

Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises

Par Hervé Brustel
*Docteur de l'Institut National Polytechnique
de Toulouse*

N° 13 - FEVRIER 2004



OFFICE NATIONAL DES FORÊTS

Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises - Collection dossiers forestiers, n° 13, février 2004

ISBN : 2-84207-278-2

Collection créée par : Geneviève Rey

Direction de la collection : Bernard Rey, directeur technique

Coordination de la rédaction, de l'édition et des corrections : Hervé Brustel, Jacques Salvador.

Mise en page : Jacques Salvador.

Maquette de couverture : Cavin & Boitier

Imprimé en France (Imprimerie ONF de Fontainebleau)

Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans autorisation de l'éditeur, est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, les analyses et courtes citations justifiées par le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (loi du 1er juillet 1992 - art. 40 et 41 et Code pénal - art. 425).

N° d'Ordre : 1828

THÈSE

Présentée pour obtenir le titre de :

**DOCTEUR
DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE**

Spécialité : Sciences Agronomiques

Par

Hervé BRUSTEL

**COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES
ET VALEUR BIOLOGIQUE DES FORÊTS FRANÇAISES**

perspectives pour la conservation du patrimoine naturel

Soutenue le 14 novembre 2001, devant le jury composé de :

Jean DAYDÉ	Professeur à l'ESA-Purpan Toulouse	Président
Louis DEHARVENG	Directeur de Recherche au CNRS	Directeur de Thèse
Jacques LHONORÉ	Professeur des Universités en délégation au CEMAGREF	Rapporteur
Martin SPEIGHT	Directeur de Recherche RBNPWS Dublin	Rapporteur
Jean-Pierre SARTHOU	Maître de Conférences à l'ENSA Toulouse	Examineur

REMERCIEMENTS

Il est utile d'avoir des convictions et des passions, c'est un carburant. Dans une démarche où le dialogue est une étape aussi essentielle que le savoir, ce carburant fait avancer la réalisation des projets personnels. Dans le dessein d'un respect du patrimoine naturel, le constat d'une réalisation, aussi modeste soit-elle, est signe que cette énergie mérite d'être dépensée. Je vois se concrétiser les dialogues passés. La conception de la gestion du patrimoine naturel évolue, mal ou bien, il faut continuer de tenir la barre. La leçon de la nature est reçue par l'observation, sa compréhension par le travail, mais au-delà de la construction des convictions personnelles, il y a autour de soi de nombreux alliés qu'il serait bien ingrat d'oublier.

Je tiens à remercier tout particulièrement Louis Deharveng de m'avoir accompagné dans ce travail où le recul et l'expérience de l'écologue s'imposaient pour de nombreuses questions de fond. Merci pour cette confiance et cette disponibilité qu'il m'a accordée tout au long de ces années de recherche. Qu'il trouve ici le témoignage de mon respect et de mon amitié.

J'exprime une grande reconnaissance aux examinateurs et rapporteurs « officiels » de ce travail : Le Professeur Jacques Lhonoré que je sais ardent défenseur de l'entomologie autant que de « ses » Lépidoptères, quelle que soit l'intensité de l'orage, le lieu, infatigable.

Le Docteur Martin Speight dont les travaux sur les besoins de conservation des coléoptères saproxyliques en Europe ont suscité chez moi une réelle vocation.

Le Docteur Jean Daydé qui ne pouvait pas imaginer que sa carrière d'enseignant-chercheur en génétique croise une vision de la biodiversité où les succès de Mendel, père des progrès agronomiques, sont aussi peu plébiscités.

Le Docteur Jean-Pierre Sarthou qui connaît le parcours difficile pour redevenir étudiant afin de devenir entomologiste jusque dans son métier.

Je remercie l'ensemble de mes collègues de l'ESA-Purpan d'avoir soutenu la personne autant que le travail : une direction a su trouver les mots et les moyens de me pousser à m'engager dans cette réalisation personnelle et professionnelle ; Jean Daydé m'a accompagné et a su gérer les arbitrages entre mes temps de recherche et les exigences de l'entreprise. Un grand merci à Monique Berger pour l'assistance plus que technique dont elle fait usage dans les dialogues impossibles avec la machine ou les jeux de données.

Je remercie mes différents collègues entomologistes, amis proches avant tout ou collaborateurs assidus, ainsi que l'ensemble des professionnels de la gestion des espaces ou de l'administration de l'environnement pour m'avoir donné les moyens de réaliser les nombreux travaux qui m'ont conduit à cette étape dans mon engagement.

Enfin que tous mes proches trouvent ici le témoignage de ma gratitude et de ma tendresse pour les encouragements et le soutien qu'ils m'ont apporté tout au long de ces années d'étude. Corinne, Lucie et Jean : maintenant, je suis là ...

RÉSUMÉ

COLEOPTÈRES SAPROXYLIQUES ET VALEUR BIOLOGIQUE DES FORÊTS FRANÇAISES

PERSPECTIVES POUR LA CONSERVATION DU PATRIMOINE NATUREL

Mots clés :

- biodiversité
- biologie de la conservation
- patrimoine naturel
- écologie forestière
- coléoptère saproxylique
- bioindicateur
- bioévaluation
- pièges entomologiques

La définition du patrimoine naturel varie suivant les disciplines. La gestion durable des gestionnaires forestiers n'est pas la biologie de la conservation telle que l'entendent les scientifiques. La politique française de protection du patrimoine naturel forestier néglige de ce fait la plus grande partie de la biodiversité, rendant discutable le choix des sites à conserver. La pertinence du choix des coléoptères saproxyliques rares comme descripteurs écologiques de la valeur patrimoniale et de l'état de conservation des forêts est ici explorée. Une liste de 300 espèces bioindicatrices de la valeur biologique des forêts françaises, validée par 59 entomologistes, est proposée, ainsi que 54 sites de qualité. L'existence d'une relation entre présence des bioindicateurs et biodiversité est mise en évidence. Une typologie des sites est établie sur les registres de la connaissance entomologique que nous en avons et de leur qualité. Quelques espèces très rares révèlent des sites à forte valeur biologique qui ne sont pas toujours d'une grande naturalité. La qualité des forêts implique une responsabilité patrimoniale des gestionnaires, mais les inventaires entomologiques disponibles, qui sont le fruit des récoltes actives d'entomologistes, demeurent très insuffisants pour développer une politique de conservation reposant sur des bases scientifiques solides. Le recours à des méthodes passives (piégeage) est rationnel pour l'inventaire des sites. Dans ce contexte, quelques techniques ont été testées lors de deux expérimentations. De bons résultats (efficacité et sélectivité) ont été obtenus avec un piégeage amorcé aux kairomones, pour capturer les espèces floricoles. Le piège vitre, très sélectif, permet la capture du plus large spectre de la faune ciblée. Les pièges à bière sont efficaces mais peu sélectifs. La complémentarité des techniques est le gage de la réussite des inventaires. Une bioévaluation en forêt de Grésigne (Tarn) illustre l'efficacité d'un protocole multi-stationnel et pluriannuel de capture des coléoptères saproxyliques bioindicateurs et justifie une gestion conservatoire de ce site à très forte valeur biologique.

SUMMARY

SAPROXYLIC BEETLES AND BIOLOGICAL VALUE OF FRENCH FORESTS

PROSPECTS FOR THE PRESERVATION OF A NATURAL HERITAGE

Keywords : biodiversity, conservation biology, natural heritage, forest ecology, saproxylic beetle, bio-indicator, bio-assessment, entomological trap

The definition of a natural heritage varies among disciplines. The sustainable management of forest managers does not match the conservation biology concept of scientists. As a result, the French policy for the protection of natural forest heritage leaves out the largest part of bio-diversity, making the choice of conservation areas questionable. The relevance of rare saproxylic beetles as ecological describers of the heritage value and of the state of conservation of forests is explored here. A list of 300 species as indicators of the biological value of French forests - validated by 59 entomologists - is proposed, along with 54 quality sites. The existence of a relationship between the presence of bio-indicators and bio-diversity is highlighted. A typology of the sites is established based on the knowledge we have of their entomological fauna, and on their quality. A few very rare species reveal sites of high biological value, some of which are not necessarily natural. Forest quality implies that managers have a responsibility in the conservation of this heritage, but the entomological inventories available, made by the active sampling activity of entomologists, remain insufficient to develop a conservation policy founded on a solid scientific basis. Using passive methods (traps) seems a rational way to improve site inventories. In this respect, several techniques were tested during two distinct experiments. Good results regarding efficiency and selectivity were obtained with a kairomone baited trap designed to catch flower visiting beetles. The very selective window trap allows the largest range of target fauna to be caught. Beer traps are efficient but not selective enough. The use of complementary techniques is the key to successful inventories. A bio-assessment of the Grésigne forest (Tarn) shows the efficiency of a protocol based on different sampling areas and several years catching bio-indicator saproxylic beetles, and justifies the conservation management of the high biological value of this site.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

PREMIÈRE PARTIE : LA CONSERVATION DU PATRIMOINE BIOLOGIQUE FORESTIER ET DE SON ENTOMOFAUNE

I - CONSERVATION ET PATRIMOINE

II - LES PATRIMOINES BIOLOGIQUES FORESTIERS

III - LES POLITIQUES DE CONSERVATION DES PATRIMOINES NATURELS FORESTIERS

IV - PROBLÉMATIQUE DE LA CONSERVATION DES PATRIMOINES ENTOMOLOGIQUES ET FORESTIERS

DEUXIÈME PARTIE : LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES POUR MATÉRIEL D'ÉTUDE : APPROCHE ÉCOLOGIQUE

I - QUE REPRÉSENTENT LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES ?

II - LA « NICHE ÉCOLOGIQUE » DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

III - FACTEURS DU MILIEU ET CORTÈGES SAPROXYLIQUES

IV - CONCLUSION : LES CORTÈGES SAPROXYLIQUES À L'ÉCHELLE DE LA FORÊT, ENSEIGNEMENTS ET RÉFLEXIONS POUR LA CONSERVATION

TROISIÈME PARTIE : COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES BIOINDICATEURS DE LA QUALITÉ DES FORÊTS FRANÇAISES

I - CONCEPTS ET PROCÉDURES DE BIOÉVALUATION

II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

III - RÉSULTATS

IV - DISCUSSION

QUATRIÈME PARTIE : TECHNIQUES POUR L'INVENTAIRE DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

I - PRINCIPES ET TECHNIQUES D'INVENTAIRE

II - DES ATTRACTIFS POUR LES PIÈGES : QUELLES KAIROMONES CONNUES EN PROTECTION DES CULTURES POUR L'INVENTAIRE DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES ?

III - PIÈGES ÉPROUVÉS ET NOUVEAUX PIÈGES : COMPARATIF DANS UN BOIS DE FEUILLUS DU SUD-OUEST DE LA FRANCE

CINQUIÈME PARTIE : ÉVALUATION POUR LA CONSERVATION EN FORÊT DOMANIALE DE GRÉSIGNE

I - CONTEXTE ET OBJECTIFS

II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

III - RÉSULTATS

IV - DISCUSSION ET PERSPECTIVES DE CONSERVATION

CONCLUSION

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

INTRODUCTION

« Il faut cesser d'affirmer que la conservation de la nature ne sera pratiquée que sur un petit pourcentage du territoire national. Le seul pourcentage acceptable est cent pour cent, y compris les territoires urbains. Ce qui ne veut pas dire, bien entendu, que les mesures à prendre ne soient pas très différentes, mais jamais nulles, d'une zone à l'autre en fonction des enjeux, écologiques ou économiques, ces deux catégories n'étant pas incompatibles. »

(Lecomte, 2001).

Pour la connaissance et la protection des coléoptères saproxyliques, par la protection des forêts : une volonté à partager avec les forestiers.

Cette problématique constitue le point de départ de notre travail et représente le produit des différentes activités de recherche appliquée menées ces dernières années à l'École Supérieure d'Agriculture de Purpan (Toulouse, France) sur la connaissance des coléoptères saproxyliques et des milieux où ils se développent. Ces études entomologiques sur les coléoptères saproxyliques ont été réalisées dans différents contextes forestiers du midi de la France avec pour objectif de répondre à des questions précises de gestionnaires locaux, dans une optique de conservation. Les publications et rapports qui ont sanctionné ces travaux, ou qui en sont le prolongement et la valorisation, sont énumérés en Annexe I.

□ Naturalistes et forestiers au sortir de leur crise ?

Nos travaux ont été initiés lors de la décision de mettre en place une Réserve Biologique Dirigée en Forêt domaniale de Grésigne (Tarn), en 1992. A cette occasion, deux visions opposées et conflictuelles de la gestion de cette forêt divisaient les acteurs locaux :

- ✓ une exploitation strictement productiviste de bois de qualité marchande, revendiquée par les exploitants forestiers et correspondant aux choix techniques du gestionnaire (Office National des Forêts ou ONF).
- ✓ les revendications exercées depuis longtemps par des naturalistes pour la prise en compte de la richesse faunistique remarquable de cette forêt, en particulier au niveau entomologique (Iablokoff, 1972 ; Torossian, 1974 ; Rabil, 1977, 1990, 1992 ; Alet, 1986).

La mise en place de cette réserve biologique, dont les objectifs et les moyens restaient à définir, a été l'occasion d'un dialogue constructif entre les protagonistes du moment. Plus globalement, ce cheminement augurait de prises de conscience plus collectives. De Rio de Janeiro en 1992 au contexte politique français actuel sur la conservation de la biodiversité en forêt, le chemin est ponctué de différents textes nationaux qui précisent les objectifs et les critères de telles démarches locales, dont la création des réserves biologiques en forêts (en particulier : Ministère de l'Agriculture, 1993 ; ONF, 1993a, 1993b, 1995a, 1995b, 1998, 1999b).

Au début de la réflexion, l'objectif semblait avant tout de créer une réserve biologique plutôt que de développer un outil de gestion adapté à la conservation d'un patrimoine remarquable méconnu des forestiers. Le choix des coléoptères saproxyliques, comme « éléments biologiques remarquables » en forêt de Grésigne, s'est imposé logiquement car il y avait une grande convergence d'idées entre les « taxons remarquables » mis en avant par les entomologistes locaux (Torossian, 1974 ; Rabil, 1992) et des travaux plus généraux dont certains ont servi de base à cette réflexion locale (Conseil de l'Europe, 1988 : Recommandation n° R (88) 10 du Comité des Ministres aux états membres « *pour la conservation des organismes saproxyliques et leur biotope* » et Speight, 1989 : « *Les invertébrés saproxyliques et leur protection* »), même si ces travaux sont peu connus par les intéressés.

Le boisement dont il est question était « sur-mature » aux yeux des forestiers. Il semblait naturel de le régénérer, c'est-à-dire de remplacer les vieux arbres par une régénération naturelle, et ce, avec une sincère intention de ne pas perturber la faune. Le statut de Réserve Biologique Dirigée est ambigu car il stipule la possibilité d'intervenir par des actes de gestion, comme des coupes ou des dégagements. Ceci peut avoir des résultats opposés à ceux escomptés, en particulier lorsque les espèces remarquables supposées présentes ici sont liées aux très vieux arbres ou à la dégradation de gros volumes de bois des essences dites « objectifs », sans pour autant être des ravageurs de la ressource bois. Culturellement, cette préoccupation d'entomologiste, qui implique une profonde révision de la conception habituelle de la gestion des forêts, est souvent éloignée du ressenti et des habitudes des forestiers. Même en s'interdisant une mécanisation lourde, la régénération des vieux chênes et hêtres présents n'était pas une opération « douce » ou « écologique » adaptée à l'objectif de conservation du patrimoine biologique présent. En réalité, c'est sur

le sens donné à « patrimoine », sur les méthodes d'analyse et sur les actions que le métier de forestier et celui du biologiste se distinguent. Si ces acteurs de la forêt ont en commun de prôner l'observation, simplement, ils ne parlent pas la même langue et ne regardent pas les mêmes choses.

□ La conservation du patrimoine biologique et la gestion forestière

La connaissance des espèces est un préalable à toute réflexion sur les besoins de conservation des coléoptères saproxyliques et de leurs habitats, avant toute entreprise de négociation sur la gestion des milieux où elles évoluent. L'existence de quelques espèces rares de coléoptères dans une forêt implique d'autres réflexions que la seule protection, y compris quand cette priorité est facile à justifier, en terme de valeur biologique, de sensibilité d'une faune, de menaces anthropiques, de responsabilité des gestionnaires ou encore d'actions possibles. Les décisions n'incombent pas aux seuls naturalistes et leurs actions concrètes ne peuvent guère être davantage que des souhaits et des propositions. D'autres acteurs poursuivent des stratégies conformes à leur propre usage des milieux. Les chasseurs voient la forêt comme un réservoir de gibier, les exploitants forestiers comme une source de matière première, les promeneurs comme un espace naturel de détente... Cette nature correspond à des représentations variées dont l'intérêt sera mesuré sur des critères propres à chaque usager : pénétrabilité, productivité ligneuse, la présence de tel ou tel élément ... La forêt devient source d'enjeux nombreux, souvent contradictoires, où le patrimoine biologique prend un visage différent suivant la vision et la satisfaction des usagers. Pour un biologiste de la conservation, cette qualité sera mesurée en fonction de son matériel d'étude. Ce sont les coléoptères saproxyliques dans notre cas. Ils ne sont cependant pas les seuls éléments biologiques à pouvoir guider une telle réflexion.

Ainsi, au carrefour de ces représentations, le gestionnaire forestier doit de plus en plus arbitrer entre des demandes sociales variées alors que sa mission première se résume souvent à la production de bois. Satisfaire d'autres besoins de la société peut aussi remettre en question le visage de la forêt dans l'avenir, ce qui engendre naturellement des résistances chez certains acteurs. Les défiances exprimées par des naturalistes (par exemple en forêt de Grésigne : Torossian, 1974 ; Rabil, 1977, 1990) à l'encontre des gestionnaires, témoignent de situations sans dialogue où la gestion productiviste des milieux, et tout particulièrement des forêts, a toutes les chances de continuer à affecter la diversité biologique. Comme le souligne Lecomte (2001) : « *Pour des militants, il est sans doute important de disposer d'adversaires bien définis et le fait de défendre des espèces emblématiques, qui ont souvent le statut de gibier, n'est pas sans importance. Il est certain que la défense des collemboles apporte moins de plaisirs polémiques que celle du chamois. Il ne faudrait pas pourtant que la défense légitime de ce dernier nous détourne d'autres problèmes au moins aussi importants, sinon plus.* ». Les gestionnaires forestiers représentent souvent les adversaires des militants. Sans doute que les conflits ont apporté des bénéfices réciproques, au moins dans la réflexion. Le fossé est plus souvent moins large, il est même parfois très franchissable. Aujourd'hui, le contexte général incite les gestionnaires à engager un dialogue et des actions différentes aux pratiques d'un passé encore chaud. Des idées et des propositions de nouveaux horizons disciplinaires permettent d'envisager différentes fonctions à une forêt de production, des idées nouvelles et au-delà de l'ordre établi dans tous les cas.

Nous avons la conviction que tous les milieux forestiers méritent une plus grande attention envers les processus naturels et les éléments biologiques qui les composent, ceci semble recueillir une certaine adhésion au regard de décisions politiques récentes. La valeur biologique des milieux est variée ainsi que les enjeux de conservation qui en découlent. Pour les biologistes de la conservation, les concepts de biodiversité, de fonctionnalité et de naturalité sont sous-jacents dans la définition des priorités et des actions. Si le vocabulaire est « passé » dans le discours des gestionnaires, les fondements semblent maigres. La conception de la biodiversité est par exemple tronquée de ses plus riches représentants : les insectes. Les possibilités d'action avec les textes existants semblent plus étroites que les marges de progrès pour conserver ce qui doit raisonnablement l'être.

□ Objectifs de notre travail

Cette thèse cherche à :

- ✓ mettre en évidence les décalages, tant conceptuels que pratiques, entre la politique de la conservation du patrimoine naturel qui s'impose aux gestionnaires des milieux naturels, et ce que les biologistes en attendent ;
- ✓ établir une liste de coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la valeur biologique des forêts françaises, démarche qui mérite d'être précédée d'une synthèse sur la complexité des traits de vie de ces insectes ;
- ✓ identifier et classer les forêts françaises de qualité au moyen des données disponibles sur les coléoptères saproxyliques bioindicateurs ;
- ✓ améliorer les techniques d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques pour établir rapidement des inventaires dans les forêts où cette faune est mal connue, et permettre ainsi le diagnostic de la valeur biologique de ces forêts.

□ Construction de la thèse

Ce travail est construit en cinq parties.

Dans une première partie, notre travail propose une analyse bibliographique et une réflexion sur la sémantique et les concepts sources des questions de conservation. Il s'agit de mieux comprendre les fondements de la motivation et de l'action, tant des naturalistes que des gestionnaires des espaces dits « naturels », ruraux ou forestiers tout au moins. Notre propre réflexion souscrit à l'approche pluridisciplinaire dite de la « biologie de la conservation » qui présente quelques nuances de fond avec « l'approche patrimoniale des ressources naturelles », telle qu'elle est affichée régulièrement au niveau politique ou de la gestion des milieux, sous le vocable de « gestion durable » le plus souvent. La présentation de la genèse et de l'actualité des principaux textes régissant aujourd'hui la conservation des patrimoines biologiques forestiers en général et des insectes en particulier, focalise notre analyse du contexte et de la problématique de cette recherche.

Il est souvent question aujourd'hui, dans la bouche même des forestiers, des coléoptères saproxyliques. Ce matériel d'étude représente surtout les acteurs discrets d'une fonction écologique essentielle de l'écosystème forestier : la dégradation de la biomasse ligneuse. Ils sont en outre extrêmement diversifiés, tant en nombre d'espèces que dans leurs traits de vie. Nombre de leurs représentants occupent des habitats si particuliers que cet ensemble taxinomique et fonctionnel est porteur d'une information évidente sur l'état de conservation des écosystèmes boisés. La deuxième partie de notre travail est une présentation de ces cortèges saproxyliques et de l'écologie des espèces qui les constituent.

La troisième partie de ce travail est une réflexion sur la détermination de la qualité des milieux forestiers. La subjectivité d'une notion telle que « espèces patrimoniales » ou « espaces d'intérêt patrimonial » ne doit pas guider une politique de conservation sur des points de vue, des a priori ou des anecdotes. Comme le souligne Lecomte (2001), les « zones protégées possèdent toutes un certain intérêt, mais souvent leur choix est dû à des opportunités plus qu'à une planification ». Des critères élaborés pour hiérarchiser les sites sur une échelle de valeur biologique s'imposent. Les éléments pour formuler de telles appréciations doivent dépasser la représentation personnelle et les quelques listes existantes en France (espèces protégées ou déterminant des milieux « à protéger »), si réduites et si discutables par rapport à la réalité de la biodiversité de nos forêts. L'information contenue dans les traits de vie des coléoptères saproxyliques et dans leurs patrons de rareté, nous a amené, grâce à la collaboration d'autres entomologistes, à proposer un choix d'espèces bioindicatrices de la qualité des forêts françaises et un inventaire des forêts françaises de qualité. Cette information, permet d'aborder l'intérêt et les limites de l'utilisation d'un tel matériel d'étude pour la bioévaluation. Il est également tenté une typologie des forêts françaises sur un registre

patrimonial, source de discussion sur notre niveau de connaissance faunistique et sur la naturalité des forêts à forte valeur biologique.

L'inventaire des espèces est nécessaire dans toute évaluation de milieux et pour réfléchir aux actions de conservation adaptées. Dans le cadre d'un diagnostic de site, il convient de mobiliser rapidement de telles données pour répondre aux questions posées localement. Ceci n'est envisageable que lorsqu'un inventaire, préalablement enregistré, est disponible. Dans le cas contraire, des méthodes d'acquisition des données, efficaces, rapides et si possible sélectives, doivent être appliquées. A priori, différents piégeages répondent à ces exigences, mais nécessitent encore quelques progrès, contribution que nous cherchons à apporter en quatrième partie.

Le choix de techniques d'échantillonnage, adaptées aux coléoptères saproxyliques recherchés, sous entend de dimensionner, dans l'espace et dans le temps, un protocole en fonction des moyens disponibles. Les principaux résultats d'études menées en forêt domaniale de Grésigne (France, Tarn) illustrent, en cinquième et dernière partie de ce travail, la faisabilité d'utilisation des coléoptères saproxyliques bioindicateurs et de techniques de piégeages pour un inventaire entomologique, pour une bioévaluation du site et pour alimenter la réflexion sur la conservation de cette forêt de grande valeur biologique.

CHAPITRE 1

LA CONSERVATION DU PATRIMOINE BIOLOGIQUE FORESTIER ET DE SON ENTOMOFAUNE

« D'un côté, il y a ceux qui estiment que puisque l'état de l'environnement résulte du fonctionnement global de la société, on ne peut rien faire de sérieux pour l'environnement sans avoir auparavant changé la société : c'est le courant le plus radical de l'écologie politique. D'un autre côté, il y a ceux qui croient que les problèmes environnementaux ne sont dus qu'à des inconvénients marginaux des technologies modernes, et qu'il est plus ou moins aisé d'y remédier à condition de payer le prix correspondant : c'est le courant des "peintres de pylônes en vert" »

(Montgolfier et Natali, 1987).

Les courants de pensée sur la conservation de la nature sont portés par des personnes de cultures et d'approches disciplinaires variées. Il est inévitable qu'en fonction des compétences ou des sensibilités, l'analyse ou la conception des problèmes à traiter diffèrent. Le constat des politiques menées actuellement n'est, en particulier, pas en total accord avec les attentes des scientifiques, malgré des discours qui prônent la conservation de la biodiversité et des patrimoines naturels forestiers.

➤..... I - CONSERVATION ET PATRIMOINE

L'usage simultané des termes « Conservation » et « Patrimoine » est courant aujourd'hui. En réalité, « la conservation d'un patrimoine » est un emprunt à des disciplines épistémologiquement très intégrées et récentes. **La biologie de la conservation** est une approche transdisciplinaire qui est souvent le prolongement de l'écologie et la discipline d'écologues ou de biologistes. L'**approche patrimoniale**, ou la **gestion patrimoniale**, semble davantage empruntée aux sciences sociales et correspond à une vision intégrée de problèmes transdisciplinaires par des agronomes ou des économistes.

I.1 - La biologie de la conservation

I.1.1 - A la base : l'écologie

Plusieurs disciplines se situent aux sources de la biologie de la conservation. La biogéographie, par exemple, science de la distribution géographique des êtres vivants, constitue « *une base indispensable dans la lutte pour la conservation des ensembles naturels* » (Lacoste et Salamon, 1996). L'écologie est naturellement la discipline à la source d'une telle approche. C'est sans doute pour cela que Lhonoré (1999) préfère parler de « *l'écologie conservatoire* » plutôt que de la pâle traduction de « *conservation biology* (biologie de la conservation) », aujourd'hui adoptée par les auteurs francophones. Dans une définition quelque peu extrême, Bouché (1990) écrit que l'écologie est une science cohérente, globale et exacte. C'est une science qui a pour objet d'étude les organismes et les milieux, envisagés dans leurs interrelations et qui forment un tout organisé, c'est-à-dire un système (Bouché, 1990 ; Frontier et Pichod-Viale, 1998).

I.1.2 - La biologie de la conservation

La biologie de la conservation peut être appréciée comme la « science de la rareté et de la diversité » (selon Soulé cité par Pascal *et al.*, 2000). Il s'agit d'une discipline qui se donne pour objectif d'agir pour la « *protection de la nature et des espèces* », par le maintien et la gestion adaptée de la diversité biologique de la planète (Barbault, 2000), mais aussi par l'approfondissement de nos connaissances sur les déterminismes de cette diversité et de cette rareté. C'est une approche qui accorde une valeur intrinsèque à l'ensemble de la biodiversité (*ibid.*), dans une perspective avant tout éthique (Burgman et Lindenmayer, 1998). Une justification de l'objectif de conservation peut être aussi illustrée par l'ensemble des valeurs d'usage, actuelles ou potentielles de la biodiversité, et ce, au travers des registres les plus larges : production, consommation, services non marchands, recherche scientifique, pédagogie, culture, représentation spirituelle, ...(*ibid.*).

Les premières réalisations concrètes datent d'au moins un siècle, avec les parcs naturels et réserves naturelles, et sont antérieures à une stabilisation sémantique et technique de cette discipline (d'après Dajoz, 1970 et Barbault, 2000). Cependant, l'exemple des parcs et réserves est un exemple réducteur des moyens que peut envisager une telle discipline pour atteindre ses objectifs (Burgman et Lindenmayer, 1998). Soustraire une composante menacée de la biodiversité des activités humaines n'est pas toujours possible et peut, dans certains cas, donner des résultats opposés à ceux poursuivis (Lamotte, 1994).

La biologie de la conservation est une discipline de synthèse qui applique les principes de nombreuses disciplines de base (comme l'écologie, la biogéographie, la génétique, la sociologie, l'économie ...) pour

une stratégie orientée de la gestion des ressources (agriculture, gestion forestière, ...). Il y a une logique très empirique et pragmatique dans la structuration de cette discipline qui « *ambitionne de passer du statut de science qui enregistre les catastrophes à celui de science d'action (...) qui permette non seulement de les réparer mais aussi de les anticiper (...)* » (Barbault, 2000). C'est « *une science qui élabore les bases conceptuelles et techniques pour éviter et corriger ces catastrophes* » (ibid.). Comme le soulignent Pascal *et al.* (2000), « *la dimension action conduit à privilégier non seulement l'interdisciplinarité mais aussi une approche holistique (prise en compte des différentes échelles)* ». L'interdisciplinarité et les différentes échelles d'approche, répondent à des besoins variés de compréhension de problèmes à plusieurs entrées et d'élaboration de solutions opérationnelles de conservation. Les actions de conservation en faveur du Grand Tétrás (*Tetrao urogallus aquitanicus*) dans les Pyrénées illustrent parfaitement les propos précédents (Encart 1).

Encart 1 : Positions pour la conservation du Grand Tétrás dans les Pyrénées

(Menoni, ONC, comm. pers. ; Office National de la Chasse, 2000) :

Cette espèce a beaucoup décliné ces dernières années, pour diverses raisons dont le dérangement hivernal (promeneurs, skieurs) ou la chasse, facteurs associés à une faible dynamique naturelle des populations. L'espèce est très convoitée pour « le plaisir de sa chasse ingrate », mais également pour sa viande et son trophée qui alimentent parfois un marché illégal. Cette espèce est soumise à un plan de chasse (mâles seuls, en fonction de la reproduction, sur moins de 50 % de son aire de présence) et à certaines actions de conservation et de restauration des milieux favorables (ouvertures et complexification des structures boisées). La limitation des dérangements est tout aussi essentielle (restrictions d'accès en périodes sensibles). La stricte protection de cet oiseau, comme c'est le cas ailleurs en France, n'a pas été appliquée dans les Pyrénées, dans un souci d'impliquer localement les gestionnaires forestiers et les chasseurs à plus de moyens sur les sites concernés par les milieux vitaux de l'espèce, pour la pérennité des populations. Les résultats obtenus sur la dynamique des populations étant la condition du quota de chasse, cette position est jugée plus positive qu'une protection stricte, déresponsabilisante pour les acteurs locaux quant à l'amélioration du statut de l'espèce, et pouvant inciter à plus de braconnage.

Au niveau des pré-requis pour une pratique acceptable de la biologie de la conservation, figure en premier lieu la nécessité d'impliquer les sciences de base, comme l'écologie, sur le contenu des actions : le bon sens de terrain aide à comprendre un problème local mais ne suffit pas à le résoudre. La conservation a besoin d'évaluations sur la base d'études scientifiques critiques. L'action focalisée sur un problème ponctuel, sur l'introduction ou la conservation d'une espèce dans un site par exemple, peut, par des effets non étudiés, provoquer plus de dégâts que les bénéfices escomptés sur le reste de l'écosystème. Les compétences et les positionnements transversaux et intégrés qu'impose cette discipline invitent au dialogue et au travail d'équipe, et sans doute aussi à une bonne dose de militantisme.

1.2 - L'approche patrimoniale des ressources naturelles

A la différence de la biologie de la conservation, ce n'est plus une relation de l'objet biologique vers une gestion adaptée qui prévaut, mais une relation inverse qui privilégie l'analyse des besoins ou représentations humaines pour identifier les objets biologiques qui doivent être gérés en fonction des résultats attendus aujourd'hui. Si des écologues ou naturalistes arrivent à faire valoir que certains « objets naturels » sont des patrimoines car ils sont des possessions communes à tous, l'approche patrimoniale peut aboutir aux mêmes résultats que la biologie de la conservation.

I.2.1 - Les patrimoines et le patrimoine biologique

Le patrimoine est défini comme « *l'ensemble des éléments matériels et immatériels qui, pour un titulaire, concourent à maintenir et à développer son identité et son autonomie par adaptation, dans le temps et dans l'espace, à un univers évolutif* » (Barthod et Ollagnon, 1993). Cette définition dépasse la notion d'héritage reçu passivement des ancêtres, le patrimoine n'existe pas, s'il n'est pas reconnu, c'est-à-dire « *sans relation patrimoniale à un titulaire qui l'investit* » (Montgolfier et Normandin, 1990).

Il convient de faire la différence entre cette définition et celles habituellement acceptées (cf. dictionnaires) où la notion de stock domine, c'est-à-dire « *l'accumulation réalisée au cours du temps qui évolue avec les consommations ou destructions (flux négatifs) ou en épargne (flux positifs)* » (Montgolfier et Normandin, 1990). Dans cette acception, la réflexion porte avant tout sur la valeur et l'allocation de cette ressource entre générations, dans le temps. Un patrimoine n'est pas systématiquement un stock, pas même un flux de quelques objets palpables et marchands comme il est habituel de le comprendre en économie. Tout est question de l'enjeu que représente un patrimoine et de l'usage qui en est fait. Ceci est fonction des connaissances, des besoins, des possibilités ou des motivations des hommes sur les caractéristiques d'un patrimoine, c'est-à-dire de « l'investissement » de cet objet qui a une valeur subjective et relationnelle (*ibid.*). Le paysage ou la biodiversité correspondent à un bien commun dont tout le monde peut avoir jouissance à condition toutefois qu'ils soient reconnus comme tels, sinon ils ne correspondent à rien du tout. Le problème de l'évaluation se pose de manière exacerbée, dans l'« *éco-socio-système* » qui caractérise autant les titulaires que l'échelle de cette approche du patrimoine biologique (Barthod et Ollagnon, 1993). Ceci sous-entend que les problèmes se gèrent dans une certaine sphère dont il faut faire partie pour défendre certains intérêts. Ces auteurs parlent d'un patrimoine de « *qualité biologique totale* » pour un écosystème forestier, quand la description actuelle et prospective d'un site correspond à celle qu'en attendent les parties prenantes aux débats, après négociations et arbitrages.

L'enjeu représenté par un patrimoine pour différents titulaires justifie une gestion particulière de celui-ci, dite « *gestion patrimoniale* ». Les règles de gestion appliquées au patrimoine historique, largement reconnu et défendu aujourd'hui, illustrent cette démarche.

I.2.2 - La gestion patrimoniale pour la conservation du patrimoine biologique

L'approche patrimoniale des ressources naturelles, et en particulier de la forêt, ressemble davantage à une attitude d'analyse et un type de démarche, plutôt qu'à une réelle discipline (d'après Montgolfier et Natali, 1987 ; Montgolfier et Normandin, 1990 ; Barthod et Ollagnon, 1993). Cette conception partage avec la biologie de la conservation quelques caractéristiques comme la prise en compte du long terme et des valeurs non marchandes, ou l'approche systémique par la reconnaissance de l'interdépendance des facteurs (*ibid.*). Les principales différences se situent au niveau de l'objectif premier et de l'ordination de cette démarche.

L'objectif de la gestion patrimoniale est une gestion multifonctionnelle, intégrée et durable des ressources identifiées comme un patrimoine. Ces concepts seront par la suite développés car l'actualité politique les a mis sur le devant de la scène, en particulier comme un moyen d'intégrer la conservation de la biodiversité dans la gestion forestière.

La gestion patrimoniale trouve sa justification à l'occasion de conflits entre acteurs, révélateurs de la multiplicité des usages potentiels d'un même espace (*ibid.*). Cette gestion doit donc satisfaire certaines personnes, mais pas forcément conserver certaines caractéristiques du site, comme sa biodiversité, si personne ne la revendique comme « *patrimoine* ». Certaines prérogatives de négociations, comme le droit de propriété et différents moyens réglementaires, peuvent peser davantage que les revendications de certains usagers. Ceci est particulièrement perceptible lorsqu'est révélée la présence d'une espèce menacée, non protégée sur le plan légal, dans la propriété privée d'une personne non intéressée par sa conservation.

La démarche pour une gestion patrimoniale repose sur la compréhension des différents modes de gestion de l'espace existants et des revendications qui en sont faites. Après médiations et négociations, la

pertinence des propositions de gestion est mesurée sur le registre de la prise en compte équilibrée des différentes positions exprimées et du consensus trouvé entre usagers ou révélateurs d'intérêt, comme pourraient l'être des groupes de pression naturalistes. Le but est de « *déboucher sur des solutions permettant un bénéfice mutuel* » (Montgolfier et Natali, 1987). La limite d'une telle perception serait d'accepter la pertinence d'une gestion de type « un peu de tout pour tout le monde », quitte à ce que rien ne soit suffisant pour atteindre l'un des objectifs, si ce n'est précisément l'objectif de satisfaire tout le monde ou de ne mécontenter personne.

Cette démarche a aussi de fortes affinités avec des préceptes politiques. Il n'est donc pas étonnant que cette « gestion patrimoniale » devienne prégnante dans le discours officiel et dans les prises de positions politiques sur la conservation des milieux naturels. La révélation de l'existence d'un patrimoine naturel, en particulier les éléments biologiques menacés, doit donc être affichée avec insistance pour être prise en compte. Faut-il encore que ces éléments soient connus par les intéressés. Il n'est pas plus étonnant que cohabitent dans certains objectifs de conservation actuels des éléments reconnus comme patrimoines sur des registres contrastés comme des qualités intrinsèques ou des valeurs d'usages (Rameau et Olivier, 1991 ; Dubourdiou, 1997).

➤..... II - LES PATRIMOINES BIOLOGIQUES FORESTIERS

II.1 - La biodiversité

II.1.1 - Définitions

La biodiversité, ou diversité biologique, est un vocabulaire relativement récent qui traduit avant tout que la vie est multiforme et a des fonctions variées : « *La vie est indissolublement une par ses mécanismes et son histoire, et diverse dans ses manifestations concrètes* » (De Ricqles, 1993). La biodiversité est un concept qui a sans doute séduit par l'étendue des interprétations qui peuvent en être faites. Différentes disciplines ont trouvé là une bannière commune.

Le terme est communément appliqué à la **diversité structurelle** du monde vivant représentée par les diversités infra-spécifique ou génétique, par la diversité spécifique, par la diversité écologique (lorsque le terme est appliqué à des écosystèmes ou à leurs composantes) et par la diversité des paysages et écosystèmes (*auct.*). Le terme peut aussi être appliqué à la diversité fonctionnelle des objets étudiés. Dans ce cas, il peut s'agir davantage de l'étude des relations et des processus que des objets eux-mêmes, dans une logique « *d'unité fonctionnelle du vivant* » (De Ricqles, 1993). La biodiversité est donc une propriété des systèmes biologiques ou un paramètre mesurable des écosystèmes (De Ricqles, 1993 ; Ramade, 1994 ; Holgate, 1996). Dans une approche systémique, ces conceptions sont davantage complémentaires qu'antagonistes (Frontier et Pichot-Viale, 1998).

II.1.2 - Echelles d'approche de la biodiversité

Comme le dit De Ricqles (1993), l'attrait pour l'analyse des différences entre espèces est propre au « *pôle naturaliste de la biologie* ». Pour l'entomologie appliquée à la conservation ou à la biologie des espèces, mais également dans la majorité des études d'écologie utilisant des biocénoses pour modèle d'étude, c'est cette conception qui domine.

La diversité spécifique étudiée est une collection organisée d'objets qui a une signification écologique propre (Frontier et Pichot-Viale, 1998). Suivant des échelles spatiales, on parlera d'ailleurs de types différents de diversité : diversité intra-habitat (ou diversité α), diversité inter-habitat (ou diversité β), diversité γ qui traduit la diversité d'une région et qui est le produit de son histoire ... (Cody, 1986 ; Gimaret, 1995).

Des relations proies – prédateurs, à l'échelle d'un arbre mort pour une entomocénose, ne se situent pas sur les mêmes échelles qu'une relation équivalente avec des grands vertébrés. Les systèmes complexes qui caractérisent les différentes composantes structurelles et fonctionnelles d'une forêt (par exemple) sont par

définition « hiérarchisés, chaque « système » étant à la fois formé de « sous-systèmes » interconnectés et éléments d'un « super-système » (et ce, à quelque niveau de description que l'on se place). (...) La recherche des échelles pertinentes est sans doute une des responsabilités les plus importantes de l'écologiste » (Frontier et Pichot-Viale, 1998). En plus de l'espace, il faut ajouter le temps comme une autre échelle d'approche de la biodiversité. Ce qui sera moins qu'une niche pour un ours sera écosystème pour une entomocénose : une souche pourrissante, qui représente différents écosystèmes cohérents avec des réseaux trophiques différenciés suivant des évolutions variées, pouvant être retournée par la patte d'un ours en moins d'une seconde.

II.2 - Une gageure pour l'entomologie

Les forestiers et gestionnaires institutionnels des espaces doivent tous accepter que la gestion des milieux dans une optique de prise en compte de la diversité biologique, de son utilisation, voire de sa conservation ne peut raisonnablement se faire sans recours aux spécialistes de la taxinomie ou de la biosystématique, comme l'a démontré de façon très claire l'implémentation du projet européen Natura 2000. Ceci nécessite un esprit de connaissance globale de cette diversité et des processus auxquels elle participe (Eidt, 1995 ; Blackmore, 1996). Certains « services de communication » de ces organismes contribuent à nous en convaincre, dans des proportions bien supérieures aux réalisations concrètes.

Si les entomologistes étaient traditionnellement sollicités pour identifier des ravageurs et tenter de résoudre des problèmes de protection en sylviculture, la problématique doit logiquement évoluer de la lutte phytosanitaire vers des recherches plus intégrées sur les relations trophiques entre organismes, y compris dans des logiques productivistes pour de meilleures efficacités de la sylviculture : pollinisation, luttes biotechnologiques et biologiques, autorégulations ravageurs/prédateurs, cycles biogéochimiques en relation avec la fertilité du milieu (Collins et Wells, 1987 ; Eidt, 1995 ; Blackmore, 1996).

Plus généralement, la principale difficulté rencontrée dans les études en écologie est de mesurer la diversité biologique dont la connaissance est souvent le fait d'estimations. La seule définition de l'espèce n'est pas acceptée de manière homogène entre disciplines (Ramade, 1994). Si les vertébrés sont assez bien connus et bénéficient d'une systématique relativement stabilisée, on peut dire que plus les organismes sont petits, moins le niveau de connaissance est satisfaisant (Ramade, 1994 ; Burgman et Lindenmayer, 1998). Cette connaissance serait estimée en Australie à 90 % pour les vertébrés, 70 % pour les plantes, 40 % pour les invertébrés et seulement 10 % pour les champignons (Burgman et Lindenmayer, 1998). En réalité, les estimations sont très variables dans la littérature, et si l'on admet près de 1,4 millions d'espèces connues, dont 751000 insectes (Wilson, 1988), il pourrait y avoir de 2 à 10 fois plus d'espèces à décrire (Ramade, 1994), voire 20 fois plus pour les seuls insectes (Martinez et Gauvrit, 1997).

Les invertébrés représentent 70 % des espèces connues (Wilson, 1988), et une des plus grandes marges de progrès pour la systématique. Parmi les invertébrés, trois quarts des espèces sont des insectes, dont près de la moitié sont des coléoptères (Wilson, 1988 ; Ramade, 1994 ; Martinez et Gauvrit, 1997). Les coléoptères représentent donc près du quart de toutes les espèces connues de la biosphère (*ibid.*). En réalité cette proportion est probablement moins forte et traduit que les coléoptères sont bien mieux connus que d'autres groupes d'insectes, comme les diptères par exemple (Martinez et Gauvrit, 1997).

L'ensemble de ces considérations montre avant tout que **parler de richesse spécifique et plus généralement de biodiversité c'est parler des insectes**. Ceci a pour corollaire qu'entre toutes les spécialités de la systématique, l'entomologie a la nécessité de développer des connaissances. La systématique compte trop peu de spécialistes par rapport aux besoins (Lamotte, 1994 ; Ramade, 1994 ; Eidt, 1995 ; Blackmore, 1996 ; Martinez et Gauvrit, 1997). Outre « l'obstacle taxonomique » (Barbault, 1993) qui est d'ailleurs l'élément attractif de l'entomologie pour certains, c'est aussi la connaissance de la biologie des espèces d'insectes, des relations trophiques qu'elles entretiennent entre elles et avec le milieu, et plus généralement les fonctions auxquelles elles participent qui méritent de gros efforts de recherche (Eidt, 1995 ; Blackmore, 1996).

II.3 - Biodiversité et enjeux de conservation

II.3.1 - Enjeux sur le fonctionnement des écosystèmes

La prééminence de la biodiversité dans les discours actuels est souvent justifiée par les significations fonctionnelles que l'on attache au terme. Il est souvent dit que la diversité est synonyme de stabilité des écosystèmes et, par extension tout aussi rapide, que le fonctionnement des écosystèmes est favorisé par le niveau de diversité spécifique ou, plus généralement, sa complexité (Bouvarel, 1994). Ceci est en partie avéré et des exemples sont trouvés sans difficulté pour l'illustrer, tout comme d'autres exemples illustrent le contraire... Si l'on s'intéresse au recyclage de la matière organique, l'exemple des troupeaux bovins importés en Australie est intéressant. L'absence de cortèges cénotiques adaptés, tels certains Scarabaeidae coprophages des bouses, a rapidement entraîné une accumulation de déjections en surface des parcours, ce qui a eu pour conséquence la perte de surfaces importantes pour les éleveurs (Cambefort, 1994). Une augmentation de la diversité par l'introduction d'espèces allochtones a réglé le problème des bouses (*ibid.*) mais avec quel nouvel impact sur l'écosystème ? A l'inverse, il n'y a pas de bois mort dans nos forêts qui ne finisse par se dégrader, que l'on se situe dans des forêts sub-naturelles comportant une très grande diversité d'organismes saproxyliques ou dans des peuplements artificiels homogènes d'essences exotiques comportant une faible diversité saproxylique et une relative banalité des espèces.

Sur un plan théorique, la « loi de la diversité requise », développée sur les flux de matière, d'énergie ou d'information d'un réseau trophique, établit une relation logique entre stabilité et diversité (Frontier et Pichot-Viale, 1998). Cependant, et même si ce problème complexe est loin d'être résolu, les différentes relations entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes qui sont admises, obligent à plus de prudence dans le propos (Goodman, 1975 ; Blandin et Luce, 1994 ; Bouvarel, 1994 ; Holgate, 1996).

- ✓ Le fonctionnement d'un écosystème a besoin d'un degré minimum de diversité pour assurer sa résistance (et sa résilience) face aux perturbations. Les monocultures sont de ce point de vue sensibles aux organismes déprédateurs et les faunes insulaires, qui fonctionnent très bien au demeurant, sont vulnérables aux invasions (*ibid.*).
- ✓ La biodiversité est imparfaitement corrélée avec les fonctions d'un écosystème. Il n'y a pas de relation linéaire entre productivité primaire et biodiversité, tout au moins pas à toutes les échelles spatiales (*ibid.*).
- ✓ La biodiversité est liée à la structure et à l'histoire des habitats et des régions et possède une importante signification biogéographique. Les « hauts lieux » de diversité sont le produit de longues périodes de spéciation et d'immigration là où de nombreuses niches ont pu être créées et occupées (*ibid.*).
- ✓ Il y a dans les écosystèmes diversifiés des redondances fonctionnelles qui permettent la continuité ou la résilience des fonctions du système sous stress. Les écosystèmes montrent, en général, des degrés de diversité et de complexité bien plus grands que ceux nécessaires pour assurer le maintien du fonctionnement des cycles biogéochimiques du système en conditions stables (*ibid.*).
- ✓ Plus un écosystème est diversifié, plus les espèces qui le composent dépendent de cette diversité. Une haute diversité accroît les risques d'extinction à cause de l'extrême spécialisation des espèces et de la multitude de leurs interrelations, appelée « connectance » (*ibid.*).

L'ensemble de ces informations montre que les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes sont multiples et loin d'être directes. Les différentes appréciations des caractéristiques fonctionnelles et des propriétés des écosystèmes justifient avant tout des voies de recherche et de progrès en écologie.

II.3.2 - La préoccupation pour les espèces

L'essor du concept de biodiversité est lié aux préoccupations grandissantes sur l'extinction d'espèces et la destruction de leurs habitats par l'action humaine, en particulier dans les forêts tropicales. Le concept est le plus souvent centré sur la richesse spécifique en général et sur les populations de certaines espèces vulnérables en particulier (Ramade, 1994 ; Holgate, 1996). Même si les phénomènes d'extinction, tout

comme ceux de la spéciation, ont naturellement fait partie des processus de genèse de la biosphère actuelle, différentes simulations montrent que le phénomène d'extinction pourrait être 10 000 fois plus rapide aujourd'hui sous l'action humaine (Holgate, 1996). Les estimations les plus pessimistes portent sur des contextes de forêts tropicales pluvieuses, où une forte diversité est accompagnée d'un taux d'endémisme élevé (Ramade, 1994 ; Holgate, 1996).

□ La dynamique de la biodiversité et les menaces qui pèsent sur elle

Les principales causes de l'érosion de la diversité spécifique par les activités humaines sont sérieuses (Ramade, 1978, 1994 ; Echaubard, 1994 ; Holgate, 1996 ; Burgman et Lindenmayer, 1998) :

- ✓ la modification ou destruction directe des habitats en lien avec la surexploitation des ressources naturelles : qui est de loin la cause la plus importante ;
- ✓ les pollutions chimiques de différents compartiments de la biosphère atteignent plus ou moins directement les espèces et leurs conditions de développement ;
- ✓ les pollutions génétiques et biologiques qui affectent les populations locales par concurrence, prédation ou modification du patrimoine génétique ;
- ✓ le prélèvement direct de certaines espèces dans des proportions supérieures à leur capacité de renouvellement.

Outre les impacts de l'homme, la biodiversité, aux niveaux qualitatif et quantitatif, est par nature évolutive et instable. Cette dynamique d'origine naturelle ou anthropique est liée à des modifications de l'environnement physique (eau, sol, climat), de l'accès aux ressources vitales, de la constitution de la biodiversité elle-même, ou encore, de l'organisation spatiale et temporelle de cette diversité (distributions, abondances, structure, dynamique des populations) (d'après Burgman et Lindenmayer, 1998). Il est admis aujourd'hui que les états d'équilibre durables sont peu probables. Certains régimes de perturbation comme les feux ou les tempêtes peuvent entraîner une évolution positive des différentes composantes de la biodiversité (Barbault, 1993 ; Carbiener, 1996 ; Holgate, 1996 ; Burgman et Lindenmayer, 1998). La notion de climax reste cependant un concept utile pour parler d'un état d'équilibre asymptotique dans une dynamique et une échelle de temps déterminées. Cet état est illustré, dans un environnement qui varie peu et des conditions semblables, par des assemblages d'espèces similaires.

Les menaces représentent tous les impacts que pourraient subir une population et conduire à son extinction. Ce sont les menaces anthropiques qui sont naturellement visées en biologie de la conservation (Burgman et Lindenmayer, 1998 ; Barbault, 2000).

□ La sensibilité des espèces

Une distinction est faite classiquement entre les stratégies de type « r » ou « K ». Ces concepts sont largement expliqués dans les ouvrages d'écologie et aident à apprécier le niveau d'évolution ou de dégradation des milieux en fonction des stratégies des espèces qui s'y trouvent (par exemple : Faurie *et al.*, 1998 ; Frontier et Pichot-Viale, 1998). Si l'on oppose volontiers une graminée annuelle à un chêne ou une bactérie à un albatros dans ces stratégies, il est aussi possible d'apprécier des différences comparables à l'échelle d'une entomocénose, entre des espèces ubiquistes et d'autres plus exigeantes ou entre des consommateurs primaires prolifiques et des super prédateurs qui le sont moins.

Ces concepts permettent de mieux sérier des niveaux de sensibilité des taxons, permettant ainsi de leur affecter des statuts comme on peut le relever sur les critères de menaces de l'IUCN (« *International Union for the Conservation of Nature and natural resources* ») (New, 1995 ; Maizeret et Olivier, 1996 ; Lhonoré et Brustel, 2000). On qualifiera de sensibles les espèces dont les individus ou les populations sont moins bien armés que d'autres pour supporter certaines perturbations. Ces espèces deviennent vulnérables lorsqu'elles ont à les subir. La variabilité génétique locale d'une population est, en raison des connaissances sur l'évolution, un facteur de sensibilité (*auct.*).

□ La rareté, facteur de vulnérabilité

La vulnérabilité des espèces est souvent ramenée à une forme de « rareté ». Les taxons rares deviennent ainsi source d'intérêt pour la conservation dans de nombreux travaux. La rareté constatée aujourd'hui pour certaines espèces isolées ou ayant des populations fragmentées est soit d'origine anthropique, par réduction des habitats propices, soit d'origine naturelle, comme par exemple chez les endémiques insulaires (Cody, 1986). Gaston (1994) parle d'espèces rares dans un jeu de données (une collecte par exemple), pour certains individus nettement moins représentés que d'autres. Nous préférons réserver ce terme pour caractériser globalement un taxon par rapport à un autre, éventuellement à une échelle géographique particulière.

La rareté des espèces est définie (Drury, 1974 ; Cody, 1986 ; Gaston, 1994 ; New, 1995 ; Rey Benayas *et al.*, 1999) en fonction de trois facteurs principaux :

- l'aire de répartition de l'espèce (qui sera large ou au contraire peu étendue) ;
- la spécialisation biologique de l'espèce envers un habitat et ses exigences trophiques, caractéristiques traduites par le degré d'inféodation de l'espèce, sa « tolérance biologique » ou sa « sténoécie » (qui seront plus ou moins forts) ;
- l'aire d'occupation qui est, au sein de l'aire de répartition, l'ensemble des sites où est réellement présente l'espèce. Elle est fonction de la distribution des habitats qui lui conviennent, et de facteurs historiques ou anthropiques qui l'ont fait disparaître localement de certaines régions malgré la présence d'habitats potentiellement favorables (Rey Benayas *et al.*, 1999). Elle se traduit par la taille et la distribution locales des populations constitutives d'une espèce et est caractérisée par la présence et l'abondance locale des individus.

Isolés, ces facteurs donnent les trois types les plus contrastés de la rareté :

- L'**endémisme** définit une espèce localisée uniquement dans une petite aire, à une échelle géographique donnée (une montagne pour un pays par exemple). L'opposé est une espèce « largement répandue ».
- Une espèce **sténoèce** se caractérise par l'étroitesse de son habitat et/ou sa spécialisation trophique (oligophagie, monophagie : spectre de proies étroit ou aliments rares). La réciproque est une espèce euryèce, mais le terme le plus employé dans ce cas est espèce ubiquiste.
- Une espèce **disséminée** se présente sous forme d'un certain nombre de métapopulations à distribution disjointe sur l'aire générale du taxon (« fragmentation ») ou de populations éparées en terme d'effectif sur cette aire (« dilution »). Le terme de marginalité chorologique d'une population peut être appliqué ici, mais il sera souvent réservé aux populations en limites d'aire, pas forcément rares ailleurs.

Une typologie des différentes formes de rareté, basée sur la combinaison des expressions de ces trois facteurs, donne 8 possibilités (« 1 » ; « 2 » ; « 3 » ; « 1+2 » ; « 1+3 » ; « 2+3 » ; « 1+2+3 » ; « aucun des trois »). Parmi ces possibilités, 6 définissent les différents cas de figure de taxons rares que l'on peut rencontrer (d'après Rabinowitz, cité par Gaston, 1994). En effet, un taxon largement répandu, abondant partout et peu exigeant en terme d'habitat (expression : « aucun des trois ») est exclu car c'est la définition d'une espèce banale, c'est-à-dire ubiquiste à large aire de répartition. A l'inverse, un taxon très localisé, très sporadique (ou erratique) et très exigeant est une occurrence extrême (« 1+2+3 ») qui ne peut exister durablement (*ibid.*). New (1995) admet ce septième cas mais parmi notre matériel d'étude, un exemple pertinent qui illustrerait ce cas n'a pu être trouvé en dehors d'espèces mal connues ou dont l'échelle géographique d'étude occulte son aire générale de répartition. Dans ce cas, ces exemples appartiennent probablement à une des 6 autres combinaisons. Pour Gaston (1994), quels que soient les facteurs de rareté considérés, une espèce sera dite rare, par rapport à d'autres, si elle se situe dans le dernier quartile des différentes espèces étudiées et rangées de manière croissante suivant ces facteurs (Figure 1).

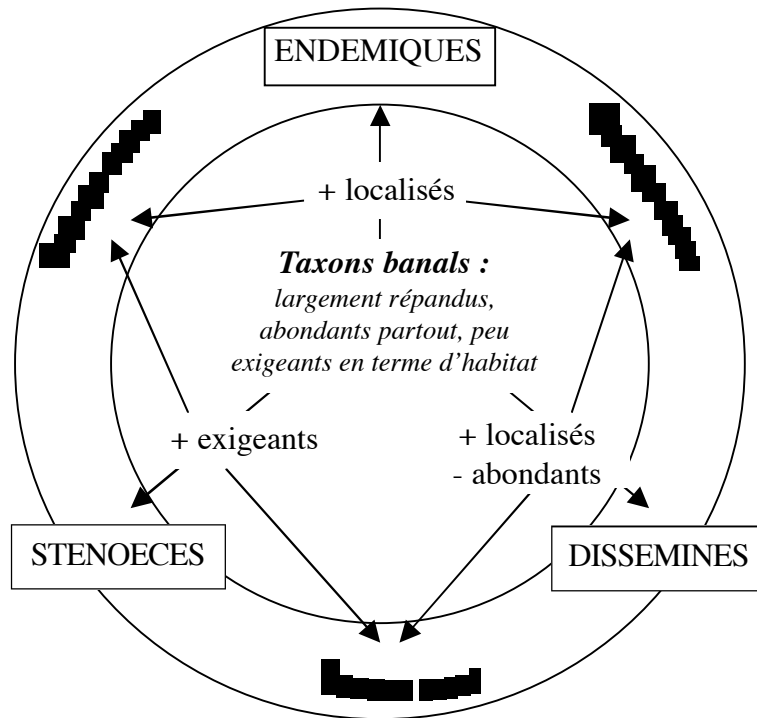


Figure 1 : Types de raretés contrastés par rapport à une espèce banale.

II.3.3 - Conservation des fonctions ou de la structure de la biodiversité forestière ?

Les biocénoses de déserts ou de toundras dans de larges secteurs non remaniés par les activités humaines sont « fonctionnellement » adaptées mais « structurellement » moins riches que celles d'une forêt exploitée en région tempérée. La conservation de quelques centaines de Km² dans les Pyrénées peut bénéficier à plus d'espèces d'arthropodes, en particulier endémiques, que « la mise sous cloche » de tous les territoires situés au-dessus du 50° parallèle (Deharveng *et al.*, 2000). Les caractéristiques fonctionnelles des écosystèmes, pas plus que le niveau de richesse spécifique, ne peuvent donc constituer des critères exclusifs dans une politique globale de conservation de la biodiversité. Ainsi, la conservation des espèces « clefs de voûte », dont la disparition implique directement de grands déséquilibres dans le fonctionnement des écosystèmes, ne permet pas à elle seule d'assurer le maintien des espèces relictées, comme le Coelacanthe, dont le rôle fonctionnel est probablement insignifiant, mais qui, en qualité de « mémoires de l'évolution irremplaçable » possèdent « une valeur culturelle absolue » (Blandin, 1995). Les processus fonctionnels et l'ensemble des espèces d'un écosystème ne peuvent être dissociés et c'est donc autant sur les espèces que sur les milieux forestiers qui les hébergent que doit porter un objectif de conservation.

II.4 - La Naturalité : une qualité des forêts

« La naturalité d'un système écologique s'apprécie le long d'un gradient. La variable « naturalité » peut être estimée en fonction de l'influence des activités humaines sur l'évolution du système considéré. » (Lecomte, 1999). C'est une variable continue qui ne peut donc être clairement définie qu'en référence à la variable inverse enregistrant le niveau de perturbations directes ou indirectes dues à l'activité humaine (passée et actuelle). La naturalité extrême est représentée par des forêts dites primaires (ou vierges).

Quelques contrées du monde possèdent encore des forêts primaires, en régions boréales ou tropicales humides. Par contre, dans un pays comme le nôtre, la forêt d'aujourd'hui n'est que très rarement un espace

naturel. Cependant, quelques forêts tempérées ont encore, en Europe, des caractéristiques fonctionnelles (complexité des chaînes trophiques en particulier) et de diversité biologique (espèces autochtones à forte valeur biologique) proches d'états naturels, c'est-à-dire peu perturbés par l'homme (Speight, 1989 ; Blandin, 1995 ; Good et Speight, 1996). Elles sont dites « ancient semi-natural woodland » (Kirby, 1988), « wildwood » (Bratton et Andrews, 1991), « forêts très anciennes » (Barthod, 1993), « *forêts sub-naturelles* » (Barthod et Touzet, 1994 ; Ponthus, 1996), « *forêts à peu près naturelles* » (Blandin, 1995), « *forêts primitives* » (Barbalat, 1995a), « *old-growth forest* » (Snäll, 1997 ; Burgman et Lindenmayer, 1998 ; Sippola *et al.*, 1998 ; Penttilä et Siipola, 1999), ... Les conceptions de ces auteurs reflètent en réalité plusieurs interprétations contrastées. Les peuplements forestiers (les arbres) peuvent être dans certains cas « naturels », comme les ligneux pionniers en reconquête de pâtures abandonnées ou lors de régénérations naturelles d'essences autochtones en forêts. Dans ce cas, le peuplement est naturel, mais il y a eu éventuellement une forte anthropisation antérieure du milieu. De même, un chêne de quatre siècles peut-être dit ancien, ou mature, même s'il s'agit d'un arbre de parc planté par l'homme. En Europe, la naturalité ne peut s'apprécier, selon nous, qu'en référence aux forêts originelles qui se sont réinstallées après les dernières glaciations, avant les premiers impacts humains, c'est à dire au minimum à l'horizon 10 000 à 5000 BP (Buckland et Dinnin, 1993 ; De Beaulieu *et al.*, 1994 ; Luce, 1995). Les conceptions de peuplements naturels ou de l'ancienneté des forêts ne sont pourtant pas toujours à cette échelle (par exemple : Kirby *et al.*, 1984 ; ou Ponthus, 1996).

Les sites à forte naturalité représentent des patrimoines rares et utiles, pour la compréhension des processus naturels ou en raison des espèces qui y existent encore (Carbiener, 1996). Toute la biodiversité observée en milieux perturbés a pris naissance dans les milieux naturels, ce qui confère à de tels sites une importance toute particulière. Cependant « la quête de naturalité, toute importante qu'elle soit, ne doit pas nous détourner de cette nature plus proche et toujours menacée » (Lecomte, 1999). La « virginité », ou les sites où « la main de l'homme n'a jamais mis les pieds », constituent de très rares cas qui constituent des priorités pour une conservation sans partage, aux côtés d'un plus gros chantier représenté par bien d'autres sites plus ou moins dégradés.

➤..... III - LES POLITIQUES DE CONSERVATION DES PATRIMOINES NATURELS FORESTIERS

Le contexte politique et réglementaire semble évoluer lentement mais positivement pour reconnaître les patrimoines naturels représentés par la biodiversité et la forêt en général. Les éléments et l'esprit qui ont conduit à quelques progrès récents en matière de conservation en forêts sont analysés. A partir de cette analyse orientée, certains textes seront présentés et discutés selon l'esprit qui leur a donné naissance et en raison des applications plus ou moins directes que l'on peut en attendre pour les coléoptères saproxyliques et les forêts.

III.1 - Le contexte politique general de la conservation des forêts

Il est utile de connaître le contexte socio-politique général, relatif aux problématiques de conservation du patrimoine naturel, car de nombreux outils réglementaires en sont le produit. Au niveau local, il n'est plus possible de débattre et d'œuvrer sur ces questions, avec les gestionnaires des sites ou les propriétaires, sans prendre en compte ces préceptes qui guident les objectifs ou les démarches d'actions en faveur du patrimoine naturel. Proposer de nouveaux outils d'évaluation biologique ou d'action dans le domaine de la conservation sous-entend améliorer, donc bien connaître, les textes existants qui s'appliquent ou devraient s'appliquer sur nos territoires d'action (que nous limitons ici au territoire national).

III.1.1 - Le produit des conférences internationales

□ Au niveau mondial

La Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED), tenue à Rio de Janeiro en juin 1992, ou « Sommet de la terre », est une étape importante dans la prise de conscience collective autour des préoccupations relatives au patrimoine naturel, et en particulier à tous les milieux forestiers et à la biodiversité (Barthod, 1993). Les principes adoptés ménagent le besoin de développement des pays du Sud tout en accordant un crédit au courant conservacionniste de certains pays développés et Organisations Non Gouvernementales (ONG), courant initié en Europe depuis plusieurs décennies. Les problèmes de la déforestation des forêts tropicales et l'état de l'environnement des pays développés furent au cœur des débats. Deux documents, la Déclaration de principes forestiers et la Convention mondiale sur la Diversité Biologique, déterminent les changements politiques nécessaires en faveur du patrimoine forestier et de ses différentes composantes (Barthod et Touzet, 1994 ; Ministère de l'Agriculture, 1993, 1995a). La Convention sur la Diversité Biologique souligne en particulier (Barbault, 1993) :

- ✓ les valeurs multiples de la biodiversité (intrinsèque, environnementale, génétique, sociale, économique, scientifique, éducative, culturelle, récréative ou encore esthétique) ;
- ✓ le principe d'une conservation in situ des différentes composantes de cette biodiversité ;
- ✓ le besoin urgent de connaissances fondamentales sur le sujet, donc des moyens à mettre en œuvre pour atteindre cet objectif.

Le principe de développement durable s'est aussi imposé, consensuellement, suite au texte aujourd'hui célèbre « Notre avenir à tous » de Gros Harlem Brundtland (Ministère de l'Agriculture, 1995a). Pour la forêt, l'avènement du principe de multifonctionnalité est clairement sous-tendu car la durabilité implique que l'ensemble des fonctions et usages, actuellement reconnus ou potentiels, soient intégrés aux réflexions de gestion. Cette perspective avait déjà été préfigurée au Xème Congrès Forestier Mondial de Paris, à travers la déclaration affirmant « *la nécessité de concilier l'utilisation économique des ressources naturelles et la protection de l'environnement* » (Gadant, 1992). C'est en particulier les fonctions sociales et écologiques de la forêt qui sont ainsi plébiscitées. Le développement d'une « politique de classement de certaines forêts représentatives ou remarquables en aires protégées » est aussi à retenir des déclarations formulées à l'occasion, tant de ce Congrès, que de la CNUED (Barthod, 1993).

Un autre concept important a été largement repris depuis ces rencontres, il s'agit du principe de précaution (principe 15 de la déclaration de Rio) qui stipule : « *L'absence de certitude scientifique absolue ne doit pas servir de prétexte pour remettre à plus tard l'adoption de mesures efficaces pour protéger l'environnement* ». Quelle que soit la « profondeur » que ce texte puisse avoir, il a sans doute « libéré » les personnes qui ont engagé les réformes suivantes.

□ Au niveau européen

Pour l'Europe, lors des deux conférences ministérielles de Strasbourg en décembre 1990 et d'Helsinki en juin 1993, une réflexion parallèle et contemporaine à cette actualité, a donné le ton et la réplique à ce qu'il convenait de faire en matière d'outils et de prises de positions « pour la protection des forêts en Europe » (Barthod et Touzet, 1994). On retiendra en particulier des résolutions adoptées à Strasbourg (*ibid.*) : la mise en place du « Réseau européen de placettes permanentes de suivi de l'écosystème forestier » (Résolution S1) dont la traduction en France est le réseau « RENECOFOR », la « Conservation des ressources génétiques forestières » (Résolution S2), l'« Adaptation de la gestion des forêts de montagne aux nouvelles conditions d'environnement » (Résolution S4) qui a initié l'inventaire de certaines forêts sub-naturelles en France (par exemple : Ponthus, 1996), ou la création du « Réseau européen de recherche sur les écosystèmes forestiers » (Résolution S6) dont le prolongement français est la naissance du « GIP ECOFOR » (que nous avons identifié comme la principale structure donnant des moyens à des recherches sur des problématiques voisines de la nôtre). Ainsi, la conférence de Strasbourg, par l'identification de thèmes de travail fédérateurs et la mise en place des outils pour les traiter (groupes de travail, réseaux,

bases de données) a ouvert concrètement le débat forestier aux questions transversales touchant à la connaissance des écosystèmes et aux stratégies de sa conservation (Guérin, 1994).

La conférence d'Helsinki a positionné les politiques forestières européennes sous l'égide de la déclaration des principes de la CNUED. Deux des quatre résolutions adoptées nous intéressent en particulier, à partir de l'analyse de Barthod et Touzet (1994) et en raison des conséquences enregistrées au niveau national pour la définition de certains principes et critères (Ministère de l'Agriculture, 1995a, 1995b).

La résolution « H1 », intitulée « *Principes généraux pour la gestion durable des forêts en Europe* » permet avant tout de comprendre la portée d'un tel vocabulaire, défini comme : « *la gérance et l'utilisation des forêts et des terrains boisés, d'une manière et à une intensité telles qu'elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes, aux niveaux local, national et mondial, et qu'elles ne causent pas de préjudices à d'autres écosystèmes* ». La définition de critères et indicateurs de gestion durable des forêts françaises en a été la première conséquence (*ibid.*), avant de pouvoir traduire cette dialectique au niveau régional. Certains critères portent sur la protection des espèces et des espaces, sous les vocables de « *suivi des espèces et des milieux sensibles* » ou « *protéger tout ce qui doit l'être* » (Ministère de l'Agriculture, 1995a).

La deuxième résolution prise à Helsinki (« H2 ») est sur ce dernier point déterminante puisqu'elle est spécialement dédiée à cette problématique. Son intitulé est « *Principes généraux pour la conservation de la diversité biologique des forêts européennes* ». Ce texte est reconnu comme « *le premier effort international pour donner un contenu concret à une politique forestière de conservation de la diversité biologique* » (Barthod et Touzet, 1994). Toute politique forestière a la responsabilité de cette conservation, qui prévoit en particulier le respect des essences spontanées d'accompagnement, l'adéquation entre le parcellaire et la « *gamme de variation du site* », une gestion en interaction avec « *la diversité des habitats* », la prise en compte « *des espèces et écosystèmes en danger* » et l'établissement d'un « *réseau écologique cohérent de forêts « naturelles » ou « sub-naturelles » ou présentant un intérêt écologique particulier* » (*ibid.*), ce dernier point complétant et entérinant la résolution « S4 » de Strasbourg.

Le dernier congrès forestier mondial (à Antalya, octobre 1997), sous le thème de « *La foresterie pour le développement durable : vers le XXI^e siècle* » ne semble pas avoir été le théâtre d'une nouvelle et grande créativité (Barthod *et al.*, 1998). Les « *critères et indicateurs de gestion durable* » semblent déjà banalisés dans le discours alors que l'acceptation et l'application de tels concepts correspondent encore à des objectifs et des situations extrêmement variables suivant les acteurs ou les pays concernés (*ibid.*) : certains voulant passer le pas vers l'écocertification des produits sans avoir forcément révolutionné leur façon de faire, d'autres continuent sur leurs pensées sectorielles, d'autres encore restent prudents et veulent donner encore du temps à la réflexion avant de s'engager vers des changements...

III.1.2 - La traduction dans la politique forestière française

□ La gestion durable et les indicateurs de gestion durable

Le premier élément à considérer dans l'esprit des prises de positions internationales est l'emprise des termes « *développement durable* » et « *gestion durable* », avec une intensité peut-être plus grande encore que le terme « *biodiversité* ». Comme le souligne très justement Blandin (1995) le développement durable n'est pas « *une notion scientifique plus ou moins complexe. C'est un objectif que se choisit une société* ». Même s'il est souvent dit que la gestion de la forêt française est déjà durable, il est possible d'en douter car « *l'adoption d'un vocabulaire ne garantit pas la clarté des idées* » (*ibid.*). Ainsi, certains forestiers affirment qu'il est important de montrer à la population que la gestion forestière est déjà durable et qu'il est souvent question de malentendus (Guérin, 1994 ; Tolnai, 1996). Ceci est peut-être vrai dans certains cas, mais il y a probablement d'autres motivations liées à la difficulté d'acceptation ou de compréhension de l'ensemble des critères sous-tendus par ces termes (Blandin, 1995). Il est aussi utile de relever que la non-intervention des forestiers est une gestion parfois utile à la biodiversité qui sait en général se passer de l'homme (Blandin, 1995 ; Carbiener, 1996).

La gestion durable signifie avant tout une cohabitation d'objectifs parfois contradictoires, comme produire, conserver et rendre heureux tel ou tel usager ; le tout dans une logique participative des différentes sensibilités, c'est-à-dire dans un esprit démocratique.

A une très petite échelle, comme un pays entier, il est sans doute possible d'imaginer la satisfaction globale de tous « les critères et indicateurs de gestion durable » des forêts (Ministère de l'Agriculture, 1993, 1995a, 1995b, 2000) suivant la diversité et la complémentarité des situations. A une échelle plus grande comme une région, il est encore possible de parler de tout. Ceci est à la mesure des partis pris régionaux, comme nous en avons été témoins en région Midi-Pyrénées lors des réunions ayant précédé la production du document « *Présentation des critères et indicateurs de gestion durable des forêts de Midi-Pyrénées* » (Groupe de travail « biodiversité et gestion durable », 1998). Finalement, la possibilité de réunir autour d'une table les différentes sensibilités et disciplines gravitant autour des forêts régionales (production, conservation, recherche fondamentale, chasse ...) a davantage permis la connaissance réciproque des revendications et objectifs de chacun, plutôt que l'engagement à faire immédiatement mieux dans la gestion de chaque forêt. Le recueil des informations (*ibid.*) relatives à ces critères ressemble à un catalogue de bonnes pratiques, mais il ne garantit, pour le moment, aucun progrès, en particulier pour le critère « *une forêt qui conserve et protège ses habitats et ses espèces indigènes* ». Sur ce sujet, bien qu'il ait été possible de faire reconnaître que « *l'essentiel des espèces forestières et donc de la biodiversité sont des invertébrés* », les grands vertébrés, qui sont mieux connus, occupent une place prépondérante dans le débat. Plus généralement, il y a eu un grand effort sémantique puisque il y a beaucoup d'éléments intéressants, mais sans la structuration nécessaire pour faire ressortir l'important avant l'acceptable pour le plus grand nombre, l'ensemble perd de son crédit. A ce niveau régional, sous prétexte de données disponibles, seuls le grand tétras et l'ours brun sont mis en avant. Ce choix permet une indication de diversité ou de valeur biologique discutable, au moins au niveau de l'échelle d'application. Les quelques zones pyrénéennes concernées ne sont pas représentatives de la région et les quelques ours dont il est question sont slovènes. La « *liste des espèces en danger ou vulnérables* » présentée dans le document national ne compte que 29 taxons : 10 plantes vasculaires, 11 mammifères, 8 oiseaux, et rien d'autre (Ministère de l'Agriculture, 1995a). Plus récemment, cette liste a été complétée et compte 55 taxons, toujours des plantes et des vertébrés (Ministère de l'Agriculture, 2000). Ce constat explique que les naturalistes et surtout les scientifiques se désintéressent pour la plupart du débat qu'ils ne considèrent pas réellement lié aux questions de diversité biologique. Il serait néanmoins satisfaisant de pouvoir, au minimum, rendre pertinente la proposition relative aux « habitats et espèces » pour toutes les forêts, car il ne peut raisonnablement être question de biodiversité sans parler d'invertébrés.

□ **Les problèmes de fond** : « choix des fonctions » et « dosage fonctionnel »

Plus généralement, on voit se dessiner un partage tacite des fonctions entre les différentes forêts d'un territoire. S'il n'est pas choquant d'imaginer que certaines forêts, ou parcelles, aient avant tout vocation à produire du bois, il doit être accepté aussi que d'autres aient une valeur biologique telle que la conservation de cette richesse passe avant d'autres préoccupations. La réciproque est que la fonction de protection ne doit pas être admise seulement lorsqu'il est impossible ou très difficile de produire du bois et de l'exploiter. Comme le souligne Stokland (1997), dans un contexte de forêts boréales, les forêts les plus intéressantes pour la foresterie sont aussi les plus riches en espèces de coléoptères et d'oiseaux et de ce fait les plus intéressantes aussi pour la conservation de la diversité biologique.

Il est inquiétant de ne pas avoir tenté de clairement associer la résolution « H2 » d'Helsinki à des critères forestiers d'éligibilité. Comme l'analysent Barthod et Touzet (1994), l'échelle d'application géographique reste floue entre le niveau de la parcelle, jusqu'à un domaine supranational. D'autre part, certains artisans de cette résolution auraient prôné « *la maximisation de la diversité biologique locale, indépendamment des autres objectifs et contraintes de gestion* » (*ibid.*), en particulier la production de bois. Ceci laisse penser que la volonté politique sur cette résolution et le débat lors de cette négociation auraient eu pour motivations « *la naturalité des forêts* » et une mise à l'écart de l'homme dans la gestion « *des*

écosystèmes relativement peu artificialisés » (*ibid.*). Il peut être ici question d'un excès inverse à une conception avant tout productive et ceci soulève d'autres préoccupations. L'hégémonie de la conservation de la biodiversité dans le monde ne traduit pas forcément l'intérêt de ce patrimoine là où l'on en parle le plus. Le besoin de conservation doit répondre à des intérêts avérés et non en fonction de l'ancrage d'un discours pro-conservation seulement idéologique, ou inversement, en fonction de moindres résistances à ceux qui s'y opposeraient. Un des projets politiques de l'actuel gouvernement allemand illustre ce débat : « Les forêts qui sont propriétés de l'Etat fédéral (3 à 4 % des surfaces) seront rendues à leur état naturel. L'exploitation industrielle de ces forêts sera interrompue » (Anonyme, 1998). Cette position illustre une politique de conservation appliquée « où l'on peut » et non « où l'on doit » car il serait étonnant que ce soient ces forêts fédérales qui représentent le patrimoine biologique le plus riche de ce pays. Cependant, l'effet d'entraînement de la décision fédérale allemande peut être énorme si cela se passait pour les forêts soumises en France et la question « comment on fait » pour déterminer « où l'on doit » reste entière. Si l'on compare la forêt aux types d'agricultures dominantes en Europe, il est entendu que la majorité des forêts représentent, pour beaucoup de personnes et suivant de nombreuses caractéristiques, une naturalité bien supérieure (biodiversité plus importante, peu ou pas d'intrants, révolutions longues, plus faible densité de population et d'acteurs...). La forêt ne serait-elle pas aussi le support de la préoccupation sur le patrimoine naturel parce qu'il est plus difficile de régler les problèmes sur d'autres espaces ?

III.1.3 - Les dérives de la gestion durable en France : entre absence de sens et orientations marchandes

Rendre conciliable le patrimoine naturel et le développement en forêt n'est pas accepté de tous. Il est possible qu'aux côtés des « réserves » que consentent d'abandonner aux scientifiques (davantage qu'à la biodiversité qui-elle-ne se plaint pas) certains acteurs économiques et politiques, se démarquent des forêts purement commerciales où il ne faudrait pas espérer un geste en faveur du patrimoine naturel. Cette vision n'est pas ce qu'une société comme la nôtre dit vouloir faire de ses forêts, en particulier à la lecture des recommandations ou guides à destination des gestionnaires locaux des forêts bénéficiant du régime forestier (Barthod, 1993 ; ONF, 1993a, 1993b, 1995a, 1998; Ministère de l'Agriculture, 1993, 1995b, 2000 ; Dubourdiou *et al.*, 1995 ; Dubourdiou, 1997). Mais que peut-on attendre concrètement de cette gestion durable si présente dans le discours ?

□ Où se situent les objectifs de conservation ?

Comme le souligne Blandin (1995) la politique forestière française a choisi la voie du développement durable, mais la conservation durable n'est pas encore une réalité. Ce qu'il est demandé de faire aujourd'hui dans les forêts domaniales - par extension dans toutes les forêts qui bénéficient d'une gestion par l'ONF (soit 26 % de nos forêts) et recommandé de faire dans toutes les autres forêts, a été en premier lieu précisé par un texte national adressé aux préfets et directions locales des services liés à la forêt (Ministère de l'Agriculture, 1993). Le contenu de cette circulaire va assez loin au niveau des objectifs et des moyens nécessaires mais ne constitue qu'une orientation politique générale, restant à traduire techniquement sur le terrain (Dubourdiou *et al.*, 1995). Comme l'analysent Barthod et Touzet (1994) « *les enjeux majeurs de la conservation et de la gestion de la diversité biologique en forêt relèvent avant tout de décisions locales (...) la responsabilité nationale doit se limiter, dans la grande majorité des cas, à définir un certain nombre de grands principes qu'il appartient aux acteurs locaux de s'approprier.* »

L'ONF a repris ces éléments sous forme d'instructions ou de directives en direction de sa base (ONF, 1993a, 1993b, 1995a, 1998, 1999a, 1999b ; Dubourdiou, 1997). Pour la forêt privée, le discours semble compris et commencerait à être diffusé par les techniciens, mais sans compensations directes pour les propriétaires, les avancées concrètes restent ponctuelles (P. Bertrand, CRPF, comm. pers.). Les contrats territoriaux d'exploitation et les moyens attendus sur le réseau « Natura 2000 » sont les seuls moyens envisagés pour débloquent la situation (*ibid.*).

Plus généralement, réduire à un seul gestionnaire (l'ONF) et seulement un quart du territoire l'échelle de

faisabilité de la gestion durable est un handicap sévère. Les critères de hiérarchisation entre fonctions et les priorités de conservation sont soumis à discussions locales ce qui ne permet pas a priori de garantir une représentativité des différents types de patrimoines biologiques qui seront effectivement conservés à l'échelle nationale. Il est raisonnable de dire qu'il y a encore du flou dans les désirs politiques en faveur de la conservation et que la gestion durable, évoquée comme une gestion patrimoniale des ressources naturelles n'a, soit pas compris tous les scientifiques, soit pas voulu résoudre trop de problèmes simultanément. Il peut aussi être envisagé une certaine réserve politique pour la conservation de la biodiversité, même quand ceci semble l'objectif premier (Ministère de l'Agriculture, 1993). Comment en effet comprendre sur le même document, que les « *éléments rares ou remarquables* » de la biodiversité doivent être mieux connus, ce « *qui rend nécessaire une phase de recensement* » mais que ceci ne doit pas « *nécessairement conduire à en rechercher la permanence dans la totalité des sites et de l'étendue sur lesquels ils sont présents* » (*ibid.*) ?

□ Une dérive vers le marchand seulement ?

Dans l'exposé récent de la politique forestière française qui prévaut actuellement (Bianco, 1998), on peut s'inquiéter de certaines positions. Il est certes question d'avoir des « *objectifs environnementaux compensés financièrement* », y compris dans la gestion de la forêt privée, mais « *le premier axe de la stratégie forestière de la France, c'est l'orchestration d'un énorme effort de productivité dans tous les maillons de la filière* » (*ibid.*). Comme cette position est motivée par l'accroissement du volume de bois sur pied, par l'augmentation de l'âge moyen des peuplements, et par le déficit des échanges commerciaux de la filière bois en France, cette volonté politique est pour le moins en contraste avec les discours précédemment évoqués. Intensifier la production de bois et conserver le patrimoine biologique forestier sont des objectifs difficiles à concilier. Il est aussi utile de s'interroger sur la gestion durable, interprétée comme un « *processus qui se construit et non pas seulement un résultat qui se constate* » et dont la finalité est « *la mise en place d'une certification de la gestion durable des forêts* » (*ibid.*). Une obligation de moyens n'en garantit pas les résultats. Il y a là clairement une volonté de motiver les acteurs tirant un revenu de la forêt pour trouver leur compte dans une gestion multifonctionnelle.

Lorsque le discours politique laisse la place à celui de l'économie, le débat montre aussi ses limites. Si la durabilité peut être étudiée sous l'angle de la rentabilité du capital, de la constance des revenus (Terreaux, 1996) voire des aménités ou à l'inverse des externalités, liés aux services et contraintes qu'impose l'intégration des fonctions non marchandes (Terreaux, 1996 ; Desprès et Normandin, 1996), il est difficile de donner une valeur monétaire à tous les services autres que la production de biens (Desprès et Normandin, 1996), et en particulier à la biodiversité (Gauthier, 1998). Il est peut-être judicieux d'imaginer une compensation financière aux gestionnaires contre un effort coûteux en faveur de la conservation ou d'autres services, mais la rémunération directe des services ou d'un niveau de diversité biologique paraît par principe discutable.

III.2 - Les moyens concrets pour la conservation de l'entomofaune et des forêts françaises

Les principes internationaux évoqués ont beaucoup pesé sur la législation et les choix politiques de ces dernières années en faveur de la protection de la diversité biologique en forêt. Sans reprendre l'inventaire de tous les outils réglementaires existants, nous noterons trois éléments représentatifs de l'actualité politique récente, croisant les thèmes de la conservation en forêt ou des insectes. Il s'agit des liens et des éléments tirés des listes nationales d'insectes protégés, de l'ensemble des dispositions pour la prise en compte de la diversité biologique en forêts « *soumises* » et de la directive dite « *Habitat* » (directive 92/43/CEE du 21 mai 1992 : Conseil des Communautés Européennes, 1992).

III.2.1 - Éléments « *rares ou remarquables* » pour les gestionnaires et les politiques

A la base de la politique française pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière

(Rameau in Ministère de l'Agriculture, 1993), les éléments biologiques rares ou remarquables n'ont pas été listés, mais une démarche d'évaluation (inventaire, typologie, comparaison puis classement) en fonction de plusieurs critères fut évoquée. Partant d'une approche patrimoniale, la volonté politique range sous la rubrique « *rare ou remarquables* » des éléments qui répondent à des critères biologiques (« *rareté* », « *diversité* », « *naturalité* », « *fragilité* » ...) autant qu'humains (« *usages* », « *proximité* », « *gestion* », ...).

Pour les textes nationaux invitant à une gestion conservatoire (Rameau et Olivier, 1991 ; ONF, 1993a , 1993b, 1995a, 1998, 1999a, 1999b ; Dubourdiou *et al.*, 1995 ; Dubourdiou, 1997) l'intérêt patrimonial des éléments suivants pourrait se situer sur un même niveau de priorité : une espèce « *rare* », une espèce « *protégée* », « *une espèce remarquable* », « *une espèce d'une grande valeur patrimoniale* », un peuplement typique (« *représentatif d'une catégorie* »), un « *écosystème forestier remarquable* » (en raison du faible « *degré d'artificialisation* »), un arbre unique (âge, dimensions, port, ...), des éléments « *esthétiquement remarquables* », un peuplement ayant un « *rôle de protection contre l'érosion* », des arbres « *remarquables par la valeur symbolique ou historique qui s'y attache* » ... Une curiosité de la nature comme un arbre de forme étonnante est certes un élément naturel, éventuellement unique, mais sa contribution à la valeur biologique du site n'est pas plus importante qu'une espèce menacée. Ceci est admis pour les taxons et syntaxons de plantes et les espèces de vertébrés qui sont bien connus et pour lesquels on dispose de listes des représentants « *rare et remarquables* », par des listes rouges des espèces menacées ou listes d'espèces protégées en particulier. Pour un entomologiste, le scepticisme s'impose si l'on considère ce catalogue d'éléments comme une source pour trouver « *la dose de patrimoine biologique* » nécessaire à une gestion dite du patrimoine naturel forestier, en particulier quand un insecte devient « *patrimoine* » après son inscription sur une liste européenne ou une liste des insectes protégés en France et que l'on s'aperçoit que ces listes représentent peu d'espèces (Maurin, 1994). Pour les insectes, à la mesure des exemples que nous allons évoquer, ce travail est non seulement sommaire, mais il est également peu pertinent.

III.2.2 - La protection légale des coléoptères et de leurs habitats

La présente analyse porte sur les coléoptères mais il y a certainement des lacunes ou erreurs manifestes similaires d'appréciation sur d'autres ordres concernés (Lépidoptères, Orthoptères et Odonates), sans parler de tous les autres ordres non concernés par de telles listes en France.

□ La démarche européenne

Au début des années 1980, le Conseil de l'Europe, soucieux de disposer d'éléments sur la faune menacée à l'échelle de son territoire d'action, s'entoura de comités d'experts et commandita des travaux pour faire le point sur la situation de quelques groupes d'invertébrés : lépidoptères diurnes, libellules et « *insectes vivant dans le bois mort ou pourri* » dans un premier temps (Collins et Wells, 1987). Ces expertises ont été publiées par la suite dans la « *Collection Sauvegarde de la nature* » et ont donné lieu à différentes recommandations, du Conseil de l'Europe aux états membres, sur des moyens à envisager pour la conservation de certains insectes et de leurs habitats. Parallèlement, des représentants suisses et du Royaume-Uni, invitaient le Conseil de l'Europe « *à accorder une haute priorité dans ses activités à la protection des invertébrés* » en ajoutant certains taxons d'invertébrés en « *annexe II* » (espèces protégées) de la Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (ou Convention de Berne, entrée en vigueur en juin 1982) (*ibid.*). Il fut décidé que le choix des taxons devait répondre à des critères de représentativité (biogéographique pour l'Europe, des différents milieux présents en Europe, de différents groupes taxinomiques) et de pertinence pour la conservation (espèces « *sérieusement menacées* »), auxquels fut associée une condition de faisabilité (« *faciles à identifier* ») et un élément discutable sur le registre de la stratégie politique (« *familières au grand public* » pour « *intéresser les Européens à la cause de la protection des insectes* ») (*ibid.*). Les cinq coléoptères forestiers existant en France et retenus dans cette liste, sont, à l'exception d'*Osmoderma eremita*, non

représentatifs des espèces rares et menacées de notre pays et pourtant inscrits avec le statut « vulnérable » pour deux espèces assez communes, et « en danger » pour les trois autres. Il faut reconnaître qu'il n'y a pas eu d'entomologistes français consultés ni de documents de synthèse, tels des listes rouges d'espèces menacées pour les coléoptères français, comme il en existe depuis longtemps dans les pays voisins (par exemple pour des espèces xylophages : Geiser, 1984 en Allemagne ou Holzschuh, 1984 en Autriche). En l'absence de sources fiables émanant de la France, le statut de ces espèces était naturellement dit « indéterminé » pour notre pays avant la synthèse ayant conduit à cette liste européenne et aux statuts donnés in fine aux taxons choisis (Collins et Wells, 1987). Les statuts ont été par la suite revus pour tous les pays, mais sur la base des listes existantes qui n'ont pas évolué pour les taxons qui nous intéressent (Van Helsdingen *et al.*, 1996).

Cette liste des insectes protégés en Europe a été reprise dans la Directive « Habitat » (Conseil des Communautés Européennes, 1992), prolongement logique des travaux engagés par la convention de Berne, pour constituer la liste des espèces strictement protégées, dite « Annexe IV » ainsi que la liste des « *Espèces animales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation* », ou « *Annexe II* », qui comprend de nouveaux taxons forestiers propres à cette annexe. Les 4 coléoptères (liés au bois et existant en France) ajoutés dans cette annexe ne sont sans doute pas étrangers aux propositions de Speight (1989), avant que cette liste ne soit complétée en 1997 à l'intention des pays scandinaves nouvellement inclus dans la Communauté européenne (Secrétariat de la Faune et de la Flore, 1993 ; Leseigneur, 1998). On remarquera avec surprise, malgré le faible nombre de taxons utilisables en France au regard de la biodiversité réelle, qu'une espèce telle *Chrysocarabus olympiae* a été retenue et est considérée comme « prioritaire » en France. Ce carabe est un taxon italien menacé qui a fait l'objet de recherches et d'une tentative infructueuse d'introduction en France (Secrétariat de la faune et de la flore, 1993 ; Van Helsdingen *et al.*, 1996). Il est donc totalement étranger à notre faune.

□ Lacunes et erreurs sur la protection légale des insectes en France.

Il y a eu en 1979 une première liste d'insectes protégés en France. Les 4 seuls taxons de coléoptères métropolitains représentés étaient 3 sous-espèces et un phénotype de carabes endémiques, caractérisés aussi par leur grande taille ou leur esthétique et particulièrement convoités par certains collectionneurs (Guilbot, 1990).

A la suite des premiers travaux européens pour la prise en compte des invertébrés dans une politique de conservation de la nature, les réactions des entomologistes français furent parfois très enthousiastes (Léonide, 1987 ; Guilbot, 1990). Le débat s'est ensuite largement dégradé, quand sont parues les listes des insectes protégés en France.

Pour la liste nationale (Ministère de l'Environnement, 1993b) l'Annexe II de la convention de Berne a été reprise (donc l'annexe IV de la directive Habitat), visiblement sans l'expertise d'un entomologiste compétent car cette liste est entachée d'erreurs manifestes :

- √ Au niveau de la démarche, ce qui n'était pas pertinent pour la France lors de la constitution de la liste de la convention de Berne (statut des espèces dit « indéterminé ») a finalement été repris dans l'autre sens et compris logiquement comme : « ce qui est en danger pour l'Europe, l'est aussi pour la France ! » (l'exemple suivant illustre le problème).
- √ Au niveau du choix des taxons : *Cerambyx cerdo* est un des rares coléoptères à être reconnu parmi ces éléments de notre « patrimoine » est décrié à la même époque par les services de la protection des végétaux comme « *un très grave problème dans le Sud-Ouest pour les chênes implantés au sein de parcs et espaces verts ou de plantations de bordure* » (Jacquin et Chauvel, 1993), milieux dont la naturalité n'échappera à personne...
- √ Un taxon tel *Cucujus cinnaberinus* qui n'a probablement jamais été trouvé en France (Van Helsdingen *et al.*, 1996) est sur la foi d'une référence sans grande valeur biogéographique (Portevin, 1931) intégré à cette liste (Guilbot *in* Maurin, 1994) ...

Il est aussi utile de signaler l'initiative nationale ayant conduit à l'ajout de taxons endémiques cavernicoles

dans cette liste. Les trois genres, comprenant 53 espèces au total (soit la moitié des insectes français protégés : Maurin, 1994), sont énoncés dans le texte sous la forme du nom de genre latin suivi de la mention « ssp. » (qui veut dire « les sous-espèces de »). Cette combinaison taxinomique est impropre et nulle, au même titre que « sp. », écrit dans le livre rouge de la faune menacée pour ces mêmes genres (Maurin, 1994), qui voudrait dire qu'une seule espèce, inconnue ou non déterminée, est concernée pour chaque genre. Ces abréviations sont peut-être utilisées à la place de « spp. » (voulant dire « toutes les espèces du genre ») ...

Fort du constat que le statut des espèces peut être variable d'une région à une autre, la liste des espèces protégées en Île-de-France est apparue à la même époque (Ministère de l'Environnement, 1993a). Les réflexions sur une liste rouge des insectes menacés dans cette région ont servi de base à ce texte (Bruneau de Miré, 1994, 1995). Ce travail a certainement été richement travaillé mais ce sont des questions si complexes qu'en l'absence d'une « maturation », au moyen d'un groupe de travail étendu ou d'un recul suffisant dans le temps (Lhonoré et Brustel, 2000), des erreurs manifestes d'appréciation de certains taxons sont inévitables. Ainsi, le *Scintillatrix festiva* probablement rare sur les genévriers spontanés de la région n'est-il pas devenu ces derniers temps un hôte particulièrement virulent des cyprès et thuyas d'ornement jusqu'au cœur de la mégapole parisienne (Froissard et Lemesle, 1996 ; Bocquillon, 1997 ; Lecoq, 1997 ; Liskenne, 1998) ?

Plus généralement, la traduction de listes rouges d'espèces menacées en listes d'espèces protégées est d'un sens très douteux, car il n'y a que rarement des atteintes motivées directement par la destruction d'un insecte comme ce peut être le cas sur certains taxons chassés avec abus pour alimenter un commerce. Les insectes sont surtout victimes de la méconnaissance et d'atteintes à leur habitat et c'est naturellement l'habitat des espèces sensibles qui doit être protégé si une certaine efficacité est souhaitée dans notre politique de conservation de cette biodiversité (voir par exemple : Hamon, 1994). L'exemple espagnol est sur ce point éloquent, puisque le sens de la loi implique que toutes les espèces sont protégées – « *Queda prohibido dar muerte, dañar, molestar o inquietar intencionadamente a los animales silvestres (il est interdit de tuer, de blesser, de déranger ou d'inquiéter de manière intentionnelle les animaux sauvages)* » (Ministerio de Agricultura, 1989 : Art. 26-4) – mais il semble finalement que les entomologistes ont davantage à subir cette règle que les « bétonneurs de littoral » (TARRIER, 1993), sans doute en lien avec le terme « intencionadamente ». Les dommages dits collatéraux, quel que soit leur intensité, seraient donc légalement plus acceptables que ceux intentionnels ? Un autre problème réside effectivement dans la mise en application de tels textes : les forces de l'ordre et autres personnels assermentés reconnaîtront plus facilement un entomologiste qui prospecte et récolte des espèces non-protégées que les activités destructrices des habitats des espèces protégées ou les espèces protégées elles-mêmes.

□ Coléoptères saproxyliques présents dans les listes à application nationale

Pour les coléoptères qui nous intéressent, ces principales listes reconnues par les gestionnaires et administrations sont très réduites (Tableau I).

Les listes évoquées constituent une sorte de catalogue, contraignant les entomologistes à y trouver le patrimoine qu'ils défendent et les raisons de négocier une gestion patrimoniale des sites qu'ils identifient comme les plus intéressants. Pour pouvoir qualifier l'intérêt patrimonial des forêts au moyen d'insectes appropriés et typiques de ces milieux, on peut donc affirmer que les listes nationales sont bien trop sommaires.

Outre les erreurs manifestes, d'appréciation de sensibilité de certains taxons, de la reprise d'une espèce absente de notre faune (*Cucujus cinnaberinus*) ou du défaut de transcription des mises à jour de la Directive habitat (*Stephanopachys* spp.), c'est le « poids administratif » actuel pris par ces listes qui pose problème. Des initiatives encourageantes voient le jour pour proposer de nouveaux taxons adaptés à des problématiques locales dans la définition de l'intérêt des milieux naturels. Le travail entrepris pour la révision des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologiques, Floristique et Faunistique (ou ZNIEFF) a conduit les régions à demander à un collège de spécialistes des listes d'espèces locales remarquables, comme par

exemple « la liste régionale des espèces déterminantes d'insectes en P.A.C.A. » (Alziar *et al.*, sans date) qui propose 472 coléoptères.

Tableau I : Coléoptères saproxyliques reconnus comme « patrimoine naturel remarquable »

Textes	Annexe II Convention de Berne (1)	Annexe III Convention de Berne (2)	Annexe IV Directive Habitat 1992 (1)	Annexe II Directive Habitat 1997 (2)	protection nationale 1993 (1)	protection Ile de France 1993 (1)	" Patrimoine des réserves biologiques" (3)
FAMILLES ; Espèces							
BOSTRICHIDAE							
<i>Stephanopachys linearis</i> (Kugelann, 1792)				X			
<i>Stephanopachys substriatus</i> (Paykull, 1800)				X			
BUPRESTIDAE							
<i>Dicerca berolinensis</i> (Herbst, 1779)						X	X
<i>Eurythyrea quercus</i> (Herbst, 1780)						X	X
<i>Scintillatrix festiva</i> (Linnaeus, 1767)						X	X
CERAMBYCIDAE							
<i>Aegosoma scabricorne</i> (Scopoli, 1763)						X	X
<i>Cerambyx cerdo</i> Linnaeus, 1758	X		X	X	X		X
<i>Lamia textor</i> (Linnaeus, 1758)						X	X
<i>Rosalia alpina</i> (Linnaeus, 1758)	X		X	X	X		X
CETONIIDAE							
<i>Cetonischema aeruginosa</i> (Drury, 1770)						X	X
<i>Liocola lugubris</i> (Herbst, 1786)						X	X
<i>Osmoderma eremita</i> (Scopoli, 1763)	X		X	X	X		X
CUCUJIDAE							
<i>Cucujus cinnaberinus</i> (Scopoli, 1774)	X		X	X	X		X
ELATERIDAE							
<i>Lacon querceus</i> Herbst						X	X
<i>Limonicus violaceus</i> (Muller P.W., 1821)				X			X
LUCANIDAE							
<i>Lucanus cervus</i> (Linnaeus, 1758)		X		X			X

(1) = espèces strictement protégées ; (2) = espèces dont l'habitat doit être protégé ; (3) = extrait de la liste des "Espèces prises en compte dans l'inventaire" dans la "note méthodologique sur la réalisation de l'inventaire des réserves biologiques" (ONF, 1999b).

Sans la demande d'un tel effort, de telles listes, en chantier dans différentes régions, peuvent être réduites aux seuls coléoptères protégés locaux, comme ce fut le cas en Midi-Pyrénées (Conservatoire régional, *comm. pers.*). Ces listes à venir doivent privilégier les taxons pour lesquels les régions d'application ont une forte « responsabilité patrimoniale », c'est-à-dire des endémiques en priorité, quels que soient les milieux naturels concernés (Lhonoré et Brustel, 2000).

III.2.3 - Conséquences des « listes » sur la conservation

Schématiquement, trois niveaux de possibilité pour la conservation du patrimoine biologique sont

identifiés et déclinés ci-après. Ces textes sont présentés suivant un niveau croissant d'obligation de résultat que l'on peut en attendre en terme de conservation. L'analyse porte sur la pertinence de ces outils vis-à-vis de la conservation de l'entomofaune saproxylique et de la conservation des sites qui l'hébergent.

□ Les gestes de la gestion forestière courante

Dans une inspiration louable et documentée, de nombreuses recommandations à appliquer dans les gestes courants de la gestion forestière sont régulièrement proposées, en particulier, il est vrai, en forêts soumises (Ministère de l'Agriculture, 1993 ; ONF, 1993a , 1993b, 1999a ; Dubourdiou *et al.*, 1995 ; Dubourdiou, 1997). Cette avancée s'explique par la volonté affichée d'une gestion forestière « *qui intègre davantage la conservation de la biodiversité* », y compris pour les « *éléments ordinaires* » (Ministère de l'agriculture, 1993), et aussi, probablement, par le souhait de voir naturellement une prise de conscience collective des personnels techniques locaux s'opérer. Dans cette perspective, un progrès généralisé serait la seule alternative à l'inquiétude politique de généraliser des réserves car « l'abandon de la fonction de production est en conséquence la voie la plus onéreuse pour la collectivité en matière de gestion écologique de la forêt » (*ibid.*). Cependant, la non-intervention sylvicole s'avère toujours plus rentable qu'une mauvaise gestion productiviste.

Ainsi, sur des bases écologiques avérées ou des principes de précaution, un vaste champ de possibilités est proposé (ONF, 1993a , 1993b, 1999a ; Dubourdiou *et al.*, 1995 ; Dubourdiou, 1997). Pour l'entomofaune qui nous intéresse, nous relevons en particulier les recommandations telles que :

- √ La régénération naturelle des peuplements.
- √ « L'abandon de tout « acharnement sylvicole » pour obtenir des régénérations complètes, sans vide, et des plantations « bien propres » ».
- √ « Le mélange d'essence » (dont le fondement écologique est cependant très discutable), et le maintien des « essences secondaires » (i.e. : sans valeur marchande actuelle).
- √ « La conservation des vieux arbres », « arbres sénescents », « arbres morts » et « arbres creux ».
- √ « *Le maintien d'arbres ou de bouquets au-delà de l'âge d'exploitabilité (...) et de les laisser vieillir, en les abandonnant à eux-mêmes* » ...

Ces éléments sont suffisamment explicites pour être repris et pour servir dans une négociation locale, pour la conservation de nombreux éléments biologiques remarquables, dont des espèces rares non identifiées par les administrations et gestionnaires. Il faut reconnaître que les essences d'accompagnement non marchandes et les arbres creux ou morts sur pied qui constituaient pour les gestionnaires, il y a encore peu de temps, les premiers éléments à éliminer, passent aujourd'hui du statut de risque sanitaire, de disgrâce dans le paysage ou de signe de laxisme, à celui d'élément « pittoresque », de réservoir de diversité biologique et de signe de gestion moderne.

La limite de ces perspectives se situe au niveau de l'acceptation des gestionnaires locaux qui peuvent décider une autre hiérarchie dans les enjeux de gestion. Il est suggéré d'aller dans le sens de ces progrès sylvicoles mais il n'y a pas de réelles contraintes politiques générales pour une certaine quantité de résultats à en attendre. Par contre, ce n'est pas le cas des surfaces à classer en réserves biologiques ou à proposer au réseau « Natura 2000 » qui entrent, ou entreront, dans les indicateurs de gestion durables de la gestion forestière française, progrès surveillés par nos partenaires européens.

□ Les réserves forestières

Une « Réserve Biologique Dirigée » ou une « série d'intérêt écologique particulier » ont pour objectif « *le maintien ou la restauration d'éléments biologiques particulièrement remarquables* » (ONF, 1995a, 1998a). Les réserves biologiques intégrales complètent le dispositif dans le but « *de constituer au niveau national un réseau cohérent représentant les éléments les plus remarquables de la diversité biologique* » (ONF, 1995a). C'est un outil de gestion orienté vers la conservation de ces éléments, qui répondent aux critères énoncés de « rareté », de « vulnérabilité », de « diversité », de « particularité » et/ou de « naturalité », le tout dans un esprit de « viabilité » (ONF, 1995a). Pour les insectes, seules les espèces

protégées ou inscrites en Annexe II de la directive Habitat sont considérées correspondre à ces critères (Tableau I).

Dans une Réserve Biologique Dirigée, à la différence des Réserves Biologiques Intégrales (ONF, 1998a), il est possible d'intervenir par des actes de gestion, comme des coupes ou des dégagements. Cette possibilité pouvant avoir des résultats opposés à ceux escomptés, la première responsabilité du gestionnaire consiste à demander des éclaircissements scientifiques en ayant recours à des compétences extérieures (ce qui est prévu par les directives sous forme de « comité scientifique consultatif » : ONF, 1995a). Dans la majorité des cas, il incombe aussi aux naturalistes et scientifiques de révéler la présence des « éléments remarquables » et « représentatifs » de notre patrimoine biologique pour pousser à la constitution de telles réserves. Il est permis d'imaginer que la mise en place de tels outils, sous réserve de faire évoluer la définition française du patrimoine entomologique, est une réelle opportunité pour la conservation des éléments les plus sensibles aux actions humaines en forêt.

Une limite inhérente à la définition de territoires « trop protégés » est le risque de ne plus avoir un suivi régulier des richesses présentes (Nel, 1999). La connaissance faunistique en entomologie est pour une grande part le fait des recherches et récoltes d'amateurs. Les démarches pour obtenir des autorisations de capture sont rarement entreprises et les données faunistiques dans certains lieux ne sont plus publiées. Nous avons pu constater cela à l'occasion de travaux menés en forêt de la Sainte Baume (Var) et dans le Parc National des Pyrénées, problèmes sur lesquels nous reviendrons.

□ La directive dite « Habitat » (directive 92/43/CEE du 21 mai 1992).

Cette directive a pour objectif de « favoriser la biodiversité par le maintien (voire la restauration) d'habitats naturels et d'habitats d'espèces » (Rameau, 1997), et « de concilier maintien de la biodiversité et développement durable » (Rémy, 2001). L'identification de tels sites éligibles est réalisée au moyen d'un « catalogue » d'espèces et d'habitats sur des registres faunistiques et floristiques définis pour l'Europe entière (annexes de cette directive). In fine, cette procédure doit conduire à la constitution d'un réseau représentatif, par grands domaines biogéographiques, des « hauts lieux » des éléments biologiques ainsi définis comme remarquables : le « Réseau Natura 2000 ». Les sites « d'intérêt communautaire » et « prioritaires » qui seront retenus par Bruxelles, sur la base des propositions de chaque état membre, seront érigés en « zones spéciales de conservation » ou en « zones de protection spéciale » (Oiseaux) et seront gérés avec une obligation de résultat envers les éléments biologiques qui ont permis leur éligibilité (*ibid.*), mais quid des autres espèces éventuellement rares ? ...

Ce sont donc les milieux qui focalisent les objectifs de conservation car ces zones spéciales de conservation « sont des sites à protéger comprenant :

- √ soit des habitats naturels menacés de disparition ou réduits à de faibles dimensions ou offrant des exemples remarquables des caractéristiques propres aux régions alpine, atlantique, continentale et méditerranéenne ;
- √ soit des habitats abritant des espèces de faune ou de flore sauvages rares ou vulnérables ou menacées de disparition ;
- √ soit des espèces de faune ou de flore sauvages dignes d'une attention particulière en raison de la spécificité de leur habitat ou des effets de leur exploitation sur leur état de conservation » (Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, 2001 : Art. L. 414-1. - I). En réalité, et malgré la formulation, il ne s'agit que des espèces figurants dans les annexes de la directive.

La philosophie de la directive Habitat est intéressante, car la valeur biologique est à la source de son esprit et l'échelle de son application s'étend théoriquement à l'ensemble du territoire, quels que soient le gestionnaire ou le statut de propriété. Une certaine obligation de résultat pour la conservation des espèces et de leurs habitats est en outre clairement affichée : « Les sites Natura 2000 font l'objet de mesures destinées à conserver ou à rétablir dans un état favorable à leur maintien à long terme les habitats naturels et les populations des espèces de faune et de flore sauvages qui ont justifié leur délimitation. Les

sites Natura 2000 font également l'objet de mesures de prévention appropriées pour éviter la détérioration de ces mêmes habitats naturels et les perturbations de nature à affecter de façon significative ces mêmes espèces. Ces mesures tiennent compte des exigences économiques, sociales et culturelles, ainsi que des particularités régionales et locales. Elles sont adaptées aux menaces spécifiques qui pèsent sur ces habitats naturels et sur ces espèces. Elles ne conduisent pas à interdire les activités humaines dès lors qu'elles n'ont pas d'effets significatifs par rapport aux objectifs mentionnés » (Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, 2001 : Art. L. 414-1. - V).

Le succès d'une telle démarche, qui prône la gestion intégrée des espaces, passe avant tout, et simultanément, par :

- ✓ une définition précise des sites proposés en fonction des critères d'éligibilité donnés dans la directive (inventaires cartographiés) ;
- ✓ une réelle pertinence patrimoniale des sites (valeur biologique) pour que les plus « exemplaires » (au moins en fonction des critères précédents) puissent être dans le futur réseau (dont la taille ne sera pas infinie) ;
- ✓ la faisabilité d'une gestion adaptée qu'il faudra définir au cas par cas, techniquement et financièrement, dans un document cadre appelé « document d'objectif » ;
- ✓ l'acceptation des propriétaires et gestionnaires pour atteindre les objectifs de conservation (une contractualisation – « contrat Natura 2000 » - est prévue, définissant les règles techniques et prévoyant les enveloppes pour couvrir les « surcoûts » engendrés).

Si le compromis avec les activités humaines est recherché, les objectifs de conservation doivent néanmoins prendre le pas sur ces contraintes. Pour se démarquer « *d'un conflit de légitimité entre des justifications propres à la ruralité et une légitimation scientifique (...) un cadrage cognitif permet de limiter la prolifération des débats* » (Rémy, 2001). Compte tenu de cette méthode « politique », des inquiétudes de naturalistes existent et ont tout lieu de persister.

- ✓ Les éléments contenus dans les annexes II et IV sont, comme précédemment signalés, pour le moins sommaires en ce qui concerne les insectes. Des ajouts seront-ils faits pour que l'on puisse réellement parler de biodiversité faunistique, ou bien resterons-nous sur une vision « vertébrés » de ce terme ?
- ✓ Face à la pertinence variable des taxons ou syntaxons proposés dans les annexes de la directive, les experts nationaux appliqueront-ils un « filtre » pour certaines espèces, telles par exemple *Cerambyx cerdo* L. et *Lucanus cervus* (L.) qui n'indiquent absolument aucune valeur patrimoniale supérieure des sites où ils existent dans le sud de la France ? Sera-t-il possible de supprimer certains taxons des listes ou de déclasser certaines zones mal choisies ?
- ✓ De nouveaux sites identifiés comme remarquables, à l'occasion de nouvelles découvertes de naturalistes ou de l'incorporation de nouveaux taxons dans les annexes, pourront-ils être proposés ? L'entreprise d'inventaire et d'évaluation des milieux est en effet périlleuse et empreinte d'incertitudes car le manque de compétences scientifiques mobilisables et de données déjà disponibles ont jusque là fait défaut (Rémy, 2001).
- ✓ N'y aura-t-il pas une forte tentation de proposer en priorité des sites où la concertation est plus facile et où des mesures de conservation sont déjà prises, comme les parcs nationaux et les réserves domaniales, au détriment d'autres lieux où l'intérêt et l'urgence de la conservation peuvent être plus forts ?
- ✓ Le choix des acteurs locaux chargés de l'évaluation des sites et de la remontée d'informations du terrain est-il réellement exemplaire (moyens, légitimité, compétence, professionnalisme) ou plutôt dévolu aux seules volontés motivées et bénévoles ? Comme « *l'habitude de faire les choses avec rien* » est de coutume, la légitimité de l'expertise naturaliste mérite au moins d'être posée, d'autant que « *la directive Habitat opère un mélange, délicat et discuté, entre différentes formes de compétences et de reconnaissances (scientifique et/ou militante)* » (Rémy, 2001).

➤..... IV - PROBLÉMATIQUE DE LA CONSERVATION DES PATRIMOINES ENTO- MOLOGIQUES ET FORESTIERS

La biologie de la conservation est une discipline de biologistes, écologues ou naturalistes, qui a pour objectif la protection de toute la biodiversité, en particulier les espèces menacées et leurs milieux vitaux. Les invertébrés contribuent majoritairement à la biodiversité des milieux. Les forêts biologiquement les plus riches, qui hébergent des espèces rares et qui sont peu dégradées, focalisent l'attention de ces biologistes qui y voient un patrimoine commun de l'humanité et de nombreux intérêts, en particulier scientifique, éthique, mais aussi d'usage pour la qualité de vie des hommes. Ces forêts, lorsqu'elles sont identifiées, sont prioritaires pour engager des programmes de conservation.

La gestion patrimoniale des ressources naturelles, dont la biodiversité et les forêts font clairement partie, a pour objet la satisfaction des hommes qui ont des revendications d'usage ou un intérêt pour ce patrimoine. Cette conception est devenue un objectif politique affiché qui a donné lieu à de nombreuses recommandations pour les gestionnaires forestiers. Ces derniers doivent intégrer aux objectifs de production, des objectifs de conservation de la biodiversité en général, et du patrimoine biologique rare et remarquable en particulier. La gestion durable, dont il est ici question, est une idée sans doute louable, mais le vocabulaire est banalisé sans être forcément compris avec des interprétations trop variées pour s'attendre à une acceptation homogène de ce concept et à beaucoup d'avancées concrètes sous ce vocable. Le principal progrès s'affiche au niveau du discours des gestionnaires et politiques, paroles qui affirment qu'un pont est dressé entre les scientifiques et les politiques, et également entre les naturalistes et les gestionnaires locaux, et que tout ce qui se fait aujourd'hui est mieux qu'autrefois. La biologie de la conservation n'est pas pour autant la discipline qui prévaut, c'est davantage une gestion patrimoniale qui se trame dans la majorité des cas avec des perspectives très limitées de conservation efficiente et pertinente de la biodiversité. Quelques risques majeurs sont identifiés.

- ✓ **Une gestion conservatoire « où l'on peut »** (forêts soumises, parc nationaux, lieux de faibles revendications socio-économiques pour la production, lieux de faibles potentialités productives marchandes, ...) **qui fait souvent fi des réflexions sur une conservation « où l'on doit »** (biodiversité, naturalité, espèces rares...).
- ✓ **Une gestion conservatoire d'une infime partie de la biodiversité** en France, seulement axée sur des « espèces drapeaux » (listes rouges existantes, annexes de la Directive Habitat et/ou espèces protégées), c'est-à-dire plus des deux tiers des vertébrés (Maurin, 1994) contre moins de 0,4 % des insectes (Maurin, 1994 ; Martinez et Gauvrit, 1997) qui ne concernent pas, en outre, des espèces réellement menacées. La directive Habitat par exemple est très bien orientée sur les principes et méthodes de la conservation, mais la contrainte de devoir choisir dans son « catalogue des éléments patrimoniaux » (i.e. ses annexes) limite considérablement son intérêt pour conserver l'entomofaune.
- ✓ **Une gestion conservatoire**, à la discrétion des motivations des gestionnaires de terrain « où l'on souhaiterait que les espèces soient » et non systématiquement là « où elles sont ou pourraient être ». Les recommandations pour la gestion courante des forêts soumises, conçues suivant des principes de précaution pourtant intéressants, poussent surtout à une « mise en œuvre de moyens » (pas d'obligations en général, pas non plus de résultats attendus autres que ceux qui peuvent faire bonne figure).

La responsabilité des entomologistes pour faire évoluer ce constat est importante. Il faut reconnaître que l'ensemble des perceptions sur la pertinence de la politique de conservation de la biodiversité est avant tout lié à l'oubli ou à un ressenti peu enthousiaste envers les invertébrés. Si l'on observe cependant la prise en compte de la situation des mollusques terrestres et dulçaquicoles (15,5 % figurent en liste rouge : Bouchet in Maurin, 1994), force est de constater qu'un travail de fond important a été réalisé en France pour analyser et sérier les problèmes de leur conservation.

Il n'est pas assez question d'insectes pour l'évaluation de la qualité des milieux et pour hiérarchiser les priorités de conservation sur certains sites ou espèces car les informations nécessaires ne sont pas disponibles ou n'ont pas été travaillées assez dans cette optique. Il n'est pas question de mettre en avant le seul manque de moyens dévolus à l'entomologie, en particulier au niveau de la systématique et de la faunistique. Le manque de ressources, en nombre de personnes par rapport à la taille du groupe zoologique considéré, est tout de même plus flagrant que pour d'autres groupes, en particulier les oiseaux. Le plus gros handicap est certainement la non motivation des entomologistes, amateurs en particulier, pour « servir » la cause de la conservation. Les listes des espèces protégées en France ont été perçues comme une attaque orientée envers les entomologistes « qui tuent leur matériel » avant de pouvoir l'étudier, alors que les menaces pesant sur l'entomofaune se situent sur bien d'autres registres.

L'ensemble de ces problèmes posés par la biologie de la conservation en forêt est devenu notre sujet principal de travail, face aux (ou aux côtés de) professionnels de la forêt et des administrations en charge de ce type de dossiers. Ce travail s'est positionné sur la condition des coléoptères saproxyliques en forêt. Ces insectes sont en particulier reconnus comme des descripteurs de la valeur patrimoniale de milieux forestiers par l'ensemble des documents analysés dans cette fin de partie (Collins et Wells, 1987 ; Conseil des Communautés Européennes, 1992 ; ONF, 1993a, 1993b, 1995a, 1998, 1999a, 1999b ; Bruneau de Miré, 1994, 1995 ; Dubourdiou *et al.*, 1995 ; Van Helsdingen *et al.*, 1996 ; Dubourdiou, 1997). La présence de certains taxons rares ou illustrant le bon fonctionnement de la dégradation des matières ligneuses implique des mesures conservatoires au niveau de la gestion des espaces boisés. Certains taxons de notre faune commencent à être identifiés pour cet usage (Speight, 1989 ; Luce, 1992 ; Good et Speight, 1996 ; Brustel, 1998b).

Avant de présenter nos travaux sur l'identification plus précise des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des sites forestiers français, une présentation détaillée de ce matériel d'étude s'impose.

CHAPITRE 2

LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES POUR MATÉRIEL D'ÉTUDE : APPROCHE ÉCOLOGIQUE

« Ces insectes sont les fossoyeurs des arbres, ils ne sont plus des destructeurs, bien qu'ils aillent alors parfois à l'encontre des desseins des hommes (...). Tant pis pour les hommes qui ont cru éternelle une matière, telle que le bois ouvré, lequel au regard de la Nature n'est autre chose qu'un débris de cadavre qui tôt ou tard doit périr et disparaître pour refaire de la vie »

(Caillol, 1935).

Les cycles de l'énergie et des différents éléments nutritifs (carbone, azote, ...) passent en forêt par un stade de « capitalisation » important à l'intérieur des tissus ligneux et corticaux. Cette particularité de la production primaire des arbres s'accompagne d'une grande complexité des processus de recyclage qui y sont associés. Ceci implique, au regard d'une prairie, d'une culture ou de milieux aquatiques, une plus grande richesse et aussi une spécificité des organismes saproxyliques qui restituent et disséminent pour l'ensemble de la forêt le budget énergétique et nutritif représenté par le bois mort, en particulier lorsqu'il s'agit d'un arbre entier de plusieurs mètres cubes, avec ses branches, ses racines, son bois de cœur, son écorce... Outre le stockage des nutriments et de l'énergie avant restitution lors de sa dégradation, le bois mort focalise notre attention comme support de différents habitats des organismes saproxyliques. Il joue également un rôle, en fin de processus, comme substrat de germination et comme nurserie aux futurs peuplements forestiers (Mc Comb et Lindenmayer, 1999).

Les intérêts fonctionnels des organismes saproxyliques sont détaillés dans le travail de Speight (1989). Gutowski (1988) propose, lui, une longue démonstration des multiples rôles des coléoptères Cerambycidae et Buprestidae dans l'écosystème forestier, en particulier sur la rapidité de la dégradation des plus gros volumes de bois.

Dans ce chapitre, les principaux traits écologiques de ce groupe sont présentés. Comme le nombre d'espèces concernées et les particularités biologiques propres à chacune d'elles sont très variées, seuls certains points majeurs et contrastés sont abordés. L'enjeu est de proposer, pour cette complexité, une organisation synthétique par thèmes, devant aider à mieux saisir les développements qui vont suivre (espèces bioindicatrices et techniques pour leur inventaire). Certains exemples illustratifs sont le fait d'observations personnelles de ces dernières années, au moyen de prospections actives, à vue ou par élevage. L'organisation des informations prend corps sur une approche sémantique, pour décliner ensuite les principaux traits de vie des coléoptères saproxyliques, avant d'aborder la lecture des milieux du complexe saproxylique et les facteurs favorables au développement des espèces les plus exigeantes.

➤..... I - QUE REPRÉSENTENT LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES ?

I.1 - Organismes saproxyliques

Les **organismes saproxyliques** sont définis comme les espèces « *qui dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts - debout ou à terre - ou de champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques* » (Speight, 1989). L'ensemble des organismes et milieux concernés sera appelé complexe saproxylique et par un néologisme pratique, le processus dynamique qui correspond à la genèse d'habitats des organismes saproxyliques sera appelé saproxylation (dégradation du bois et multiples scénarii latéraux).

Dans le passé (par exemple : Dajoz, 1966a), il était question de complexes saproxyliques pour définir le seul stade terminal de dégradation du bois concerné par les organismes saproxylophages. Comme il est d'usage aujourd'hui, ce terme est utilisé pour l'ensemble des espèces du processus (*auct.*). Cette acception générale mérite cependant quelques précisions lorsqu'il s'agit de dire si une espèce appartient ou non au cortège. Par exemple, à partir de quand une espèce xylophage pionnière est incluse (surtout si l'arbre peut se rétablir après cette attaque) et quelles plantes arbustives ou champignons hébergent des organismes considérés comme saproxyliques (Fowles *et al.*, 1999) ? Nous incluons toute espèce xylophage ou simplement foreuse de bois dont l'action contribue à la mort des tissus ligneux (tout ou partie de l'arbre). C'est le cas de scolytes pionniers qui peuvent être vecteurs de maladies irréversibles pour l'arbre attaqué, comme la graphiose de l'orme par exemple. Contrairement à certains (Fowles *et al.*, 1999), nous estimons que les hôtes de toute essence ayant des tissus ligneux pérennes (quelle que soit leur taille de développement) sont des saproxyliques, comme par exemple les espèces des genêts (Simandl et Kletecka, 1987 ; Syrett et Emberson, 1997). Les champignons appartenant au cortège sont également liés à ces mêmes supports dont ils s'alimentent (à la différence des espèces mycorhiziennes).

Une analyse fine des relations trophiques connues parmi les seuls coléoptères aux affinités saproxyliques est utile pour mieux comprendre ces définitions génériques. Cette réflexion est d'autant plus importante que de tels insectes si diversifiés aux niveaux morphologique, éthologique et biologique, ont aussi pour particularité des larves et des adultes, qui pour une même espèce, appartiennent à des mondes très différents.

I. 2 - Coléoptères saproxyliques

I. 2.1 - Caractéristiques principales Les coléoptères sont des représentants de l'embranchement des Arthropodes et de la classe des Insectes. De l'approche systématique de cet ordre (Paulian, 1988 ; Delvare et Aberlenc, 1989 ; Elzinga, 1997), il convient de retenir trois caractéristiques majeures qui leur confèrent certaines propriétés.

- ✓ Ils sont ailés (Pterygotes) : deux ailes antérieures sclérifiées appelées élytres et deux ailes postérieures membraneuses. En dehors du cas général où ces ailes fonctionnelles confèrent une mobilité aux imagos, il convient de signaler quelques transformations adaptatives qui concernent quelques familles, comme par exemple les *Vesperidae* ou *Cebrionidae* dont les femelles possèdent seulement des élytres plus ou moins atrophiés, ou quelques genres, comme par exemple les femelles de *Lampyris*, *Pachypus* ou *Rhipidius* dont les femelles sont totalement aptères.
- ✓ Ils sont dotés d'un appareil buccal de type broyeur, autant chez les larves que chez les adultes.
- ✓ Ils présentent un développement de type holométabole (métamorphose dite complète où larves et adultes d'une même espèce sont différents sur le plan morphologique et généralement aussi au niveau éthologique et des exigences biologiques).

La systématique de cet ordre (dont la diversité spécifique connue est, rappelons-le, la plus importante de la biosphère) est naturellement complexe, imparfaitement connue et peu stabilisée. Au niveau des familles par exemple, l'effort de synthèse récent de Lawrence et Newton (1995) établit avant tout les incertitudes qui règnent à ce niveau de la classification. Il serait aussi long qu'inutile d'exposer l'ensemble des textes utilisables pour l'approche systématique et faunistique de cet ordre (au moins 500 références sont nécessaires pour une détermination correcte et une idée de la répartition des quelques 1200 espèces que nous estimons présentes en France parmi les familles abordées dans nos études et comprenant des coléoptères saproxyliques). La systématique des larves reste un domaine encore plus perfectible.

I. 2.2 - Importance quantitative

En terme de richesse spécifique, l'ordre des coléoptères est de loin le mieux représenté parmi les organismes saproxyliques (Caillol, 1935 ; Dajoz, 1966a, 1966b, 1998 ; Speight, 1989 ; Key, 1993). Ces coléoptères côtoient également d'autres ordres comme des Diptères (*Syrphidae*, *Tipulidae*, *Asilidae* ...), des Hétéroptères (*Aradidae* notamment), des Hyménoptères (*Formicidae*, *Siricidae*, *Ichneumonidae* ...) ... Les insectes ne sont pas les seuls organismes du cortège saproxylique, d'autres invertébrés (Chilopodes, Diplopodes, Arachnides ...), quelques vertébrés (pics en particuliers, mais également chiroptères, rapaces nocturnes ou rongeurs) et de nombreux champignons et micro-organismes participent activement au processus ou occupent les habitats ainsi créés.

Il est délicat de dresser l'inventaire de l'ensemble des coléoptères saproxyliques. S'il peut être admis que la proportion des coléoptères saproxyliques parmi l'ensemble des coléoptères français est la même que celle de l'Allemagne, c'est-à-dire 20 % (Köhler et Klausnitzer, 1998 ; Köhler, 2000), il y a plus de 1900 espèces présentes en France qui correspondraient à cette évaluation (Martinez et Gauvrit, 1997). Suivant la position dans le cortège, la diversité et les associations d'espèces de coléoptères saproxyliques sont variées. Naturellement, on observe une croissance chronologique du nombre d'espèces potentielles durant le processus de saproxylation (Pfeffer et Zurr, 1983 ; Kletecka, 1996 ; Dajoz, 1990, 1998 ; Köhler, 2000), car la complexité des milieux augmente et les ressources trophiques se diversifient, jusqu'à

l'épuisement des ressources ligneuses. Ce stade est marqué par l'abandon du matériau par les coléoptères saproxyliques, dont le relais est pris par des humicoles, hôtes de la litière et des horizons profonds du sol (Delamare Deboutteville, 1951). Dans les réseaux trophiques, la part des prédateurs est logiquement plus faible en individus que celle des espèces liées à la dégradation des matériaux (Delgado-Castillo et Deloya, 1990 ; Irmeler *et al.*, 1996).

➤..... II - LA « NICHE ÉCOLOGIQUE » DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

L'approche écologique des coléoptères saproxyliques dans leur ensemble est complexe. Il convient en effet de distinguer différentes notions intégrées dans le système de « niche écologique » propre à chaque espèce pour mieux aborder le système de « complexe saproxylique » correspondant à l'ensemble de ces niches et des interrelations existantes au sein d'écocomplexes boisés. L'ensemble de ces éléments permettra par la suite de mieux définir la notion de rareté des espèces de coléoptères saproxyliques, en particulier sur le plan de la sténoécie, et également de définir précisément les traits de vie impliqués dans certaines méthodes d'échantillonnage.

II.1 - Définition

Sur un plan théorique et systémique, le concept de niche écologique, diversement interprété suivant les époques et les auteurs (Frontier et Pichod-Viale, 1998) est le terme consacré pour caractériser le mode d'exploitation des ressources par une espèce. Schématiquement, le concept synthétise le fait que l'espèce occupe un créneau dans l'écosystème : elle occupe un habitat (son adresse), a des relations cénotiques (sa vie sociale) et a des fonctions (sa profession) qui sont modificatrices du milieu (recyclage ou production) ou génératrices de services (transport, ...). La niche écologique d'une espèce n'est donc pas seulement une « niche-habitat » (dite souvent « habitat »), c'est-à-dire « une localisation passive dans un domaine de tolérance, ni simplement un rôle dans le réseau trophique, mais un rôle dans le réseau d'interactions : la notion de niche écologique a évolué parallèlement à celle d'écosystème » (*ibid.*)

II.1.1 - La niche écologique d'un coléoptère saproxylique

Comme nombre d'holométaboles, après son développement, passant par plusieurs stades larvaires avant métamorphose, l'imago d'un coléoptère saproxylique émerge de son habitat larvaire et doit perpétuer son espèce. Les réserves accumulées pendant le développement larvaire ou l'alimentation des adultes répondent aux besoins énergétiques des tâches les plus élémentaires qu'ils ont à accomplir : s'apparier et assurer une descendance. Pour les femelles, il faut trouver, au moment de la ponte, des conditions spécifiques et adaptées au développement complet de leurs larves peu mobiles.

Dans une étude géosystémique sur les oiseaux (Alet, 1986), la mobilité spatio-temporelle du matériel étudié est l'occasion d'introduire la notion de « *génotope* » (lieu de reproduction) et de « *trophotope* » (lieu d'alimentation). L'approche est semblable pour caractériser l'écologie des coléoptères saproxyliques, car ces espèces holométaboles connaissent des écophases, définies comme « *intervalle où l'espèce vit dans un même biotope et montre le même régime alimentaire (...) c'est-à-dire occupe la même niche alimentaire* » (Frontier et Pichod-Viale, 1998). L'entrée d'une nouvelle cohorte dans la population ou dans une écophase est nommée « *recrutement* » (*ibid.*). Il y a donc deux types majeurs de recrutement dans l'occupation des milieux par les coléoptères saproxyliques : lors de l'émergence imaginale qui est le passage du développement larvaire à la vie mobile des adultes (dispersion depuis l'habitat) et lors de l'éclosion de la descendance larvaire qui suit la ponte, marquant ainsi le relais de la population adulte précédente (colonisation d'un nouvel habitat).

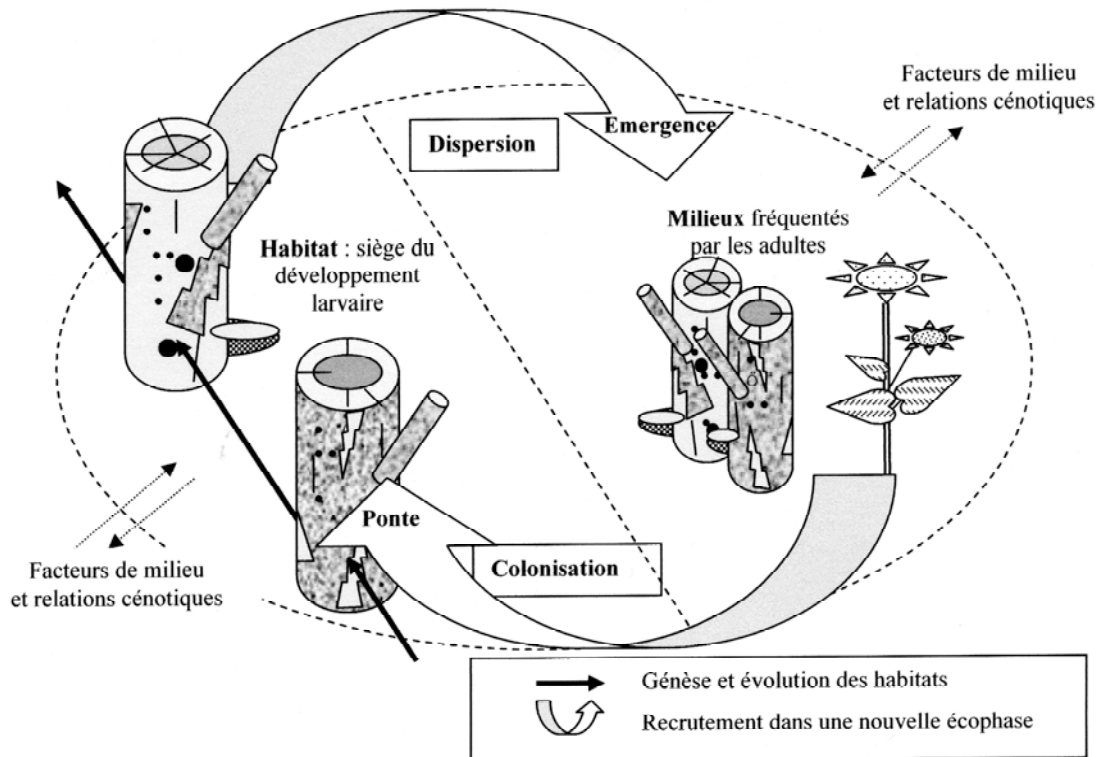


Figure 2 : Le système « niche écologique » d'un coléoptère saproxylique

L'habitat d'une espèce, selon nous, ne peut pas être seulement « *un domaine de tolérance vis-à-vis des principaux facteurs de milieu* » (Hutchinson *in* Frontier et Pichod-Viale, 1998), car cette notion stipule que les espèces subissent leur milieu et non choisissent, au moins lors de la ponte, les conditions utiles à leur développement. Dans ces conditions, nous parlerons pour caractériser l'écologie d'une espèce : de milieux fréquentés par les adultes, d'habitat pour les seules phases larvaires (Figure 2), et de régime alimentaire des adultes ou des larves, ce qui les situe en différentes positions dans les réseaux trophiques.

II.1.2 - La notion d'habitat, siège du développement larvaire

L'habitat d'une espèce correspond à une conjonction de facteurs particuliers de milieu, en général choisie (et/ou admise) par l'adulte (femelle) d'une espèce pour y déposer sa ponte, qui permet le succès du développement larvaire jusqu'à l'émergence de la génération suivante. Cette définition implique une variabilité de ce contexte particulier qui joue sur le succès du développement (variabilité des facteurs), avec cependant une constance des différentes espèces à coloniser tel ou tel habitat.

Pour le développement larvaire, une forêt ne constitue pas un habitat et un arbre mort ne l'est pas davantage. Speight (1989) introduit à ce sujet la notion de « *mégapole arboricole* » pour les grands arbres présentant de multiples types de déficiences et de nécroses où se situent différents habitats d'organismes saproxyliques. Tous les arbres sont des lieux pouvant présenter des habitats très divers et évolutifs comme par exemple : un certain volume localisé de bois au bon niveau de pourriture, de chaleur et d'humidité, une cavité particulière, une carie de bois abritant telle proie, une interface écorce-bois avec une espèce donnée de champignon... Cette notion d'habitat peut donc correspondre à quelques dm³ de bois ou de terreau d'arbre pour un coléoptère alors qu'elle se chiffrera en dizaines d'hectares, avec une multitude de composantes, pour un grand mammifère. C'est sans doute pour cette raison que Castella et Speight (1996), parmi d'autres, parlent de « micro-habitat ».

Le terme de microcaverne pour les cavités d'arbres et la qualification de coléoptères microcavernicoles pour des cétoines dont les larves se développent dans ce contexte (Luce, 1995), tout comme le terme microbiocénose (Hervé, 1955 ; Pfeffer et Zumr, 1983), sont révélateurs de l'échelle d'approche et de la définition de l'habitat de tels coléoptères saproxyliques. Cette approche invite surtout à parler des microconditions qui permettent certaines associations de faunes saproxyliques dont on devine l'extrême richesse à l'intérieur d'une seule forêt. La notion implique l'évolution qualitative des cortèges faunistiques localisés dans le temps et dans l'espace, sur une surface ou un volume réduit, d'un bois mort particulier (essence, taille, position sur l'arbre, situation de l'arbre dans son contexte local ...). La simple modification cénotique peut ainsi traduire de proche en proche, d'une semaine à l'autre ou sur différentes positions du même bois, une variation de paramètres biologiques révélatrice de la genèse de nouveaux habitats, c'est-à-dire un continuum d'habitats différents. Cette approche très qualitative admet la complexité des situations caractérisant les différents habitats du cortège saproxylique. Parler d'habitat occupé ou d'habitat vacant (Rey Benayas *et al.*, 1999), ou de niche fondamentale et de niche réalisée (Faurie *et al.*, 1998) pour les coléoptères saproxyliques présents dans un lieu est loin d'être évident. L'application de ces concepts ne traduirait-elle pas notre incapacité à repérer autant que l'insecte son habitat, et notre propension à lui attribuer ainsi des habitats qui ne correspondent pas à ses exigences ?

II.2 - Traits de vie des adultes déterminant l'occupation des niches

Dans une approche des relations trophiques entre la saproxylation et les coléoptères, nous choisissons de ranger les coléoptères saproxyliques dans trois catégories principales en fonction des traits de vie des adultes et de leurs larves. Il est utile de distinguer les organismes strictement saproxyliques, ou « *obligate saproxylic* » (Økland, 1995), qui dépendent directement et durant les phases clés de leur développement du complexe saproxylique, des organismes occasionnellement saproxyliques, ou « *facultative saproxylic* » (*ibid.*), qui sont en général des espèces où les seuls adultes sont liés au complexe saproxylique, ou des espèces indirectement liées à la ressource trophique du complexe mais qui y trouvent d'autres déterminants de leur survie. Les saproxyliques stricts correspondent schématiquement aux deux catégories suivantes :

- ✓ Des espèces dont les larves sont saproxyliques et dont les adultes sont absents de ce processus de recyclage des matériaux ligneux. Dans ce cas, les imagos ont des régimes alimentaires variés, assez souvent floricoles, mais peuvent aussi ne pas s'alimenter. Ce premier cas de figure est largement représenté. Il traduit souvent des possibilités alimentaires moins élaborées des imagos qui ne peuvent pas assimiler des longues chaînes carbonées et se contentent de sucres simples contenus dans le nectar des fleurs ou la sève des plantes pour leurs propres besoins énergétiques (Chararas, 1983).
- ✓ Des espèces dont larves et adultes occupent le complexe saproxylique.

Nous choisissons de présenter quatre cas de figures principaux, en combinant les exigences trophiques des adultes et de leurs larves.

II.2.1 - Choix trophiques des adultes

□ Espèces saproxyliques dont les imagos sont floricoles

On les dit anthophiles, c'est-à-dire qui recherchent les fleurs (Séguy, 1967 ; Pouvreau, 1996 ; Barbalat, 1997), ou anthophages (Caillol, 1935) lorsque les fleurs sont directement dévorées. Ces organismes, cités dans différents travaux (Paulian, 1988 ; Pouvreau, 1996 ; Barbalat, 1997) présentent souvent une adaptation morphologique et de positionnement de l'appareil buccal. Positionné de manière prognathe, cet appareil buccal broyeur dispose éventuellement, au niveau des maxilles ou du labium, de soies qui aident à la récolte du pollen et du nectar (Pouvreau, 1996). Certaines espèces très effilées sont adaptées pour butiner des corolles profondes (*ibid.*). Les insectes anthophiles peuvent rechercher dans le pollen une source de protéines utile à la fécondité des femelles (Speight, 1989). Cependant il doit plus souvent être question d'une couverture des besoins énergétiques par le nectar ou les différentes pièces florales car il arrive que le sex-ratio enregistré sur les fleurs soit à l'avantage des mâles chez certaines espèces (Villiers, 1962).

Ainsi, les fleurs sont indispensables à la survie de ces espèces au même titre que la ressource bois exploitée par leurs larves (Ball et Key, 1997). Les espèces concernées sont par exemple les *Lepturinae*, *Stenopterini* ou *Clytini* (*Cerambycidae*) ou des *Anthaxia* spp. (*Buprestidae*) dont les larves sont xylophages et les adultes floricoles peu spécialisés. Il est aussi question des *Cetonia* spp., *Trichius* spp. ou *Gnorimus* spp. (*Cetoniidae*) aux larves saproxylophages et adultes régulièrement floricoles. Les fleurs visitées le sont souvent en raison de caractéristiques olfactives, morphologiques et chromatiques. Les plus attractives en forêt sont autant des plantes herbacées que des espèces arbustives ou arborescentes parmi quelques familles principales : Asteracées, Apiacées, Rosacées (*Rubus* spp., *Rosa* spp., *Sorbus* spp., *Spiraea* spp., ...) ... ; et quelques plantes particulières : Cornouiller sanguin, Troène, Sureau yèble, chênes, tilleuls ... Même si les coléoptères sont probablement les pollinisateurs les plus anciens et les plus archaïques, ils ne représentent pas les acteurs les plus performants dans cette fonction et les plantes se passeraient bien de la brutalité de certaines espèces (Pouvreau, 1996).

□ Espèces saproxyliques dont les imagos ne semblent pas s'alimenter

Certains coléoptères saproxyliques dépendent seulement des réserves stockées lors du développement larvaire (Paulian, 1988). Il s'agit des nombreuses espèces rencontrées dans les bois secs et ouvrés, comme les *Anobiidae* par exemple, ou des *Prioninae* (*Cerambycidae*) et certains *Elateridae* que l'on ne voit pas s'alimenter au stade imaginal. Parmi ces espèces, il existe probablement des exceptions liées à une conjonction de facteurs qui nous échappent, comme cette observation d'un *Prionus coriarius* mâle qui fut observé en plein jour le 10/07/97 dévorant une mûre en Forêt de Grésigne (Tarn). On ne peut savoir s'il s'agissait de satisfaire un besoin énergétique ou une simple hydratation. Il est dit que les adultes d'*Osmoderma eremita* par exemple ne s'alimenteraient pas dans la nature (Ranius et Hedin, 2001), mais quelques captures dans des pièges alimentaires nous ont été rapportées et les fruits sont très prisés par les adultes captifs. Quelques travaux généraux sur les relations entre les coléoptères et les fleurs (Iablokoff, 1945 ; Villiers, 1962 ; Dajoz, 1964) montrent que certaines espèces, habituellement absentes de ces milieux, peuvent devenir ponctuellement floricoles dans quelques rares conditions de forte luminosité, de canicule et dans une plage de degré hygrométrique de l'air.

□ Espèces dont toutes les écophases sont saproxyliques

Ces espèces présentent, entre larves et adultes, des liens plus ou moins communs avec la saproxylation. Certains mycétophages de champignons charnus et peu pérennes, parmi les *Mycetophagus* spp. (*Mycetophagidae*) ou les *Triplax* spp. (*Erotylidae*), et également de nombreux prédateurs sous-corticaux de xylophages primaires (*Trogositidae*, *Histeridae*, *Colydiidae*, *Silvanidae*...) semblent occuper les mêmes ressources trophiques aux différents stades de leur développement. Des prédateurs aussi bien aux stades larvaires qu'imaginaux, tout en ayant un régime semblable, occupent cependant une position différente sur le support : les larves de *Thanasimus formicarius* (*Cleridae*) chassent les larves et adultes de *Scolytidae* dans leurs galeries et sous les écorces (Dajoz, 1998) alors que l'adulte chasse activement tout type de proies adultes, qui circulent à l'extérieur des arbres, comme le font aussi *Clerus mutillarius* (*Cleridae*) ou certaines mouches de la famille des *Asilidae*.

Plus indirectes sont les relations qui existent entre certains adultes de *Cetoniidae* (*Liocola lugubris* et *Cetonischema aeruginosa*), *Cerambycidae* (*Cerambyx cerdo*) ou *Lucanidae* (*Dorcus parallelipedus*) et la saproxylation. Ces imagos hibernent souvent dans les bois dégradés et se nourrissent des exsudats de sève sur des lésions sévères des arbres. Ce régime, appelé opophagie (Paulian, 1988) pour des espèces ayant pu être qualifiées de « sapivores » (Barbalat, 1995b) est un critère suffisant pour qualifier l'espèce de saproxylique (Key, 1993). Les larves de nos exemples le sont aussi puisqu'elles sont xylophages ou saproxylophages. Au sujet des opophages, en raison de similarités au niveau des odeurs et des nutriments recherchés, il est fréquent de les rencontrer sur des fruits mûrs et parfois aussi sur certaines fleurs ayant des odeurs fruitées (Pouvreau, 1996). Ces faits les rapprochent de la première catégorie biologique évoquée (adultes floricoles).

□ Espèces indirectement saproxyliques

Il existe enfin quelques espèces, forestières ou non, qui peuvent avoir des relations trophiques ou éthologiques ponctuelles avec le complexe saproxylique, comme par exemple certains prédateurs peu spécialisés comme des *Carabidae* ou des *Staphylinidae* qui comptent parmi leurs proies occasionnelles des organismes strictement saproxyliques.

D'autres dépendent du complexe pour leur survie sans relations trophiques directes avec la saproxylation. Par exemple, les *Coccinellidae* aphidiphages liés aux plantes herbacées hibernent souvent sous les écorces d'arbres morts et de nombreux adultes de *Carabidae* tout comme certains Hyménoptères trouvent en s'enfonçant dans le bois carié d'une souche ou d'un tronc au sol (voire aussi les galettes de chablis, les talus et sous les mousses surmontant de grosses pierres) leur gîte d'hibernation. Ces milieux humides se ressuient rapidement et assurent une bonne isolation contre le froid. Il n'est pas exclu que des phénomènes de fermentations engendrent aussi une température moyenne supérieure dans ces milieux. Plus généralement, sur un plan thermique, une inertie plus faible et une conduction plus forte sont des phénomènes perceptibles lorsque la neige fond plus vite sur ces milieux que sur le sol environnant.

Des hyménoptères sociaux, tels les *Vespidae* et les abeilles établissent leurs colonies à l'abri des cavités d'arbres. Les *Vespidae* utilisent même les fibres du bois pour construire leurs nids. Certaines fourmis du genre *Lasius* s'établissent dans des caries avancées et certains *Apoidea* (Hyménoptères) trouvent (perforations désertées des xylophages) ou créent (forage de bois cariés) leur gîte de développement dans les arbres, où ils alimentent directement leurs larves au moyen de ressources diverses prélevées dans le milieu environnant. A une autre échelle, les vertébrés hôtes des cavités d'arbres font de même. L'ensemble des coléoptères commensaux de ces espèces saproxyliques, invertébrés souvent sociaux ou vertébrés, sont de ce fait des saproxyliques indirects ou occasionnels. C'est le cas de nombreux coléoptères myrmécophiles dont la sténocécie, liée à l'intégration des conditions favorables à l'hôte et à l'espèce elle-même, leur confèrent une grande sensibilité (Franc, 1992).

II.2.2 - Pouvoir de dispersion des espèces liée à la mobilité des adultes

Indépendamment de la recherche alimentaire propre aux imagos, ces derniers sont les seuls à posséder une réelle mobilité, pour le brassage génétique à l'occasion de l'appariement et pour la colonisation de nouvelles ressources utiles à leur descendance. L'endroit de capture d'un imago de coléoptère saproxylique est à relativiser par rapport à son lieu de développement larvaire, et donc aux déterminants de la survie de la population contactée. Ceci incite à beaucoup de prudence dans l'interprétation d'une observation qui ne serait pas réalisée directement sur le support de développement de l'espèce (habitat larvaire).

Les distances de déplacement possibles des imagos d'une espèce sont trop peu connues pour spéculer sur leur capacité de dispersion. Elles sont en général supposées faibles (Speight, 1989 ; Key, 1993 ; Ball et Key, 1997 ; Jonsell, 1999). Pour *Osmoderma eremita*, les adultes pourraient parcourir 500 à 1000 m. (Antonsson, 1998), mais Ranius et Hedin (2001) estiment que seuls 15 % des imagos quittent les cavités d'origine pour coloniser de nouveaux arbres distants au maximum de quelques centaines de mètres (190 m. pour le plus grand déplacement observé). Les méthodes utilisées dans ces expériences (capture-marquage-recapture et « radio-tracking ») sous-estiment sans doute les réelles possibilités de dispersion des adultes, en cas de destruction de l'arbre hôte en particulier. Dans une étude réalisée sur *Cerambyx cerdo* dans un bocage dégradé présentant des arbres hôtes favorables dispersés (Brin, 1999), la plus grande et seule distance de déplacement observée fut de 600 m. au dessus d'un champ de blé. Les difficultés méthodologiques incitent à ne pas prendre ces chiffres pour des possibilités « moyennes », et encore moins « maximales », de déplacements, qui sont certainement fonction des disponibilités locales des ressources.

Il existe des espèces aptères qui correspondent naturellement au cas le plus extrême de faible pouvoir de dispersion. Iablokoff (1951) souligne à juste raison l'exemple de *Drymochares truquii* espèce aptère liée aux souches de noisetiers, connue çà et là de quelques localités sud-alpiennes et de Haute-Provence. Sa mobilité réduite n'est sans doute pas étrangère à son endémisme (Bense, 1995). Dans une réflexion sur les

saproxyliques menacés (Luce, 1992 et *comm. pers.*), *Morinus asper*, autre *Cerambycidae* aptère, est donné comme exemple, bien qu'assez largement répandue dans le sud de la France. Nous ne partageons pas ce point de vue car cette espèce semble assez adaptée à son « handicap » : nous l'avons observée à plus de 200 m. du premier habitat colonisable, ce qui dénote une bonne mobilité par la marche, et *Morinus asper* présente aussi un développement particulièrement polyphage, sur des essences aussi diverses que le sapin, le hêtre, les chênes, le peuplier ou le robinier (observations personnelles).

Si l'on prend l'exemple d'une des plus rares espèces d'*Elateridae* de notre faune, *Podeonius acuticornis*, quelques remarques s'imposent. Cette espèce sténoèce et capable de voler est habituellement liée à quelques cavités, en général tapissées de carie rouge, de grands chênes ou châtaigniers, dans quelques vieilles forêts d'Europe (Iablokoff, 1943 ; Pierre, 1946 ; Leseigneur, 1972 ; Rabil, 1972 ; Buchholz, 1987 ; Delpy et Burle, 1992 ; Brustel et Clary, 2000). *Podeonius* a pourtant été trouvé sur peuplier en dehors de toute grande forêt (Secq, 1989). *Lacon querceus*, autre *Elateridae* tout aussi rare (sténoèce des caries rouges de chêne en priorité), a été capturé sur un amandier isolé dans un secteur agricole de grandes cultures où un habitat favorable n'a pu être trouvé à 1 km à la ronde (Brustel et VanMeer, 1999).

Ces exemples illustrent qu'une certaine valence écologique des espèces peut exister au même titre qu'une certaine mobilité des imagos devant se nourrir dans des milieux différents de leur lieu d'émergence, ou devant trouver des conditions précises pour leur descendance exigeante. A ce sujet, Dajoz (1981) concluait à la lecture des relevés d'une entomocénose d'un champignon rare et éphémère (comme peuvent l'être d'autres microhabitats du cortège saproxylique), que la colonisation concerne « *des coléoptères capables de se déplacer rapidement et assez loin pour découvrir le milieu qui convient à leur développement* ». Jonsell (1999), malgré des observations de l'ordre de 150 m. pour nombre de Ciidae étudiés, admet, sur l'exemple de *Dorcatoma punctulata* (*Anobiidae*) que la « *colonization over 1 km distance should not be a problem for most of the studied insects* (une colonisation au-delà d'une distance de plus d'1 Km ne devrait pas être un problème pour la majorité des insectes étudiés) ». Pour les espèces liées à des milieux plus stables, comme les cavités sur gros arbres vivants, la mobilité est donnée pour faible (Nilsson et Baranowski, 1997). Ceci expliquerait la rareté ou l'absence supposée de ces espèces en dehors des quelques milieux qui ont toujours offert leurs habitats. La rareté lors des relevés n'a pas laissé imaginer à ces auteurs d'autres raisons que la possibilité de très faibles niveaux de population (*ibid.*). En d'autres termes, nous postulons que nombre de coléoptères saproxyliques peu mobiles ou sténoèces doivent compenser ce handicap par l'usage ponctuel d'un habitat non optimal (au moins différent de celui que l'on croit leur connaître) ou par des déplacements plus importants que l'on ne l'imagine aujourd'hui. Le faible nombre d'endémiques et la très large répartition géographique de nombreuses espèces qui caractérisent les coléoptères saproxyliques (par exemple : Cecchi et Bartolozzi, 1997) sont des éléments qui vont aussi dans le sens des hypothèses sur la mobilité des populations (Stenlid, 1999). Les compensations envisagées (trophiques ou de mobilité) ne sont pas pour autant sans limites, et les distances existantes aujourd'hui entre certaines populations traduisent les atteintes durables que ces espèces ont pu subir et les menaces qui pèsent sur elles.

II.3 - Régimes alimentaires des larves et occupation des habitats

L'approche sémantique proposée n'est pas révélatrice de l'alimentation stricte des insectes ainsi classés mais regroupe en réalité des notions trophiques et des éléments dynamiques de colonisation du complexe saproxylique. L'accent est ainsi porté, indirectement, sur les exigences des adultes dans la recherche de l'habitat larvaire de leur descendance et dans un deuxième temps sur les régimes alimentaires des larves en fonction de l'habitat occupé. Les espèces strictement dépendantes du matériau bois ne sont pas nécessairement xylophages, comme nous allons le montrer, et le terme anglo-saxon « *wood borer* » est plus juste que « xylophage » trop souvent employé à tort. Il est même établi que les réels xylophages peuvent ne représenter qu'une infime partie des saproxyliques observés sur les bois morts (Irmiler *et al.*, 1996).

II.3.1 - Larves en relations directes avec le bois

□ Les xylophiles primaires ou pionniers

Les forestiers distinguent les organismes dits « ravageurs primaires », pour les quelques espèces pouvant éventuellement attaquer des arbres en pleine vitalité, et ceux dits « ravageurs secondaires » pour les espèces attaquant des arbres dépérissants ou morts (Lévieux *et al.*, 1985a, 1985b). Les ravageurs primaires sont plus souvent des défoliateurs et c'est surtout parmi les dits ravageurs secondaires que l'on rencontre des coléoptères saproxyliques (Dajoz, 1998). Pour les foreurs de bois, nous regroupons ces insectes dans un vaste ensemble d'organismes qui ont pour caractéristiques communes d'être les premiers à attaquer des arbres vivants (plus ou moins stressés), moribonds ou morts (brutalement et depuis peu : coupe ou chablis par exemple), que nous appelons ici les xylophiles primaires (ou « *Xylophiles I* », en abrégé, dans le reste du document).

Cette situation des arbres s'accompagne en premier lieu par des émissions de substances allélochimiques (kairomones) volatiles (terpènes et éthanol en particulier) qui représentent une attraction dite primaire pour ces insectes (Chararas et Berton, 1961 ; Chararas, 1987 ; Lévieux *et al.*, 1985a, 1985b ; Byers, 1992 ; Shore et Lindgren, 1997 ; Fettig *et al.*, 1998 ; Czokajlo et Teale, 1999). Des attractions secondaires, émises par la plante (kairomones) et les insectes « éclaireurs » (phéromones d'aggrégation), complètent la communication chimique à destination des populations qui colonisent l'arbre (Chararas, 1987 ; Babuder *et al.*, 1996 ; Dajoz, 1998 ; Byers, 1999). En plus des odeurs, la reconnaissance des formes et des couleurs intervient aussi dans la recherche des bois favorables (Zach, 1997 ; Fettig *et al.*, 1998 ; Brattli *et al.*, 1998). Ces insectes sont les plus étroitement liés à l'essence hôte (Simandl et Kletecka, 1987 ; Lieutier *et al.*, 1997 ; Dajoz, 1998). Ce phénomène, en lien avec la composition chimique des arbres, s'atténue par la suite, durant le processus de saproxylation (Pfeffer et Zurr, 1983 ; Dajoz, 1998), où l'âge, le type et l'humidité du bois deviennent des facteurs bien plus déterminants que l'essence (Irmeler *et al.*, 1996).

Les xylophiles primaires exploitent les couches cambiales et le milieu sous-cortical le plus souvent, et parfois, s'enfoncent d'avantage dans l'aubier, pour la nymphose par exemple. Les régimes alimentaires des larves de ces organismes « foreurs » sont variés.

- √ Certains *Scolytidae*, tel *Ips sexdentatus*, colonisent le phloème où les larves dépendent d'oses simples directement assimilables et de quelques polysaccharides facilement dégradés par leur activité osidatique (Chararas, 1983). Ces insectes foreurs, aux affinités de phyllophages (phytophages des tissus riches en sève comme les feuilles), ne peuvent se maintenir au-delà du dépérissement des arbres, quand le phloème se dessèche. Il convient de rapprocher de ce type de colonisation certains *Buprestidae* (*Agrius*) et *Cerambycidae* (*Saperda*) qui recherchent des bois encore vivants.
- √ La larve d'un *Cerambycidae* tel que *Rhagium inquisitor* est également sous-corticale et peut profiter de polysaccharides assez simples (triholosides) (Chararas, 1983) et aussi de la cellulose (Dajoz, 1998). Moins exigeante que certains *Scolytidae* en terme de « fraîcheur » du milieu, elle termine son développement après la mort de l'arbre. Il est possible que cette espèce tire un bénéfice des perforations des *Scolytidae* pour pondre et se développer, comme cela a été étudié pour *Acanthocinus aedilis*, autre *Cerambycidae* pionnier (Schroeder, 1997). On retrouve dans cette catégorie nombre de *Cerambycidae* (*Callidium*, *Pyrrhidium sanguineum*, ...) et de nombreux *Buprestidae* qui sont attirés par les arbres fraîchement abattus et qui ne colonisent pas les arbres morts dont l'écorce se décolle.
- √ Nombre de xylophages sont associés à des symbiotes dans l'exploitation alimentaire de la ressource bois, ces derniers étant capables de dégrader les complexes des lignocelluloses. La plupart des *Scolytidae* portent sur eux des champignons, dont des pathogènes, lorsqu'ils colonisent les arbres. Cette association doit être en général à bénéfice réciproque, et elle l'est tout particulièrement avec les *Platypodidae* et *Lymexylonidae* et certains *Scolytidae* tel *Trypodendron lineatum* appelés à juste titre « *ambrosia beetles* » (McLean *et al.*, 1987 ; Shore et Lindgreen, 1996 ; Dajoz, 1998). Les *Ambrosia*, champignons lignicoles ectosymbiotiques, sont effectivement élevés dans les galeries forées par le *Platypus cylindrus*, ou le *Trypodendron*, pour servir d'alimentation exclusive (champignons et sous produits) aux larves. La femelle d'*Hylecoetus dermestoides* ensemence le substrat de la future larve avec

des spores d'*Ascoidea hylecoeti* au moment de la ponte (Dajoz, 1998). Ces spores sont fixés sur l'ovipositeur. On peut donc qualifier ces espèces de mycétophages, aux dépens de leurs ectosymbiotes. Ces espèces sont propres aux bois déperissants ou fraîchement morts.

□ Les xylophiles secondaires : xylophages et saproxylophages

Ces insectes occupent des bois morts qu'ils colonisent en relais des insectes précédemment évoqués, par vagues successives, en fonction de leur régime. Ils sont donc tous saprophytes. Il s'agit d'insectes capables d'exploiter directement la cellulose des bois en raison d'une activité cellulosique adaptée, ou d'espèces qui bénéficient d'une dégradation préalable du matériau par d'autres organismes (Chararas, 1983 ; Paulian, 1988 ; Dajoz, 1998). Les nutriments limitants dans le bois sont l'azote et les vitamines (Dajoz, 1998). Des endosymbiotes sont capables de fixer l'azote de l'air et leur métabolisme synthétise de nombreuses vitamines (Paulian, 1988 ; Dajoz, 1998). Ces composés profitent aux xylophiles secondaires qui peuvent aussi exploiter ponctuellement d'autres composés riches en nutriments comme les exuvies et les cadavres de différents arthropodes, dont ceux de leur propre espèce. La richesse nutritive du milieu se traduit par des variations de taille et de durée de cycle (Dajoz, 1998). L'activité de ces insectes peut se situer de la mort de l'arbre à des stades de dégradation et de destructuration très avancés des bois, et également, dans les bois ouvrés, soustraits du milieu naturel par l'homme.

Les xylophages vrais sont équipés de leurs propres enzymes pour dégrader la cellulose et les hémicelluloses du bois, y compris au niveau du bois de cœur. Ces insectes présentent généralement les cycles les plus longs. Un *Cerambycidae* tel *Ergates faber* demande 4 à 5 ans pour son développement (Chararas, 1983). On retrouve dans cette catégorie nombre de *Cerambycidae*, des *Anobiidae*, des *Bostrichidae*, quelques *Buprestidae* (*Chalcophora* spp.)... Si certaines de ces espèces peuvent être observées parfois sur des troncs fraîchement coupés, ils colonisent aussi des bois plus vieux. *Hylotrupes bajulus*, capricorne réputé pour ses dégâts dans le bois sec des charpentes est souvent observé sur les grumes exploitées en forêts.

Les xylophages qui n'exploitent pas les composés simples contenus naturellement dans le bois ou qui ont un équipement enzymatique limité, dépendent des champignons qui les ont précédés, des endosymbiotes qui se situent le plus souvent dans leur intestin ou d'ectosymbiotes : bactéries, protozoaires et champignons (Chararas, 1983 ; Paulian, 1988 ; Dajoz, 1998). Ces derniers, ainsi que leurs enzymes et les sous-produits de leur exploitation du bois, deviennent la ressource trophique de ce type de xylophages secondaires. Les *Lucanidae* correspondent à de tels organismes tout comme certains *Dynastidae* (*Oryctes nasicornis*) et une grande partie des cétoines (*Potosia* spp., *Osmoderma eremita*...). Il existe parmi ces xylophiles secondaires des espèces très exigeantes, pas forcément envers l'essence hôte, mais plutôt au niveau de certaines microconditions dont font partie les ectosymbiotes. C'est le cas en particulier pour *Necydalis ulmi* (*Cerambycidae*) qui colonise les nécroses sur différents feuillus vivants, à condition que ses ectosymbiotes du genre *Inonotus* spp. (*Polyporacées*), champignons rares, soient installés dans la ligninolyse du bois (Rejzek et Vlášák, 2000).

Si, parmi les xylophages capables de digérer directement la cellulose, certains sont équipés pour forer les bois les plus durs, d'autres ont des capacités plus limitées. *Dorcus parallelipedus* et *Lucanus cervus* (*Lucanidae*) ou *Xanthochroa carniolica* (*Oedemeridae*) demandent déjà un bois plus évolué et en partie destructuré pour forer leur manne nourricière. Les cétoines dépendent de bois franchement cariés et se logent de préférence derrière une écorce, dans des fissures ou dans des cavités. Elles y rognent les surfaces cariés des bois quand le matériau est trop solide pour s'enfoncer. Ces larves, qui se cachent des vertébrés prédateurs et qui ont besoin d'humidité et d'un matériau souple pour évoluer, se retrouvent ainsi au milieu de leurs propres crottes et de sciures ou débris divers générés par d'autres xylophages. Ces insectes sont qualifiés de saproxylophages en raison de ces traits de vie et possibilités alimentaires.

La majorité des *Alleculidae* sont des saproxylophages et nombre d'entre eux se retrouvent sur les parties les plus cariées des bois. *Prionychus ater* et *Pseudocistela ceramboides* sont des hôtes réguliers des terreaux des cavités d'arbres creux où ils se développent préférentiellement. A l'extrémité de la chaîne des

dégradateurs de bois, ils exploitent les plus fines particules produites par les xylophages et saproxylophages (Kelner-Pillault, 1967 ; Dajoz, 1966a, 1966b).

Au terme du processus de dégradation des bois au sol, ou des racines, la faune saproxylophage endogée comprend des coléoptères tels les *Langelandia* spp. (*Colydiidae*) et les *Anommatidae* (Dajoz, 1977), qui terminent le fractionnement de cette matière organique qui deviendra ensuite humus de bois, avant minéralisation.

II.3.2 - Larves en relations indirectes avec le bois

Les groupes qui précèdent ne sont pas tous xylophages mais ils ont en commun de se trouver dans le bois qu'ils forent avec plus ou moins de facilité. Les groupes suivants sont aussi des saproxyliques stricts car ils dépendent de ces premiers ou d'autres organismes qui exploitent directement le bois.

□ Les mycétophages des carpophores

Nombre de carpophores (ou sporophores), c'est-à-dire les fructifications de champignons, sont exploités par des coléoptères, peut-être tous, y compris les champignons endogés comme la truffe qui héberge *Leiodes cinnamomea* (*Leioididae*) mais aussi « la mouche » (*Helomyza tuberiperda*) reconnue par les récolteurs pour trahir la présence du butin (Janvier, 1963). Les champignons du bois, dits lignicoles, sont très variés et hébergent également des coléoptères saproxyliques qui leur sont plus ou moins inféodés. Pour ces insectes, l'habitat ainsi représenté est certainement le plus facile à isoler du processus complexe de saproxylation lors d'approches cénotiques fines et c'est la qualité du champignon, bien avant tout autre facteur de milieu, qui détermine l'intérêt des mycétophages (Thunes et Willassen, 1997 ; Jonsell, 1999 ; Jonsell *et al.*, 1999). Ces insectes sont dits xylomycétophiles (Franc, 1997a). Les adultes reconnaissent et sont attirés par différents composés émis par les champignons hôtes (Kaila, 1993 ; Jonsson *et al.*, 1997 ; Fäldt *et al.*, 1999 ; Jonsell, 1999 ; Jonsell et Nordlander, 1995). Outre les Ciidae, souvent les plus abondants dans les carpophores robustes de nombre d'*Aphyllophorales* (*Basidiomycètes*), les *Erotylidae*, les *Mycetophagidae*, les *Anthribidae*, les *Melandryidae* et une partie des *Tenebrionidae* et *Trogositidae* (*Ostomatinae*) constituent les visiteurs les plus réguliers et les plus intéressants de cette entomofaune. Depuis de nombreuses années, des travaux participent à l'état des connaissances sur ces associations (Donisthorpe, 1935 ; Portevin, 1936 ; Roussin, 1947 ; Roman, 1970 ; Hammond et Lawrence, 1989 ; Fossli et Andersen, 1998 ; Jonsell, 1999 ; Kula *et al.*, 1999 ...) où certains champignons se révèlent particulièrement attractifs (*Fomes* spp., *Pleurotus* spp., *Fistulina hepatica* ...) alors que d'autres le sont moins. Certains coléoptères sont particulièrement polyphages comme *Thymalus limbatus* (*Trogositidae*), *Mycetophagus quadripunctatus* (*Mycetophagidae*) ... A l'opposé, des espèces dites monophages ou oligophages, sont étroitement liées à une espèce ou un genre de champignon comme certains *Triplax* spp. (*Erotylidae*) sur *Pleurotus* spp. (Dajoz, 1985) ou les rares *Mycetoma suturale* (*Melandryidae*) et *Bolitophagus interruptus* (*Tenebrionidae*) sur les non moins rares *Lasiochlaena* spp. (Freeman et Van Meer, 2000). C'est parmi ces derniers que l'on reconnaît une grande part des espèces les plus rares du cortège saproxylique, car elles sont sténocées et disséminées en forêt à la mesure des carpophores recherchés, qui peuvent eux-mêmes être rares. L'occurrence de certaines associations ou espèces est donc le signe d'un bon état de conservation des milieux forestiers concernés (Dajoz, 1985 ; Hammond et Lawrence, 1989 ; Franc, 1997a ; Jonsell. *et al.*, 1997 ; Lindner-Czederpiltz, 1998 ; Freeman et VanMeer, 2000 ; Norstedt *et al.*, 2000). Les différents types d'hôtes sélectionnés par les insectes correspondent davantage aux groupes phylogéniques de champignons établis par des données moléculaires qu'aux groupes établis par les mycologues dans les anciennes classifications (Jonsell, 1999 ; Jonsell *et al.*, 1999). La hauteur du champignon sur le tronc, la taille du carpophore ou les conditions microclimatiques ambiantes jouent aussi sur le choix de l'hôte par les mycétophages (*ibid.*).

□ Les zoophages prédateurs

Les prédateurs saproxyliques sont plus rarement spécialisés vis-à-vis de leurs proies qu'envers le stade de décomposition du bois (Pfeffer et Zumr, 1983). Cela s'explique sans doute par leurs capacités de forage et de déplacement à l'intérieur des différents matériaux qu'exploitent leurs proies. La larve de *Pytho*

depressus (*Pythidae*) est par exemple très plate pour cheminer et chasser sous les écorces. Chez les prédateurs de xylophiles primaires, *Thanasimus formicarius* (*Cleridae*) est particulièrement sensible aux attractions secondaires dans la colonisation des résineux qui contiennent ses proies favorites que sont les *Scolytidae* (Bakke et Kvamme, 1978). Ce dernier ainsi que *Nemosoma elongatum* (*Trogositidae*), *Rhizophagus depressus* (*Rhizophagidae*) ou un Diptère (*Medetera dendrobaena*) jouent un rôle déterminant et complémentaire sur la dynamique de différents *Scolytidae* réputés ravageurs (Dippel *et al.*, 1997 ; Herard et Mercadier, 1996 ; Schroeder, 1996). On trouve parmi ces prédateurs quelques *Histeridae* (*Platysoma* spp.) ainsi que dans les stades suivants, associés à des *Colydiidae*, *Pythidae*, *Elateridae*, *Salpingidae* ... (Dajoz, 1977, 1998). Outre les prédateurs, il existe quelques rares coléoptères aux larves ectoparasites qui correspondent en particulier aux *Bothrideridae* du genre *Bothrideres* (Dajoz, 1977) ou au *Cleridae* *Dermestoides sanguinicollis* (Kolibak, 1996).

□ Les régimes polyphages

Dans les biocénoses sous-corticales et dans les phases terminales de saproxylation, il n'est pas évident de reconnaître les prédateurs stricts des espèces polyphages qui cohabitent étroitement avec les espèces xylophages, mycétophages et saproxylophages. Les *Corticeus* spp. (*Tenebrionidae*), par exemple, sont considérés comme des prédateurs (Dajoz, 1998 ; Herard et Mercadier, 1996), mais une espèce au moins, *Corticeus unicolor*, s'observe souvent dans de telles concentrations sous les écorces qu'il n'est pas envisageable de le considérer uniquement comme un prédateur. Il est très probable que l'ensemble des espèces de ce genre représente des « nettoyeurs » de galeries des xylophiles (restes des champignons symbiotiques, exuvies ...). Dans ces milieux, certains *Colydiidae* tels *Cicones* spp., *Synchita* spp. ou *Endophloeus markovichianus* sont dits détritiphages ou saprophages car ils se développent aux dépens des déjections des xylophages ou de leurs restes, de champignons et de divers débris ligneux (Dajoz, 1977). Les *Pyrrhocroidae* auraient une stratégie équivalente (Dajoz, 1998). Force est de constater que de nombreuses espèces qui évoluent dans les matériaux complexes et évolués sont bien peu connues. Des recherches précises, comme il en est mené sur les espèces qui ont une incidence économique (xylophiles primaires et leurs prédateurs en particulier) seraient aujourd'hui bien utiles.

➤..... III - FACTEURS DU MILIEU ET CORTÈGES SAPROXYLIQUES

Les principales caractéristiques autécologiques des coléoptères saproxyliques ainsi décrites, leur milieu de vie est un angle d'approche qui s'impose en écologie ou en biologie de la conservation.

S'il n'est pas envisageable de dresser la liste précise de tous les habitats qui concernent les coléoptères saproxyliques, il est cependant possible de sérier les principaux supports favorables à leur développement. En réduisant encore l'échelle d'approche, différentes caractéristiques des écocomplexes constituent des facteurs plus ou moins favorables à la réalisation des différentes niches écologiques de ces insectes.

III.1 - La place prépondérante des champignons lignicoles

□ Affinités et interactions avec les arbres hôtes et les coléoptères saproxyliques

Comme déjà évoqué, différents champignons, organismes hétérotrophes, dépendent de la matière organique ligneuse. En réalité, une première approche des champignons lignicoles (« qui aiment le bois »), vis-à-vis de leurs hôtes, permet de les classer en trois groupes (Chiron, 1999) :

- ✓ Les champignons symbiotiques de type mycorhiziens qui entretiennent un bénéfice réciproque avec les arbres en les aidant à croître.
- ✓ Les parasites qui peuvent entraîner ou favoriser la mort des arbres (il en existe aussi qui parasitent les insectes). En dehors de champignons pathogènes qui colonisent les arbres vivants de l'extérieur, des formes latentes (propagules ou spores de multiplication végétative) circulent parfois dans la sève des

arbres et ne se développent qu'en cas de stress de ces derniers (Boddy, 1999). Des colonisateurs secondaires peuvent ensuite s'installer et prendre le relais de la saproxylation.

- √ Les saprophytes ou saprotrophes (Courtecuisse, 2000) qui se développent sur les tissus végétaux morts qu'ils dégradent et fragmentent. Ce sont pour certains d'entre eux les organismes les plus efficaces dans la digestion des complexes solides du bois comme les lignocelluloses, davantage représentées dans l'aubier et le bois de cœur que dans le cambium (Dajoz, 1998 ; Chiron, 1999 ; Schwarze *et al.*, 2000). En tant que colonisateurs, il existe, comme pour les coléoptères, des phénomènes d'interactions entre espèces et en fonction des facteurs de milieu qui se traduisent par la localisation, l'ampleur du développement et la nature des communautés fongiques qui s'installent. Ces phénomènes sont perceptibles au niveau de l'hétérogénéité, de la nature et de l'avancée de la dégradation du matériau bois, en fonction du temps et de la localisation sur le morceau de bois concerné (Boddy, 1999).

Seuls les deux derniers groupes sont des organismes saproxyliques, dits parfois lignivores, qui interagissent avec les coléoptères saproxyliques qu'ils précèdent, accompagnent ou succèdent tout le long de la saproxylation. Ce sont pour la grande majorité d'entre eux des *Basidiomycètes* ou des *Ascomycètes*. Outre ceux directement consommés par les coléoptères (symbiotes ou carpophores), les champignons interviennent dans la genèse d'habitats particuliers, par pourriture du matériau bois, que l'on appelle carie. Les champignons concentrent l'azote dans des proportions allant de 1 à 36 au niveau des spores et de 1 à 10 au niveau du mycélium pour un *Basidiomycète* tel le Ganoderme (Dajoz, 1998). Ils dénaturent également nombre de molécules peu acceptées par les insectes, tels des terpènes, des phénols ou des alcaloïdes, en raison d'un arsenal enzymatique très élaboré (*ibid.*). Un bois carié constitue donc une source nutritive de tout premier choix pour nombre de coléoptères saproxyliques.

□ Les caries

Pour une même matière première bois, en fonction des composés préférentiellement dégradés par les complexes fongiques qui s'installent, les caries résultantes auront des propriétés bien différentes (couleur, texture et structure) (Tableau II).

Tableau II : Types de carie et agents responsables (exemples)

Carie	Couleur	Constituant dégradé prioritairement		Champignons responsables (exemples)	
		Lignine	Cellulose	Groupes dominants	Agent (et support favori)
"cubique" ou "rouge" (<i>brown rot</i>)	Rouge-brune	-	++	Basidiomycetes	<i>Polyporus sulfureus</i> (chênes, aulnes, merisiers, châtaigniers) ; <i>Fistulina hepatica</i> (chênes, châtaigniers) ; <i>Phaeolus schweinitzii</i> (résineux) ; <i>Fomitopsis pinicola</i> (divers) ...
"molle" (<i>soft rot</i>)	Brune foncée	-	++	Deuteromycetes Ascomycetes (Basidiomycetes)	<i>Ustilina deusta</i> (vergers) ; <i>Chaetomium</i> spp. ; <i>Alternaria</i> sp.
"fibreuse" ou "blanche" (<i>White rot</i>)	Claire, Blanche	++	+	Basidiomycetes (Ascomycetes)	<i>Phellinus dryadeus</i> (chênes) ; <i>Armillaria mellea</i> (feuillus) ; <i>Ganoderma applanatum</i> (feuillus) ; <i>Fomes fomentarius</i> (feuillus) ; <i>Inonotus radiatus</i> (aulnes) ; <i>Pleurotus ostreatus</i> (hêtres) ...
"alvéolaire"		++	+	Basidiomycetes	<i>Xylobolus frustulatus</i> (feuillus) ; <i>Heterobasidion annosum</i> (résineux)
"tubulaire"		++	+	Basidiomycetes	<i>Trametes versicolor</i> (hêtres) ; <i>Stereum hirsutum</i> (divers) ; <i>Phellinus torulosus</i> (feuillus) ...

(Dégradations : « - » = nulle ; « + » = plus ou moins intense ; « ++ » = principale)

(Sources : Dajoz, 1998 ; Chiron, 1999 ; Schwarze *et al.*, 1997, 2000).

Il est habituel de classer les caries en trois groupes principaux, les caries rouges cubiques, les caries molles et le vaste ensemble des caries blanches, comprenant des formes fibreuses, alvéolaires ou tubulaires (Schwarze *et al.*, 1997, 2000). Le vocabulaire est imagé et permet en général de se faire une idée sur le type de carie, *in situ*, en fonction de la couleur, mais aussi de sa façon de céder au toucher. Par exemple, lorsque la lignine est dégradée par le Polypore soufré, la carie est brun-rouge quand elle est humide (rousse et pulvérulente quand elle est vieille et sèche) et se brise facilement suivant des lignes de fracture perpendiculaires à la fibre du bois, ce qui forme des lamelles ou de petits cubes. Ce type de carie intervient après l'attaque de seulement 10 % des champignons, mais représente 80 % des caries rencontrées sur conifères (Courtecuisse, 2000).

Les caries blanches, qui concernent prioritairement les feuillus, sont par contre souples : au toucher, le bois peut plier sans rompre. Dans quelques cas cependant, il arrive que plusieurs agents aient agi simultanément ou consécutivement et que les caries observées soient très complexes et hétérogènes au niveau des couleurs et des textures. Le seul diagnostic fiable du type de carie est l'examen microscopique au niveau cellulaire (Schwarze *et al.*, 1997, 2000).

□ Place dans l'écosystème forestier

Le plus souvent, les champignons lignivores parasites sont des opportunistes liés à de multiples sortes de faiblesse de l'arbre (Chiron, 1999 ; Schwarze *et al.*, 1997, 2000 ; Courtecuisse, 2000). La pénétration est souvent permise par des blessures (gélivure, foudre, rupture de branche par le vent, blessures d'exploitation, brûlure par écobuage ou exposition brutale au soleil, plaies de taille sur les peuplements entretenus par l'homme ...). Sans lésion sévère, l'arbre vigoureux possède des mécanismes de défense contre ces attaques (« antiseptiques » comme les tannins et flavones) et les sujets vivants concernés sont donc les plus faibles, comme les arbres dominés dans un peuplement dense, ou les plus vieux sujets. Les bois morts seront plus facilement colonisés, plus encore lorsqu'ils présentent des « portes d'entrées » comme des blessures ou des orifices d'émergence de coléoptères xylophages ...(*ibid.*).

Les micro-conditions du milieu comptent pour beaucoup dans l'occurrence de nombreux champignons : « *habitat quality seem to be the most important factor for the distribution of species* (la qualité de l'habitat semble être le facteur le plus important qui détermine la distribution des espèces) » (Berglund et Jonsson, 1999). La densité de bois morts pourrait être un facteur bien plus important que le nombre de gros arbres (Snäll, 1997 ; Berglund et Jonsson, 1999 ; Sippola et Renvall, 1999). Comme pour les coléoptères, la fragmentation des forêts a isolé les habitats et réduit les substrats requis par les champignons saprophytes ainsi que les milieux intérieurs denses et humides (ambiances forestières) qu'exigent nombre d'entre eux (Snäll, 1997 ; Gustafsson *et al.*, 1999 ; Lindgreen, 1999 ; Stenlid, 1999). Les champignons sont peu mobiles en phase de multiplication végétative mais ils le sont davantage lors de la sporulation qui est en général très abondante (Stenlid, 1999). Ces formes de conservation en font des espèces cryptiques, c'est-à-dire peu visibles en l'absence de symptômes généralisés ou de fructifications. Si les premières études sur les champignons lignicoles se focalisaient sur les carpophores, l'analyse moléculaire à partir de souches cultivées révèle une richesse réelle multipliée par un facteur d'au moins 7, dans une seule pièce de bois (Gustafsson *et al.*, 1999).

Les formes de conservation des champignons leur permettent de rester présents de nombreuses années dans des forêts exploitées devenues hostiles, dans l'attente de conditions à nouveau favorables (Sippola et Renvall, 1999).

III.2 - Facteurs liés à la nature de la ressource en bois

III.2.1 - Eléments descriptifs en termes de qualité et de quantité

L'origine du processus se situe dès les premiers symptômes de dépérissement, de tout ou partie de l'arbre vivant, ou, ce qui en général revient au même, dès que des organismes saproxyliques colonisent l'arbre.

Le terme du processus correspond à la perte de cohésion du matériau devenu terreau dans et sur le sol. L'ensemble du processus de saproxylation d'un arbre est un phénomène continu qui concerne toutes les essences, résineuses ou feuillues, et toutes les parties ligneuses de l'arbre, où qu'il se trouve, des plus fines branches aux racines, en passant par le tronc, la souche ou les écorces. Les cinétiques de dégradation sont alors fonction de facteurs biotiques (organismes en jeu) et de facteurs de milieu (dont le bois lui-même).

□ Dynamique et étapes de la dégradation du bois

Une description qualitative par étapes, pour subjective qu'elle puisse paraître, est une trame permettant de situer des ensembles d'informations qui concernent les organismes saproxyliques d'un site. Dajoz (1998) présente, le plus souvent sous l'angle des espèces présentes, différentes lectures du processus en fonction de différentes essences et de contextes biogéographiques variés. Ainsi, le nombre d'étapes et les critères descriptifs sont très peu comparables. Dans des réalités aussi éloignées que la branche d'un figuier au bord de la Méditerranée, au grand et très vieux pin à crochet d'altitude dans les Pyrénées, il existe pourtant des repères communs. Même si des systèmes d'évaluation existent, force est de constater qu'il y a un problème d'harmonisation des standards descriptifs (Ståhl *et al.*, 1999). Dans la nature, il est difficile de trouver deux bois identiques, comme certains l'admettent très justement (Irmeler *et al.*, 1996), ce qui laisse imaginer le nombre de critères descriptifs utilisables. Dans notre conception, la colonisation des milieux par les insectes est une conséquence de la nature de ces milieux et de nombreux autres facteurs. Dans la logique des choses, et par souci de faisabilité dans une étude, il convient de décrire le bois mort, même sommairement, en fonction de ses propres caractéristiques et non en fonction des espèces qui l'habitent. Certains auteurs qualifient les étapes à partir du bois encore vivant (Pfeffer et Zumr, 1983 ; Kletecka, 1996 ; Mc Comb et Lindenmayer, 1999), mais la majorité décline ces étapes sur les seuls bois morts. Nous devons à Pfeffer et Zumr (1983), pour le sapin, une classification des plus simples : « vivant, dépérissant, mort, pourri », alors que certaines classifications comptent jusqu'à quatorze classes (Mc Comb et Lindenmayer, 1999). Dajoz (1990), sur la faune sous-corticale du pin à crochet, qualifie naturellement les seuls bois morts avant dégradation, en quatre classes en fonction de la déhiscence des écorces et de la couleur du liber. La résistance du matériau, en fonction de sa pénétrabilité par un couteau a également pu être utilisée (Karjalainen et Kuuluvainen, 1999). Nous proposons (Annexe 2) une présentation des stades repères de la saproxylation en 5 étapes, qui a été utilisée dans des contextes feuillus (Brustel, 1998a) et qui semble aussi correspondre à ce que nous avons observé sur résineux.

Si, qualitativement, il est possible de rendre compte de la saproxylation, la durée des étapes peut être très variable en fonction du contexte. La dégradation du bois de cœur (« étape 4 ») peut ainsi durer de 6 à 18 ans sur des branches d'orme en République Tchèque (Kletecka, 1996) à plus d'un siècle sur épicéa dans les Tatras (Zielonka, 1999) ou en forêt boréale (Heliövaara et Väisänen, 1984). Cette dégradation pourrait dépasser 5 siècles sur d'assez gros douglas du nord-ouest des Etats-Unis (Dajoz, 1998). Il est donc plus aisé de parler de stades à partir desquels les insectes peuvent s'installer que de stades dans lesquels ils peuvent être présents en raison des durées variables des cycles et des stades, et des exigences plus ou moins prononcées des espèces.

□ Les types de bois

La saproxylation s'applique aux arbres mourants et morts et à toutes les parties déclinantes ou nécrosées de l'arbre vivant. Parallèlement au « stade » de dégradation, le type de bois auquel il s'applique est une autre lecture qualitative des facteurs qui concernent les variations cénotiques du complexe saproxylique. L'essence est un de ces facteurs descriptifs qu'il est en général aisé de reconnaître dans des peuplements homogènes, mais qui s'avère plus délicat à déterminer sur des bois très dégradés dans des peuplements variés. La partie concernée de l'arbre et sa position représentent aussi des facteurs clés. On distingue en particulier (Pfeffer et Zumr, 1983 ; Kletecka, 1996 ; Sippola *et al.*, 1998 ; Mc Comb et Lindenmayer, 1999 ; Ståhl *et al.*, 1999) :

√ les gros bois au sol issus de chablis ou oubliés après exploitation ... ;

- ✓ les arbres morts debout qui s'appellent chandelles ou chandeliers quand les branches sont tombées au cours de la saproxylation ;
- ✓ les souches ;
- ✓ les branches au sol (issues de volis ou qui représentent des rémanents d'exploitations).

La position (au sol ou debout) et le type de bois (gros ou petit) ont l'intérêt d'être faciles à décrire. Nous remarquons par contre, que les branches mortes restant accrochées sur les arbres vivants ainsi que les racines passent facilement inaperçues dans les études écologiques traitant des interactions entre organismes saproxyliques et facteurs de milieu. Cette lacune est plus particulièrement perceptible lorsqu'il s'agit de quantifier la ressource. Ces éléments sont pourtant essentiels pour certains organismes comme *Kisantobia ariasi* (*Buprestidae*) ou *Deroplia genei* (*Cerambycidae*) liés aux branches mortes de chênes vivants ou *Lucanus cervus* (*Lucanidae*) susceptible d'exploiter les grosses racines mortes de nombreux feuillus.

□ Quantité de bois mort

Evaluer la quantité de bois mort en forêt est une démarche récente (années 1990), particulièrement généralisée dans les nombreuses études en forêts boréales, contextes où nous disposons aujourd'hui des principales informations. La quantification du volume est le paramètre largement le plus utilisé. Ståhl *et al.* (1999) proposent une synthèse sur les méthodes d'échantillonnage et de cubage par différentes approches mathématiques, du morceau de bois pris isolément à des estimations généralisées à de larges surfaces. Pour quantifier la ressource, il peut aussi être question de biomasse, de dénombrement des bois de chaque type, de longueur ou de couverture au sol (*ibid.*). La surface des bois (ou des écorces) est aussi un paramètre intéressant dans des interprétations relatives de l'abondance de certaines faunes saproxyliques (Dajoz, 1990 ; Väisänen *et al.*, 1993 ; Siitonen, 1994 ; Siitonen *et al.*, 1999 ; Schiegg, 2000).

Dans les vieilles forêts naturelles (boréales), le bois mort peut représenter, en moyenne, 60 à 90 m³/ha (Snäll, 1997 ; Karjalainen et Kuuluvainen, 1999 ; Punttila *et al.*, 1999 ; Siitonen, 1999), avec des volumes plus importants dans les zones subissant des perturbations (feux ou tempêtes) que dans les secteurs les plus matures (Penttilä et Siipola, 1999 ; Siitonen, 1999). Le bois mort, largement fonction de la productivité primaire des milieux étudiés, peut représenter environ un tiers de l'ensemble des bois dans les forêts naturelles (Snäll, 1997 ; Sippola *et al.*, 1998 ; Penttilä et Siipola, 1999 ; Karjalainen et Kuuluvainen, 1999). Cette quantité tombe à 1,2 à 12 m³/ha dans les forêts exploitées des mêmes régions (Snäll, 1997 ; Punttila *et al.*, 1999 ; Siitonen, 1999). Outre la perte quantitative générale, l'apport de nouveaux bois morts est naturellement lié aux peuplements en place, donc à de petits bois au cours de la croissance des jeunes peuplements qui succèdent aux stades matures (Sippola *et al.*, 1998).

III.2.2 - Qualité et quantité de bois pour les complexes saproxyliques

□ Des bois en quantité pour garantir la présence de nombreux habitats différents

Les différences observées dans les quantités de bois morts en forêts boréales signifient une perte pouvant atteindre 93 à 99 % du volume de bois mort en forêts exploitées par rapport aux forêts naturelles (Siitonen, 1999). Ce phénomène, par la perte de certains habitats, pourrait se traduire à terme, en forêts exploitées, par la disparition de 50 % des espèces saproxyliques originelles. Il y aurait en effet une relation log-normale entre le volume de bois mort et la richesse spécifique qui s'explique par deux facteurs favorables au maintien de populations saproxyliques : l'augmentation qualitative des habitats en multipliant les habitats possibles et l'augmentation des populations en fonction de la quantité d'habitats colonisables (*ibid.*). Gutowski (1986) a montré que les différences de faunes (*Cerambycidae*) étaient assez peu tranchées entre des forêts comparables de feuillus, actuellement exploitées d'une part et dites vierges d'autre part, de type *Tilio-Carpinetum*, dominant dans le secteur d'étude de Bialowieza (Pologne). La richesse spécifique, bien que légèrement supérieure, n'est pas significativement différente en forêt non

exploitée, par contre, l'abondance et la taille des individus y sont bien plus fortes ce qui suggère une ressource trophique plus abondante et de meilleure qualité. La fonction log-normale évoquée par Siitonen (1999) doit donc rapidement atteindre un palier dans certaines forêts.

La quantité de bois mort est certes un facteur objectif et mesurable, mais certains bois, localisés sur des arbres vivants (blessures et branches) ou invisibles comme les racines, ne sont pas estimés. Ce facteur intègre indirectement les réelles exigences de la diversité des coléoptères saproxyliques, les champignons lignicoles semblant par contre plus directement concernés par la proximité, donc la quantité régulièrement répartie du bois mort.

□ La qualité et la diversité des bois pour la diversité des coléoptères saproxyliques

Ces dernières années, si la quantité de bois mort est souvent avancée comme le facteur le plus important pour le maintien des coléoptères saproxyliques, c'est sans compter des références plus anciennes où la question de la « qualité » des bois est au moins aussi importante sinon davantage (Lindhe, 1999). La majorité des auteurs jugent, à juste titre, les « vieux bois » et les « gros bois » comme les plus importants pour les complexes saproxyliques car il s'agit de milieux qui évoluent lentement et de manière variée assurant la genèse durable des habitats les plus rares dans les forêts d'aujourd'hui. Il ne faut pas oublier que tous les types de bois comptent, de toutes les essences, de toutes les tailles et dans toutes les positions. Au niveau des essences secondaires, comme le tremble en zone boréale, l'explication du déclin des espèces qui lui sont inféodées est moins la perte des vieilles forêts que la perte des arbres favorables dans toutes les successions stationnelles forestières (Martikainen, 1999). Au sujet de la taille des bois, il est important de rappeler que les jeunes arbres d'aujourd'hui seront ceux favorables dans 150 à 300 ans (Ball et Key, 1997 ; Mc Comb et Lindenmayer, 1999). D'autre part, les branchages et tiges mortes des peuplements jeunes qui sont souvent fermés, concernent les arbres dominés (en particulier les essences secondaires) et abritent une faune propre qui comprend aussi des espèces réputées très rares parmi les *Eucnemidae*, *Mycetophagidae*, *Melandryidae* ou *Colydiidae* (Callot, 1995). Hölling (2000a) montre, certes avec des taxons moins convaincants que ceux cités par Callot (1995), que les sous-étages en forêt (hêtres dans son étude), surtout ceux qui présentent une composition variée, participent à la biodiversité saproxylique. Ces conditions microclimatiques sont propices à des espèces absentes quand il n'y a pas de sous-étages et différentes de celles qui exigent des milieux ouverts, plus secs et plus chauds (Hölling, 2000a, 2000b ; Gutowski, 1995).

III.3 - Le cas particulier des cavités

Sur certains arbres, des événements peuvent engager le processus de saproxylation sur des enchaînements particuliers qui intéressent une faune saproxylique remarquable, particulièrement sténoecce et sensible à l'évolution qualitative et quantitative de ces habitats : les cavités. Les arbres porteurs sont en général des feuillus parmi les plus vieux sujets de l'essence concernée. Ces milieux, présents sur des arbres pouvant rester en vie de nombreuses années, évoluent et présentent des caractéristiques variées.

□ Leur genèse

Quelle que soit la cavité, il s'agit toujours d'un processus de saproxylation localisé qui entraîne la carie puis la disparition locale du matériau. Les champignons lignicoles sont indissociables du processus, d'autant que le creusement total du bois de cœur pour un arbre restant vivant est chose fréquente. Sur chêne, le Polypore soufré et la Fistuline hépatique sont souvent impliqués. Dans de nombreux cas, les cavités situées sur les troncs et dans les houppiers (dites cavités hautes) sont le produit de l'attaque du *Phellinus robustus* suivi d'un creusement par les pics (Hatsch *et al.*, 1999). En préalable, l'âge et les stress subis par l'arbre sont des facteurs prédisposants, au même titre que différents accidents. L'altération de branches maîtresses de gros diamètre, brisées ou mortes en place, entraîne l'apparition de « baïonnettes » (bois de cœur « nettoyé et tanné » par les éléments extérieurs) qui, restant solidaires au tronc, empêchent

une cicatrisation et évoluent en « gouttières » (nécroses et creusement du tronc entre le bourrelet cicatriciel et le rognon de bois dur restant en place). Le résultat sera identique en présence d'altérations profondes (blessures par chute d'un arbre voisin, foudre, gélivure ...) qui sont parfois le fait des activités humaines lors des tailles de formation (vergers ou arbres d'ornement), par émondage (tronc ébranché sur toute sa hauteur), ou par taille en têtard (branches toujours exploitées à faible hauteur sur un arbre tronqué, lors de la récolte d'osier par exemple). Les cavités situées au ras du sol sont dites basses et sont le résultat d'accidents équivalents, dont les causes humaines sont également nombreuses : chocs d'engins ou de grumes exploitées, écobuage, traitement en taillis ... Une étude en Forêt de Grésigne (Tarn) montre que dans les plus vieux peuplements de chênes issus majoritairement de brins de taillis (futaies sur souche > 120 ans), la proportion de souches présentant des cavités atteint 20 % alors que pour des peuplements similaires plus jeunes (80-120 ans), la proportion tombe à 5,6 % (Brustel, 2001a).

□ Leur intérêt particulier

Ces cavités intéressent une faune particulière et remarquable, dite microcavernicole, comme nombre de *Cetoniidae* saproxylophages (Pageix, 1968 ; Luce, 1995) et aussi certains *Elateridae* prédateurs parmi les plus rares espèces de la faune européenne (Iablokoff, 1943 ; Leseigneur, 1972 ; Nilsson et Baranowski, 1994, 1996, 1997). Des espèces indirectement saproxyliques comme les *Trox* nécrophages (*Trogidae*), des *Histeridae* ou *Catopidae*, sont des hôtes réguliers des cavités (Binon *et al.*, 1998). Ils sont liés aux ressources apportées par certains oiseaux nidifiant ou séjournant dans les cavités, comme les pelotes, des réserves ou des restes alimentaires. Le rare *Limoniscus violaceus*, *Elateridae* phare reconnu à juste titre par la directive Habitat, profite de telles ressources et du terreau des cavités (Green, 1996 ; Brustel et Clary, 2000), alors que *Rhopalocerus rondanii* (*Colydiidae*) y est myrmécophile (Franc, 1992, 1997b).

La particularité des cavités est d'offrir à la fois des ressources alimentaires variées (allant des bois peu évolués au terreau, en passant par différents degrés de caries, des ressources apportées par les vertébrés ...) et une ambiance microclimatique humide aux variations de température atténuées (Kelner-Pillault, 1967). Les arbres concernés comportent des habitats évolutifs mais souvent durables (Nilsson et Baranowski, 1997). Le corollaire est que ce sont les plus vieux arbres, les plus volumineux également, qui sont concernés. Si des activités humaines d'autrefois ont pu parfois aider à la genèse et à une certaine fréquence de ces arbres à cavités dans les paysages ruraux, le devenir de ces milieux en forêts de production peut être jugé incertain.

➤..... IV - CONCLUSION : LES CORTÈGES SAPROXYLIQUES À L'ÉCHELLE DE LA FORÊT, ENSEIGNEMENTS ET RÉFLEXIONS POUR LA CONSERVATION

Dans cette partie, nous avons abordé la question des relations entre coléoptères saproxyliques et leurs milieux : choix trophiques des adultes et des larves, types d'habitats requis et genèse de ces habitats. Les sous-systèmes « niches écologiques » des coléoptères saproxyliques sont toujours contenus dans des ensembles plus vastes, aux composantes plus ou moins diversifiées : des forêts ou plutôt, des écocoplexes arborés. La mobilité des coléoptères saproxyliques, assez mal connue, doit rendre compte de l'échelle spatiale appropriée pour une approche des complexes saproxyliques. C'est en effet au sein d'un écocomplexe forestier assez grand que s'insère la dynamique des niches écologiques qu'il colonisent (genèse, existence temporaire, déclin) et leur permanence, comme le suggèrent différents travaux (par exemple : Økland *et al.*, 1996 ; Kaila *et al.*, 1997 ; Martikainen, 1999 ; Siitonen *et al.*, 2001).

A l'échelle d'une forêt, la taille et la configuration des blocs forestiers, la nature des différents milieux représentés, leur histoire et les caractéristiques biogéographiques déterminent un « pool régional d'espèces ». **La quantité, la diversité et les continuités de l'ensemble des composantes des niches écologiques des espèces**, sont perçues comme les facteurs les plus importants (Christensen et Emborg,

1996 ; Økland *et al.*, 1996 ; Kaila *et al.*, 1997 ; Barbalat et Gétaz, 1999 ; Siitonen, 1999 ; Niemelä, 1999 ; Martikainen *et al.*, 2000 ; Siitonen *et al.*, 2001 ...), même s'il est très difficile de faire la part de l'effet propre de chacun d'entre eux sur les espèces car dans la réalité, ces facteurs sont très étroitement intercorrélés (Mc Comb et Lindenmayer, 1999 ; Siitonen, 1999).

Il est reconnu que la répartition spatio-temporelle des arbres hôtes de micro-habitats rares et éphémères jouent un rôle essentiel pour la continuité des niches écologiques exigées par les espèces en réduisant les risques de ruptures temporaires des cycles (Siitonen, 1999 ; Ranius et Jansson, 2000 ; Siitonen *et al.*, 2001). Les continuités historiques sont plus importantes que le constat actuel des ressources exploitables par les plus rares dont l'absence actuelle peut être la conséquence de perturbations plusieurs siècles plus tôt (Nilsson et Baranowski, 1997 ; Mikusinski et Angelstam, 1998 ; Antonsson, 1998 ; Mc Comb et Lindenmayer, 1999 ; Grove et Stork, 1999). C'est la notion de « *megatree continuity* » de Good et Speight (1996).

Dans les études les plus sectorielles, portant sur des groupes réduits d'espèces ou des habitats particuliers, les différences qualitatives entre sites peuvent peser d'avantage que la « quantité relative » de certains milieux. Par exemple, nous avons vu que pour certaines espèces, les petits bois étaient requis quand d'autres ont besoin de gros volumes cariés ou de cavités sur de grands arbres. A ce propos, il nous semble peu pertinent de vouloir montrer, par exemple, que les branches d'un arbre peuvent héberger plus ou moins d'espèces, d'autant plus si elles sont différentes, que leur tronc (Schiegg, 2000). Sans parler des problèmes méthodologiques d'une telle approche, un arbre produira toujours des branches et du tronc. Nombre de champignons lignicoles et leurs hôtes, ou les organismes liés aux gros volumes de bois cariés et humides ont souvent pour exigence des milieux fermés, âgés, peuplés de grands arbres... Il est consacré de dire qu'ils recherchent des « ambiances forestières » ou des « milieux intérieurs forestiers ». En contraste, d'autres organismes sont plus enclins à fréquenter des milieux ouverts et ensoleillés (Barbalat, 1995a ; Gutowski, 1995 ; Mizota et Imasaka, 1997 ; Barbalat et Gétaz, 1999 ; Lindhe, 1999). Ces milieux peuvent ne pas être de type forestier, de manière temporaire (trouée ou coupe) ou pérenne (clairières, prairies ou tourbières) (Villiers, 1962 ; Kaila *et al.*, 1997 ; Barbalat et Gétaz, 1999). A l'échelle des successions forestières, par exemple de *Pinus sylvestris* en Pologne, les *Cerambycidae* et *Buprestidae*, insectes thermophiles, sont d'autant plus intéressants (espèces rares) et nombreux (richesse spécifique) que le peuplement vieillit, ce qui sous-entend aussi qu'il est moins dense et présente des arbres déficients (Gutowski, 1995). Les stades les plus riches sont ceux qui succèdent à la coupe définitive, caractérisés par beaucoup de rémanents et de souches et surtout un plus grand ensoleillement et des plantes à fleurs plus nombreuses (*ibid.*). Les stades intermédiaires seraient plus pauvres, ce qui n'est pas étonnant pour ces espèces, mais qui suggère toutefois de s'intéresser aux houppiers, dans lesquels la faune est méconnue, et aux autres cortèges saproxyliques, en dehors de ces deux familles, dans les peuplements intermédiaires (Callot, 1995 ; Hölling, 2000a, 2000b). Dans cette réflexion, la stratification verticale des communautés représente une autre échelle de distribution spatiale, qui répond au moins à des gradients micro climatiques faciles à imaginer : entre l'ensoleillement reçu par la canopée et la fraîcheur humide qui peut régner à la base des grands arbres.

Les études utilisant un matériel plus important établissent que les faunes saproxyliques, y compris les plus rares, bénéficient des contrastes entre milieux exposés (après coupe) et milieux fermés. A condition qu'une certaine diversité des substrats requis reste présente, ces contrastes évoquent des situations bien naturelles, comme les milieux fermés et matures aux côtés de milieux touchés par des perturbations sévères, comme les incendies et les tempêtes, pour former une mosaïque forestière horizontale (Kaila *et al.*, 1997 ; Jonsell *et al.*, 1997 ; Niemelä, 1999).

Les plus vieux peuplements focalisent l'attention de la majorité des auteurs. La dualité entre forêts naturelles et forêts exploitées est omniprésente dans les débats sur la conservation des coléoptères

saproxyliques, en particulier en forêts boréales où ces comparaisons sont possibles, parce que tous les déterminants majeurs des faunes les plus exigeantes sont menacés par l'exploitation forestière, qui naturellement favorise des bois sans défauts pour des essences marchandes. Quelques exceptions sont relevées parfois, car certaines pratiques forestières sur feuillus peuvent avoir quelques effets bénéfiques sur les cortèges saproxyliques, comme les formations en têtard ou par émondage, voire quelques formes de traitement en taillis (Kirby, 1992 ; Brustel, 2001a). Les vieux et les gros volumes de bois faisant souvent défaut en forêts anthropisées, l'accent est souvent porté sur l'arbre géant, très vieux et déficient, qui comporte des nécroses, des cavités ou polypores, et qui abrite aussi les espèces les plus éparées et les plus exigeantes du cortège saproxylique. C'est le culte de l'arbre séculaire, éventuellement seul et donc non forestier (au milieu d'une haie ou d'un paysage ouvert par exemple). Il porte en lui seul tous les déterminants de la biodiversité saproxylique : continuité, quantité et diversité d'habitats durant sa longue décrépitude. Il sera ainsi question de la « mégapole arboricole » (Speight, 1989 ; Ball et Key, 1997), de « *very ancient trees* » (Key, 1993), de « *veteran trees* » ou « *old trees* » (Kirby et Drake, 1993). Sur un registre davantage thermique que trophique, l'effet bénéfique des milieux ouverts sur la chaleur régnant dans les cavités de gros arbres, forestiers ou non, a été établi (Iablokoff, 1943 ; Ranius et Jansson, 2000). La fermeture des milieux dans ce cas, c'est-à-dire une forêt qui reprend ses droits, peut avoir des conséquences néfastes sur nombre de coléoptères microcavernicoles. Cependant, peut-être fait-il aussi chaud dans une cavité sous couvert dans le sud de l'Europe que dans une cavité exposée en Suède ? En l'absence des grands herbivores forestiers d'autrefois, l'homme, ses bêtes et ses outils auraient donc quelques bienfaits, parfois, envers la faune saproxylique. Un cas extrême a été illustré en Slovaquie (Franc, 1997b) : l'intérêt des vieux arbres en zones urbaines, parfois déficients, souvent isolés par des milieux « stériles » de béton ou d'asphalte, peuvent être des refuges à certaines espèces rares, connues de quelques rares localités françaises, telle *Osmoderma eremita* (Cetoniidae), *Neomida haemorrhoidalis* (Tenebrionidae) ou *Rhopalocerus rondanii* (Colydiidae). L'homme dans ce cas, inquiet de la sécurisation de ses proches, joue rarement le rôle du protecteur de la faune et abat autant que possible ces vestiges.

L'écologie des paysages et la biologie de la conservation ont à progresser sur l'étude des matrices favorables et requises pour le maintien des coléoptères saproxyliques : nature, taille et densité des peuplements sur-matures, distance entre eux dans les paysages forestiers exploités (Mc Comb et Lindenmayer, 1999 ; Niemelä, 1999 ; Siitonen, 1999). On peut cependant affirmer que le premier facteur positif pour la faune est la diversité des types de peuplements car c'est un préalable à l'existence de la grande diversité des niches des différents insectes, aux exigences si contrastées. L'aspect micro-condition favorable à différents coléoptères saproxyliques permet de postuler que le devenir d'une espèce ou d'un cortège saproxylique étant lié à des situations réduites, il y aura d'autant plus de chance d'avoir des continuités d'habitat pour un maximum d'espèces, parmi les plus sensibles, que la surface d'une forêt sera grande (Mc Comb et Lindenmayer, 1999). C'est en particulier le cas dans les milieux où s'opère une sylviculture intensive qui jusqu'à présent n'a laissé des refuges aux faunes les plus exigeantes qu'en cas de difficulté à exploiter, comme dans des zones inaccessibles ou des accidents topographiques (escarpements, zones humides, bas fonds ...) ne valant pas économiquement la peine d'être « domestiqués ». Si le gestionnaire admet d'abandonner à des cycles naturels d'évolution, quelques secteurs difficiles, ou quelques arbres ça et là répartis, le résultat peut s'avérer très positif, au même titre que la création de réserves (Hervé, 1955 ; Brustel et Clary, 2000). Blandin (1989) raisonne dans le même sens : « *plus un territoire est grand, plus il a de chance d'inclure des écosystèmes différents* » et « *la richesse spécifique ne peut guère exprimer autre chose que le degré d'hétérogénéité d'un écosystème* », à condition toutefois d'appliquer ce raisonnement sur des écosystèmes comparables (histoire, taille, lieu ...). Ainsi, pour de tels écosystèmes, la richesse spécifique sera à l'avantage des « *structures écologiques variées* » (*ibid.*). La biodiversité exprimée par la richesse spécifique n'est cependant pas une approche suffisante pour évaluer l'intérêt d'une forêt, cette valeur pouvant être à l'avantage de forêts dégradées, mais variées. La valeur biologique des taxons représentés, sous l'angle de leur rareté (exigences trophiques en

particulier) et donc de leur sensibilité au risque d'extinction locale, est indispensable pour une approche plus fine de l'intérêt des sites (par exemple : Väisänen *et al.*, 1993 ; Lott, 1999 ; Niemelä, 1999 ; Martikainen *et al.*, 2000).

Une espèce sera avant tout sensible à l'absence de son propre système « niche écologique » (destruction totale ou ponctuelle de l'habitat larvaire ou des milieux recherchés par les adultes). Les coléoptères saproxyliques, de par la diversité de leurs exigences écologiques, paraissent être d'excellents révélateurs de la complexité des habitats et sites forestiers, tant sur les gradients de dégradation de la matière ligneuse que sur les composantes structurales des écosystèmes boisés et leur histoire. Leur découverte et la traduction des données sur une échelle de valeur représentent bien entendu le passage obligé pour envisager un diagnostic circonstancié des sites forestiers, ou simplement arborés, en France, qui fait l'objet de la partie suivante.

CHAPITRE 3

COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES BIOINDICATEURS DE LA QUALITÉ DES FORÊTS FRANÇAISES

" Du seul point de vue méthodologique, la bioévaluation est un problème éminemment complexe (...).

Actuellement, il faut continuer de faire confiance à l'expérience et au bon sens des hommes de terrain pour aider à la prise de décision quand celle-ci ne peut attendre. En même temps, il faut approfondir la réflexion, dans le cadre d'une concertation entre "praticiens" et "théoriciens ", pour consolider peu à peu les fondements rationnels de l'évaluation et de la gestion des systèmes écologiques "

(Blandin, 1989).

➤..... I - CONCEPTS ET PROCÉDURES DE BIOÉVALUATION

La première question à poser lorsqu'il est question de bioévaluation est sans aucun doute : que devons-nous surveiller ou évaluer, et pourquoi ? (Noss, 1990 ; Usher, 1990)

En biologie de la conservation, la première étape de la démarche consiste à identifier des priorités. Il peut s'agir d'urgences d'actions envers des taxons menacés afin d'éviter leur inscription dans des « *notices nécrologiques* » (Olivier *et al.*, 1995) ou d'identifier les « hauts lieux » ou « points chauds » de la biodiversité, c'est-à-dire les sites à protéger en raison d'une valeur biologique avérée (Adamus et Clough, 1978 ; Disney, 1986 ; Eyre et Rushton, 1989 ; Speight, 1989, 1997 ; Noss, 1990 ; Harding et Alexander, 1994 ; Eyre, 1994 ; Bouché, 1998 ; Good et Speight, 1996 ; Fowles, 1997 ; Good, 1997 ; Fowles *et al.*, 1999 ...).

Dans tous les cas, il s'agit de « *disposer de critères permettant de distinguer ce qui doit être protégé de ce qui ne le mérite pas* », c'est-à-dire de définir le « *caractère remarquable* » des espèces ou des sites à protéger, ce qui implique une hiérarchisation « *en terme de valeur patrimoniale* » (Blandin, 1986). **Le patrimoine représente, pour tout naturaliste, une valeur biologique, c'est-à-dire une qualité qu'il reconnaît à un milieu naturel dans son ensemble ou à ses composantes (sites et espèces en particulier)**. Son évaluation demande une vision globale du problème de conservation qui se pose pour un type de milieu car, dans cette approche, seule une partie des caractéristiques connues sont utilisées pour juger et agir. Il s'agit de trouver le « tableau de bord » pertinent pour diagnostiquer et éventuellement suivre la complexité d'un écosystème et de ses composantes. Ce tableau de bord doit permettre une lecture orientée, des milieux par des espèces ou, de toutes les espèces par une partie d'entre elles seulement. Comme le dit Blandin (1986), « *qui, a priori, pourrait mieux rendre compte de l'état et des transformations du vivant que le vivant lui-même ?* ».

New (1995, 1998), au sujet de la biologie de la conservation et des invertébrés, affirme qu'il n'y a que deux alternatives. Soit les invertébrés représentent les objectifs de conservation, soit les invertébrés sont les outils de l'évaluation ou de surveillance des milieux.

Dans la première alternative, même si l'objectif est focalisé sur quelques espèces à protéger, ce sont toujours les sites où s'insèrent les niches écologiques d'une des populations de l'espèce qui doivent guider la logique de conservation *in situ* (Noss, 1990). Dans ce cas, ce qui guide la réflexion est souvent un constat de déclin des espèces ou des menaces qui pèsent sur elles. New (1995, 1998), parmi d'autres, donne **la rareté et la vulnérabilité pour valeurs intégratrices**, de tous types de taxons, dans cette problématique. Ces taxons font en général l'objet de « listes rouges » de taxons, dont la traduction juridique aboutit parfois aux « listes d'espèces protégées » ...

Le deuxième cas ne peut être seulement un constat passif d'un site qui est riche et de ceux qui le sont moins, ou de ceux qui étaient riches et qui se dégradent. La finalité d'une telle analyse des sites est de faire que la mise en évidence des situations les plus intéressantes aboutisse à des moyens et des résultats en matière de conservation. Dans un cas, comme dans l'autre, le résultat escompté peut être le même : la conservation d'un type de milieu pour la conservation des espèces, en général, et des sites les plus remarquables, en particulier. Les listes d'espèces qui participent à l'identification de tels sites sont en général appelées « listes de référence », qui se distinguent des listes rouges par la présence d'espèces, éventuellement rares, au moins révélatrices d'une qualité particulière, mais pas forcément menacées (Masselot, 1999). Il est aujourd'hui question de telles listes pour la révision du réseau français des ZNIEFF (Zones Naturelles d'Intérêts Ecologiques, Floristiques et Faunistiques). Sur un registre purement sémantique, il peut être également question dans ce cas de listes d'espèces « patrimoniales » ou « déterminantes » comme le souligne Lhonoré (1999).

I.1 - Etablir le diagnostic d'un site au moyen d'espèces

I.1 1 - L'indicateur biologique (ou bioindicateur)

Suivant Delpech *et al.* (1988) qui définissent un vocabulaire adapté à la flore et aux peuplements forestiers,

le caractère indicateur « *qualifie une espèce dont la présence à l'état spontané renseigne qualitativement et/ou quantitativement sur certains caractères écologiques de l'environnement* ».

Blandin (1986) précise plus largement le terme : « *un indicateur biologique (ou bio-indicateur) est un organisme ou un ensemble d'organismes qui, par référence à des variables biochimiques, cytologiques, physiologiques, éthologiques ou écologiques, permet de façon pratique et sûre, de caractériser l'état d'un écosystème ou d'un éco-complexe et de mettre en évidence (...) leurs modifications* ». Si l'indication biologique est le fait de plusieurs espèces, cet auteur précise : « *On appellera donc indicateur écologique une population ou un ensemble de populations qui, par leurs caractéristiques qualitatives et/ou quantitatives, témoignent de l'état d'un système écologique et qui, par des variations de ses caractéristiques, permettent de détecter d'éventuelles modifications de ce système.* » (ibid.). Reprises par ce même auteur, d'autres définitions nous semblent aussi correspondre à l'esprit de notre travail : « *Par définition, un bioindicateur est tout paramètre biologique, qualitatif ou quantitatif (mesuré au niveau d'un individu, d'une population, d'une guilda, d'une communauté), susceptible d'indiquer des conditions de vie particulières qui correspondent soit à un état donné, soit à une variation naturelle, soit à une perturbation du milieu* » (Lebrun, 1981). Ou encore : « *je définis simplement les indicateurs biologiques ou taxons indicateurs comme des détecteurs révélant l'existence de conditions complexes à interpréter et résultant, le plus souvent, d'un ensemble de facteurs biotiques ou abiotiques difficiles à mesurer directement* » (Bellan, 1984).

On remarque que ces différentes définitions donnent pour indicatrices des espèces ou des biocénoses, en terme de présence/absence ou d'abondances relatives. Si l'on ajoute à ces approches que le paramètre observé peut également être un état de l'organisme (santé, taille, poids ...), l'intérêt des taxons indicateurs est leur capacité à permettre un diagnostic rapide sur :

- ✓ un type de qualité des milieux ;
- ✓ un ensemble de facteurs difficiles à mesurer directement ;
- ✓ des changements ayant pu survenir sur un site.

Dans cette perspective, toute espèce rencontrée en un lieu est indicatrice de quelque chose. Une observation, aujourd'hui, d'un ours dans une forêt bretonne sera par exemple l'occasion de dire que de tels sites peuvent l'accueillir, que l'auteur de la donnée n'est pas sérieux ou que cet animal s'est échappé de son lieu de captivité.

Le simple enregistrement d'une occurrence biologique de type « *taxon / lieu / date / contexte* », base de toute approche naturaliste, est une information élémentaire des plus importantes. Cette donnée est ce que l'on peut appeler une **bioindication**. Dans le cas de notre ours breton, cette indication n'est pas pertinente car liée à un artefact. Si les ours slovènes récemment introduits dans les Pyrénées montraient par contre une tendance récurrente à l'occupation de certains milieux, les interprétations qui en découleraient, en référence aux connaissances des traits de vie de cette espèce seraient une **bioévaluation** des sites concernés. C'est donc en relation avec ce qui doit être évalué que le choix des taxons indicateurs est posé, et c'est au minimum la présence d'un taxon indicateur qui permet une évaluation.

Noss (1990) donne pour idéaux les bioindicateurs qui sont très sensibles aux changements mesurés, qui ont une distribution intégrant tous les sites à évaluer, qui sont adaptés aux plus grandes amplitudes des qualités mesurées, pas trop dépendants de l'échantillonnage, faciles et peu coûteux à mettre en œuvre, adaptés aux variations anthropiques autant que naturelles et qui font référence à un phénomène écologique identifié. Noss (1990) fait le lien entre les bioindicateurs et quatre catégories d'espèces, très intégratrices pour d'autres taxons en matière de conservation :

- ✓ les indicateurs écologiques qui signalent les effets des perturbations pour nombre d'autres espèces aux exigences similaires (dans ce cas, Lhonoré (1999) parle, à juste titre, d'espèces « sentinelles ») ;
- ✓ les espèces « clé de voûte » dont dépend la diversité d'une large part de la biocénose ;
- ✓ les espèces « parapluies » qui, lorsque l'on protège les larges territoires qu'elles requièrent, entraînent beaucoup d'autres espèces sous la coupe de leur protection ;
- ✓ les espèces « drapeaux » qui sont populaires ou charismatiques et servent de symbole à la conservation.

Au registre de la bioévaluation, qui se veut être une approche rapide et pratique de problèmes souvent complexes, l'écueil à éviter en priorité est de choisir des bioindicateurs qui intègrent des informations plus faciles à mesurer et à analyser directement que les bioindicateurs eux-mêmes, ou d'appeler « bioindicateurs » des entités qui n'intègrent aucune autres notions que leurs propres exigences. C'est ce que Lecomte (2001) appelle les « *démarches naïves* », comme, par exemple : « *quand on annonce que l'analyse d'un peuplement de coléoptères indique l'existence d'une hêtraie alors que l'on se trouve entouré de hêtres* ».

I.1 2 - Les procédures de bioévaluation

Deux procédures principales sont distinguées pour mener un tel diagnostic. La première procède par inventaire puis classement des attributs des objets analysés, puis des objets eux-mêmes, sur une échelle de valeur. L'évaluation relative des objets (sites ou espèces) ou des attributs (données sur les sites ou les espèces) entre eux est réalisée au moyen de critères adaptés à la problématique de classement, c'est-à-dire à certaines valeurs. Il y a donc jugement sur des valeurs attribuées aux objets avant un classement.

La deuxième procédure consiste à surveiller un objet d'étude qui va éventuellement évoluer sur un pas de temps donné, en relation avec des impacts anthropiques par exemple. Il s'agit de « *méthodes de détection et de mesure de facteurs de perturbation* » pour reprendre le vocabulaire de Blandin (1986). Cette approche rend compte de l'état des objets d'étude, en enregistrant les conséquences d'impacts subis par des indicateurs qui y sont sensibles. Sur une période établie, il s'agit d'évaluer la dégradation, le maintien ou la restauration des objets étudiés. C'est ce que les auteurs anglo-saxons appellent le « *monitoring* ».

□ Classement des objets sur une échelle de valeur

Cette pratique a été l'occasion d'une grande activité ces dernières années. La majorité des écrits sont des synthèses, des points de vue ou des propositions très souvent détachés d'aspects expérimentaux. Ces écrits sont l'occasion de poser les idées et le vocabulaire d'une telle bioévaluation (Adamus et Clough, 1978 ; Blandin, 1986, 1989 ; Disney, 1986 ; Usher, 1986 ; Noss, 1990 ; Eyre, 1994 ; Bouché, 1998).

- ✓ Dans un premier temps, il est nécessaire de clairement préciser les objets évalués : il s'agit d'espèces de coléoptères saproxyliques ou des milieux boisés dans notre analyse.
- ✓ Il est ensuite question d'attributs (pour une forêt, il s'agira par exemple de l'inventaire des coléoptères ou de la description des peuplements ; pour une espèce, ce seront par exemple les données biologiques, chorologiques et phénologique disponibles).
- ✓ Les critères sont un ensemble d'attributs sélectionnés et orientés par rapport à un objectif donné. Les critères les plus régulièrement utilisés en biologie de la conservation pour établir une valeur biologique sont la rareté des espèces et leur vulnérabilité. La représentativité fonctionnelle et la diversité du groupe sont des critères de choix des taxons indicateurs dans la même perspective.
- ✓ Les critères les plus souvent utilisés pour évaluer les sites sont : la richesse spécifique (biodiversité), l'état de conservation (« naturalité » ou « intégrité »), la superficie, la fragilité, les menaces, la rareté (dont l'unicité), la typicité et la représentativité.

Suivant Disney (1986) il ne faut cependant pas tomber dans le piège de vouloir tout instruire, mais il faut limiter les objets, les attributs et les critères au strict minimum par rapport à la question d'évaluation qui se pose. Dans le cas contraire, c'est la faisabilité de l'opération qui est en jeu.

La valeur biologique est souvent exprimée en terme de « qualité » ou de « valeur patrimoniale » qui sont des concepts largement fonction des représentations (au sens sociologique du terme) des types de personnes qui expriment de tels termes. S'il est intéressant de noter l'apparente acception sociétale de ce type de vocabulaire, il est cependant possible d'y mettre pratiquement tout ce que l'on veut derrière, comme nous l'avons vu précédemment. La qualité d'une forêt, pour un exploitant, est établie sur la valeur marchande des bois présents et, par conséquence, sur tous les paramètres qui vont influencer sur la marge qu'il pourra dégager (relation entre le prix d'achat de la coupe et la valorisation des produits, les coûts engendrés par l'accessibilité au chantier ...). De notre point de vue de naturaliste, la qualité se situe seulement sur le registre de la valeur biologique et c'est ainsi que nous définissons nos valeurs patrimoniales. Usher (1986)

parle de « *popularity polls* » (adhésion du grand public) comme premier critère dans une évaluation. Si c'est là l'occasion de transmettre l'idée d'une valeur biologique contrastée de nos forêts auprès des gestionnaires, **nous n'hésitons pas à employer « qualité » pour « valeur biologique »**. Nous devons aussi admettre, même dans les approches de l'écologie scientifique, que le débat est très largement empreint de sentiments et d'anthropocentrisme. Force est de constater une restriction des critères aux animaux, surtout les plus gros, et aux plantes, surtout les plus belles, pour la conservation de la vie sauvage. La valeur biologique exprimée par certains peut donc être très subjective. Usher (1986) souligne que « *very little attention has been paid to the conservation of microbes* (très peu d'intérêt a été exprimé quant à la conservation des microbes) » et Disney (1986) précise à juste titre que l'humanité ne peut s'intéresser à toutes les espèces, « *such as the human malaria parasites* (comme les parasites vecteurs de la malaria chez l'homme) » !

Nous avons défini précédemment le concept de « naturalité » des forêts comme l'état « parfait » ou « idéal » de ce que la qualité d'une forêt pourrait être sans les dégradations anthropiques qu'elle a subie (forêt primaire). Cette référence nous échappe en l'absence d'éléments précis sur les continuités des composantes de nos forêts actuelles, jamais naturelles. Etablir la distance séparant l'état diagnostiqué d'une forêt de ce que l'on pourrait s'attendre à trouver si elle était naturelle n'est donc pas réalisable avec certitude. Suivant Blandin (1986), sur un plan théorique, c'est pourtant cette distance qui constitue l'essence même d'une bioévaluation : « *la notion de distorsion étant plus aisée à comprendre que le concept de qualité* ». A faire comprendre, sans doute, mais quel est l'intérêt si l'on ne peut pas mesurer ce que l'on tente de montrer ? Il est cependant possible d'envisager des diagnostics de forêts comparés entre eux (Disney, 1986), car dans ce cas, il n'est plus question d'une distance à un état théorique méconnu, mais d'une distance relative entre éléments connus. C'est là une perspective de mesure et de hiérarchisation possible sur une échelle de valeur, à condition toutefois de bien établir les moyens de cette mesure. Si cette « quantification de la qualité » peut être établie, une typologie des forêts est ensuite possible sur le registre de la valeur biologique, que nous admettons être très en lien avec l'état de dégradation, ou de naturalité, dans lequel elle se situe.

□ Détection et mesures de perturbations

Ce deuxième point est utile pour des mesures indirectes, telles par exemple des pollutions aiguës ou chroniques qui ne sont pas aisées à mesurer si l'on ne se trouve pas sur place au moment opportun. La mesure porte sur les conséquences de tels impacts, grâce à la propriété de certains organismes ou milieux à garder en mémoire ces événements ou à réagir de manière homogène à différentes atteintes. La bio-accumulation de certains composés chimiques, dans l'eau, dans certains tissus animaux ou dans le sol, illustre que des mesures peuvent être effectuées a posteriori pour mettre en évidence ces impacts, puis en déduire les causes. Il peut aussi être question de bioessais sur des organismes en laboratoire, par des méthodes relevant de l'écotoxicologie (Blandin, 1986). Ces approches analytiques semblent a priori éloignées de nos axes de travail. Pourtant, il y a une analogie avec la réflexion sur les continuités des niches écologiques, donc des populations hôtes, en relation avec l'impact des pratiques humaines, même si les atteintes en question se sont produites sur de très longues périodes, donc à une autre échelle de temps. Cette conception nous intéresse pour discuter les typologies qui pourraient être établies entre sites. La volonté d'évaluer les impacts de la gestion forestière en temps réel est une perspective qui tend également à se mettre en place (Hutcheson *et al.*, 1999 ; Deconchat, 1999), mais qui nous semble peu pertinente sur des pas de temps très courts, au moyen des coléoptères saproxyliques (un à cinq ans représente l'équivalent d'un cycle biologique et, par ailleurs, nous supposons que les populations de coléoptères connaissent des fluctuations pluriannuelles indépendamment des ressources trophiques).

1.2 - Application des concepts de bioévaluation à notre travail

Nous proposons d'identifier et de classer des forêts sur des critères patrimoniaux révélés et portés par un ensemble de coléoptères saproxyliques (liste d'espèces bioindicatrices), à définir également. En d'autres termes, il s'agit de réaliser un choix et un classement de coléoptères saproxyliques, puis de forêts, sur des

échelles de valeur biologique. L'objectif est d'arriver à une typologie des forêts de qualité, abordée au moyen des coléoptères saproxyliques présents. Ces objectifs, ainsi que la démarche suivie, sont très comparables aux travaux menés par Harding et Alexander (1994) ou Fowles *et al.* (1999), en Angleterre, ou par Speight (1989) et Good et Speight (1996), à l'échelle de l'Europe. Il pourrait même être dit que notre travail suit à la lettre la suggestion de ces derniers au sujet de leur travail sur un territoire bien plus vaste : « *It was not the intention to produce a comprehensive, or even a representative list, but to provide the basis and methodology whereby this can be eventually achieved by resident entomologists in a standardised fashion* (l'objectif n'était pas de produire une liste détaillée et complète, ou même, représentative, mais d'apporter une base et une méthode qui gagneraient à être finalisées par des entomologistes locaux, de manière standardisée) » (Good et Speight, 1996).

I.2.1 - Choix et caractérisation des bioindicateurs

☐ Le choix des coléoptères saproxyliques

En relation avec les fonctions et les exigences écologiques des coléoptères saproxyliques (partie précédente), cette communauté constitue une ressource descriptive pertinente de la valeur biologique (i.e. intérêt patrimonial) et de l'état de conservation des sites dans lesquels ils sont présents, comme l'admettent différents travaux :

- ✓ identification des zones de refuges actuelles des reliques glaciaires en France pour leur mise en réserve (Tablokoff, 1951) ;
- ✓ ancienneté des forêts ou de boisements non forestiers avec continuité d'habitats (Harding, 1993 ; Harding et Alexander, 1994 ; Nilsson et Baranowski, 1994, 1996, 1997 ; Speight, 1989 ; Ranius et Jansson, 2000) ;
- ✓ états de conservation des écosystèmes (Franc, 1997a) ;
- ✓ identification des forêts d'importance internationale dans le domaine de la conservation de la nature en Europe (Speight, 1989) ;
- ✓ intérêt relatif pour la conservation des différentes forêts et réserves en pays de Galles (Fowles, 1997) ;
- ✓ évaluation des habitats forestiers pour la conservation des coléoptères des bois morts en Grande Bretagne (Fowles *et al.*, 1999) ...

☐ Les coléoptères saproxyliques parmi d'autres taxons indicateurs

Les coléoptères saproxyliques ne sont pas, loin s'en faut, les seuls organismes à être utilisés comme bioindicateurs. Au sujet des milieux terrestres, Blandin (1986) a analysé à partir de plus de 140 publications, l'importance relative des différents types de bioindicateurs utilisés : la flore et les lichens arrivent largement en tête (58,4 %), suivis par les vertébrés (13,4 %), puis les invertébrés (12,5 %). Même si la bioévaluation a pu connaître des succès depuis, il n'y a aucun signe qui indique que ces proportions, qui ne reflètent en aucune mesure la biodiversité spécifique réelle des forêts, aient pu être remises en cause. Les *Carabidae* sont parfois présentés comme indicateurs de la qualité des forêts. Speight (1989), cite deux espèces (*Chrysocarabus auronitens* et *Chaetocarabus intricatus*) dans sa liste d'organismes saproxyliques bioindicateurs. Dans l'étude des *Carabus* spp. d'une réserve du Yunnan (Chine) couverte de forêts primaires, où plusieurs taxons nouveaux pour la science sont décrits, Deuve *et al.* (2000) concluent, « *les populations de Carabus apparaissent ainsi être d'excellents indicateurs de l'état des forêts. Certaines espèces pourraient être utilisées pour caractériser la qualité d'un espace boisé dont on voudrait évaluer l'intérêt d'une mise en réserve* ». Le plus grand nombre de *Carabidae* sont prédateurs, donc exigeants envers la possibilité du milieu à accueillir leurs proies, et ils sont souvent aptères, donc peu mobiles et sensibles aux modifications locales des milieux. Nous choisissons de clairement les distinguer de l'ensemble des coléoptères saproxyliques, bien que certains d'entre eux soient des saproxyliques occasionnels ou indirects.

Divers taxons utilisés en forêts dans une perspective de conservation ont été analysés sous l'angle d'un ensemble de critères portant sur : leur diversité, leur intérêt pour la bioévaluation et leur facilité d'utilisation (Tableau III).

Les coléoptères partagent, avec d'autres invertébrés, une diversité d'espèces et de traits de vie qui permettent d'utiliser en tant qu'indicateurs un grand nombre de leurs taxons pour des descriptions fines de sites. D'autre part, les coléoptères sont relativement mieux connus que nombre d'autres ordres et collectés par un plus grand nombre d'entomologistes, souvent amateurs, vu la démission subie par la recherche institutionnelle sur ces questions faunistiques. Cet engouement des entomologistes constitue un atout pour obtenir des informations sur ce groupe zoologique et pour envisager une généralisation de leur utilisation. Leur difficulté de capture est, par contre, un handicap sérieux qui est discuté dans la dernière partie de ce travail, partie consacrée au piégeage.

Tableau III : Éléments d'appréciation de l'intérêt de différents taxons en tant qu'indicateurs de la valeur biologique, pour la conservation en forêt.

Eléments d'appréciation Groupes d'espèces	Critères bioindicateurs			Facteurs requis / habitats				Faisabilité et sources		
	* Diversité du groupe	Exigences contrastées	Groupes fonctionnels	Continuités temporelles	Habitats rares liés aux bois	Diversité des milieux	Milieux non boisés	Amateurs mobilisables	Facilité d'échantillonnage	n° Sources
Pics	-	+	+	-	+	?	-	+	+	1
<i>Formica rufa</i>	-	-	+	+	-	-	-	+	+	2
<i>Hemiptera Aradidae</i>	-	+	+	+	+	?	-	-	-	3
<i>Diptera Syrphidae</i>	+/-	+	-	+	+	+	+	-	+	4
mésosofaune du sol	+	+	+	+	-	+	+	-	+	5
coléoptères saproxyliques	+	+	+	+	+	+	-	+	-	6
<i>Coleoptera Carabidae</i>	+	+	?	+	-	+	+	+	+	7

Légende : " + " = oui, " - " = non, " ? " = non renseigné ;

*" diversité du groupe " : " + " = > 1000 espèces en France, " +/- " = 100 à 1000 espèces et " - " = < 100 espèces.

Sources : 1 (Derleth et al., 2000) ; 2 (Torrossian et Humbert, 1982 ; Nageleisen, 1999) ; 3 (Speight, 1989 ; obs. pers.) ; 4 (Speight, 1989 ; Sarthou, 1996, comm. pers. ; Castella et Speight, 1996) ; 5 (Deharveng, comm. pers.) ; 6 (Speight, 1989 ; partie précédente ; obs. pers.) ; 7 (Burel, 1989 ; Rykken et al., 1997 ; Fournier, 2000)

□ La richesse spécifique et la rareté pour la bioévaluation

La biodiversité, au sens de richesse spécifique, est un critère objectif qui est largement utilisé (Blandin, 1986 ; Blandin et Luce, 1994 ; Eyre, 1994 ...). Ce n'est cependant pas un critère suffisant d'évaluation d'un site si l'on n'est pas en mesure d'y associer des éléments relatifs aux traits de vie, éventuellement variés, des espèces dénombrées. Comme l'écrit Noss (1990), « *diversity indices lose information such as species identity* (les indices de diversité font perdre de l'information telle que l'identité des espèces) ». En outre, la richesse spécifique est très dépendante de la méthode et de l'intensité d'échantillonnage et pose donc un problème dans l'évaluation de sites inventoriés de manières différentes (Disney, 1986 ; Eyre, 1994 ; Lott, 1999).

Comme nous l'avons évoqué, toutes choses étant égales par ailleurs (taille, histoire, domaine biogéographique), la richesse spécifique peut n'être que la traduction de la diversité des milieux (Blandin,

1989 ; Lott, 1999). Plus la zone d'approche sera grande, par exemple à un niveau régional ou national, plus cette richesse bénéficiera de la diversité des habitats rencontrés et de l'hétérogénéité des structures de paysages (Noss, 1990 ; Duelli, 1997). La faune peut alors être variée, tout en étant éventuellement très banalisée par des activités humaines. Ainsi, une collection variétale d'un jardin botanique pourra offrir, sur une surface égale à de la forêt naturelle, une diversité spécifique bien plus grande. Cette observation rend pertinente la restriction d'étude à un groupe fonctionnel (Blandin, 1989) et, au delà de la richesse spécifique, montre l'intérêt intrinsèque des communautés étudiées, et plus particulièrement de la rareté des espèces qui les composent (Väisänen *et al.*, 1993 ; Lott, 1999).

La rareté, outre l'intérêt d'être une notion intégratrice en écologie, est également un outil pratique. C'est une valeur qui « parle » à tous les groupes sociaux et qui de ce fait augure de négociations plus faciles pour justifier un objectif de conservation (Blandin, 1986 ; Usher, 1986 ; Eyre et Rushton, 1989 ; Eyre, 1994). Un autre élément de « faisabilité » à mettre au registre de l'utilisation de la rareté est sans conteste la plus grande abondance des informations bibliographiques sur les espèces rares plutôt que sur les espèces banales.

I.2.2 - Critères sur les forêts et coléoptères saproxyliques

Blandin (1986) prône la typologie des écosystèmes terrestres sur les bases des groupements de végétaux vasculaires « *qui intègrent de nombreuses caractéristiques du milieu et peuvent aussi informer sur certains aspects des zoocénoses associées* ». Cette conception est très pertinente pour faire le lien entre le biotope et les phytocénoses. Elle constitue la base des typologies de couverts végétaux (« Corine-Biotopes ») et des typologies de stations, notamment forestières, mais reste selon nous très incertaine pour établir des liens entre les coléoptères saproxyliques et leurs milieux. La relation entre ces « habitats », au sens phytoécologique, et les insectes est souvent recherchée. Defaut (1994) a particulièrement œuvré en ce domaine. Les associations établies (« *synusies orthoptériques* »), sur un ordre comportant pourtant nombre de phytophages, ne présentent pas de parallèles systématiques avec les groupements végétaux. Les coléoptères saproxyliques, par l'intermédiaire de leurs habitats, sont liés aux arbres, eux-mêmes éventuellement en forêts. Par exemple, penser que les xylophages du tilleul sont liés aux associations de type « *Tilio-Acerion* » (Laclos, 1998) est un non-sens. Les associations végétales des phytosociologues, comme elles figurent par exemple dans la classification européenne des habitats (« Corine-Biotopes »), ne garantissent pas la présence des arbres dont les noms se retrouvent dans le syntaxon phytosociologique. Un tilleul isolé sera plus volontiers colonisé par la plupart de ses xylophages en raison de la thermophilie de ces derniers, alors que les associations végétales à tilleuls et à érables peuvent être des peuplements vigoureux, fermés et humides qui n'abritent pas de tels xylophages. Souvent, les xylophages ont plus de chance d'être observés en limite écologique de leurs essences hôtes, car en ces lieux, les dépérissements des arbres sont plus fréquents. L'exemple des microcavernicoles est aussi intéressant. *Limoniscus violaceus* (*Elateridae*), rare espèce des vieux peuplements en forêts anciennes, est un hôte des cavités basses qui a souvent été trouvé dans le hêtre, mais qui existe aussi dans bien d'autres essences comme par exemple les chênes pubescents sur les causses du Lot (Delpy et Burle, 1992). Les travaux de Green (1996) montrent à quel point l'espèce recherche une composition particulière de la cavité et non une essence. Cette expérience laisse même imaginer que le *Limoniscus* pourrait s'installer dans des cavités artificielles, éventuellement des buses en béton garnies du substrat requis. Les nichoirs artificiels pour des vertébrés microcavernicoles, oiseaux ou chiroptères, sont réalisés suivant le même principe, mais il n'est jamais fait mention de tels supports dans les descriptions de peuplements forestiers ou en phytosociologie !

En raison du lien indirect entre les niches écologiques des coléoptères saproxyliques et les associations végétales, les milieux de références pour de tels insectes sont donc soit des forêts, soit des paysages simplement arborés (haies, arbres épars, bosquets...), sachant que ces deux types de milieux très contrastés peuvent intéresser simultanément certaines espèces.

Dire qu'il n'y a pas de liens entre le type de forêt et les coléoptères saproxyliques n'est pas pour autant exact, c'est seulement le cas pour certaines espèces, dans certaines conditions. Une forêt méditerranéenne de chênes lièges n'est pas comparable à une sapinière de montagne, ni suivant les conditions écologiques, ni sur le plan de la faune, même si nous n'excluons pas la possibilité d'y trouver des espèces en commun. Outre les essences qui intéressent des espèces différentes (celles qui sont liées aux essences), les conditions climatiques peuvent limiter la présence de certains cortèges (ceux qui sont sensibles aux conditions climatiques). La latitude, en dehors de considérations paléoécologiques et biogéographiques, est également un facteur perceptible sur les cortèges d'insectes.

En raison des nombreux contre-exemples et des incertitudes sur les liens entre types de forêts et coléoptères saproxyliques, surtout à notre échelle d'inventaire (un pays aussi varié que la France), la prudence impose de travailler avec des caractéristiques assez grossières au niveau des sites à évaluer et comparer : essences principales, position biogéographique...

I.2.3 - Des coléoptères saproxyliques bioindicateurs et les forêts de qualité en France

□ Une liste de coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts

Une liste d'espèces bioindicatrices de coléoptères saproxyliques aux traits de vie variés, suffisamment importante pour concerner l'ensemble des formations boisées de France, doit être obtenue. Les espèces seront donc choisies en fonction des différentes composantes de leur rareté. Ces traits de vie devront être traduits sous forme d'indices, appelés indices biotiques et établis sur des bases empiriques, pratique classique dans la bioévaluation (Blandin, 1986).

Parmi les composantes de la rareté (Figure 1 : première partie : § II.3.2), la sténocécie confère une certaine vulnérabilité aux espèces. Les espèces les plus exigeantes en terme d'habitat risquent en effet de ne pas trouver leurs ressources dans des conditions de sylviculture trop intensive qui génèrent des arbres sains et jeunes pour faire du bois sans défauts et non des gros arbres pittoresques, tordus, avec des déficiences, des parties mortes pourrissantes, des faiblesses, des nécroses, des cavités, des champignons ... Cependant, il n'est pas exclu que ces espèces compensent ces exigences par des capacités de déplacement assez importantes, comme nous l'avons évoqué pour certains mycétophages (Dajoz, 1981 ; Jonsell, 1999). La présence de ces espèces sténocécies est avant tout liée à la maturité des sites (vieux bois), facteur favorable à la genèse et à l'expression de leurs rares habitats. Leur présence est aussi subordonnée à l'occurrence continue de ces habitats, localement.

La rareté biogéographique, dans toutes ses composantes (aire des espèces, localisation de populations isolées, abondance locale des espèces), fait référence à de multiples cas de figure historiques et biologiques. La sténocécie de certaines espèces explique leur localisation. Il existe cependant des espèces qui semblent peu exigeantes en terme d'habitat et qui ne sont pourtant pas présentes partout. La continuité des milieux requis pourrait donc être le facteur le plus important pour elles, du fait d'un pouvoir de dispersion réduit.

Il est *a priori* impossible de savoir combien d'espèces ainsi caractérisées sont à retenir pour pouvoir diagnostiquer la diversité des boisements présents en France. La seule certitude est que notre liste sera comprise entre les 16 espèces aujourd'hui reconnues comme patrimoniales par les gestionnaires (Tableau I : première partie : § III.2.2) et les quelques 1900 coléoptères saproxyliques qui existent, au minimum, en France (cf. deuxième partie : § IV).

Outre les avis d'experts (autres entomologistes), la validation d'une liste d'espèces rares est délicate à envisager en dehors d'une recherche de corrélation avec une autre valeur parlante en biologie de la conservation : la biodiversité globale des sites où ces espèces rares ont été trouvées.

□ Typologie des forêts de qualité

Ce que nous avons présenté sur les exigences écologiques des coléoptères saproxyliques montre que la naturalité (cf. première partie : § II.4) est une garantie de trouver simultanément les trois facteurs essentiels de l'existence de coléoptères saproxyliques rares : quantité, diversité et continuité des composantes de leurs niches écologiques (cf. deuxième partie : § IV).

Les forêts, aujourd'hui dans des états de conservation variables (en lien avec les continuités forestières ou des continuités de certains habitats), gagnent donc à être évaluées au moyen de critères d'appréciation contrastés et complémentaires. *In fine*, la combinaison des présences et des indices d'espèces constitue une quantification susceptible de classer les forêts françaises en fonction de leur qualité.

La finalité appliquée de notre travail est de dégager des priorités de conservation, mais tous les contextes forestiers ne représentent peut-être pas le même enjeu d'évaluation de leur valeur biologique. Certaines forêts ont un caractère unique, donc peu comparable à l'échelle de la France, comme par exemple les pinèdes de pin de Salzmann de St-Guihem-le-désert (Hérault) dont la valeur biologique est fonction de ses cortèges saproxyliques et va bien au-delà (Schaefer, 1952, 1961 ; Iablokoff, 1972). Par contre, les types forestiers dominants (par exemple les chênaies, les hêtraies ou les sapinières), comptent aussi des sites de qualité avérée, mais dans ce cas, les qualités sont a priori si variables que l'évaluation et des comparaisons fines s'imposent.

Un schéma synoptique de notre projet peut être donné (Figure 3).

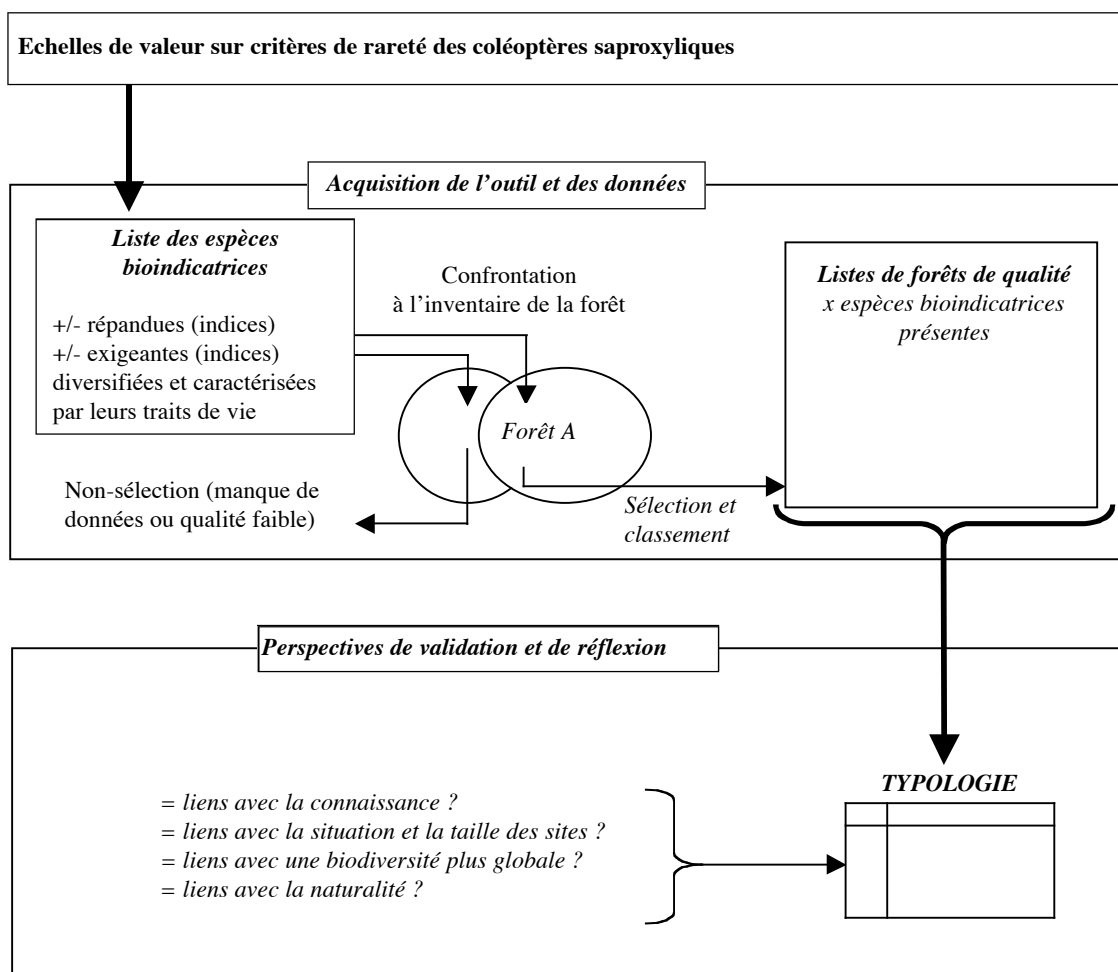


Figure 3 : Schéma synoptique de notre projet de bioévaluation de la qualité des forêts françaises au moyen des coléoptères saproxyliques.

I.3 - Travaux précurseurs sur le sujet

I.3.1 - Listes adaptées à d'autres contextes comme sources d'informations

□ Listes rouges et listes partielles

Des listes rouges comportant des organismes saproxyliques existent dans nombre de pays d'Europe, en particulier en Europe du Nord. En Suède, par exemple, 542 invertébrés saproxyliques figurent dans les listes rouges nationales (Jonsell *et al.*, 1997). Ces travaux représentent une source d'inspiration intéressante pour notre approche. La liste rouge autrichienne publiée en 1984 (par exemple Holzschuh, 1984 pour les *Cerambycidae* et *Scolytidae*) fut précédée plus de dix ans plus tôt par une réflexion sur les coléoptères à caractère relictuel (Franz, 1972), dont la liste (105 coléoptères en majorité saproxyliques) concerne aussi les espèces les plus rares de notre faune. En dehors des listes rouges nationales, différentes contributions sur des familles de coléoptères saproxyliques apportent des éléments de biologie et des réflexions sur la rareté des taxons, les menaces qui pèsent sur eux, voire leur intérêt pour caractériser à une échelle ou une autre une qualité particulière des sites où ils ont été étudiés. On notera en particulier quelques travaux sur les Elateridae des cavités et des gros volumes de bois cariés (Iablokoff, 1943 ; Nilsson et Baranowski, 1994, 1996, 1997), sur les *Cetoniidae* microcavernicoles (Pageix, 1968 ; Luce, 1995), les *Cleridae* (Kolibac, 1996), les coléoptères mycétophiles (Franc, 1997a) ...

□ L'avance britannique

Une liste anglaise de coléoptères saproxyliques existe depuis 1978 et complétait déjà à cette époque des listes indicatrices de « continuités écologiques » ou « ancienneté des formations boisées » utilisant les mollusques, les lichens ou les plantes vasculaires (Harding et Alexander, 1994). Les listes anglaises sont raisonnablement dites anglaises (*ibid.*) car dans le détail, l'appréciation de la rareté et de l'intérêt des taxons utilisés n'est pas applicable en France. Nombre des insectes utilisés au Royaume-Uni sont des espèces trop banales en France pour envisager des contrastes dans la qualité de nos forêts. La grande majorité des espèces les plus rares en France n'existent pas ou plus outre Manche ce qui montre que le transfert de telles listes d'un pays à un autre n'est pas envisageable (comme ceci a pourtant été fait lorsque les listes de la Convention de Berne ont cheminé jusqu'aux textes législatifs français). La méthode de travail, par cotation des sites au moyen des valeurs attribuées à chaque espèce, mesurant par exemple les valeurs suivantes : « *Index of Ecological Continuity* » ou IEC, « *Saproxylic Quality Index* » ou SQI, « *Saproxylic Quality Score* » ou SQS, est très séduisante (Garland, 1983 ; Welch, 1988 ; Eyre et Rushton, 1989 ; Harding et Alexander, 1994 ; Fowles, 1997 ; Fowles *et al.*, 1999 ; Lott, 1999). La version la plus élaborée qu'il nous a été donné d'analyser (Fowles *et al.*, 1999) compte 599 espèces comportant chacune une seule valeur liée à leur rareté, sans plus de détail.

I.3.2 - Listes adaptées au contexte français

Nous ne reviendrons pas sur les différentes listes d'espèces qui figurent dans différents documents « officiels » et dont nous avons montré la pauvreté et les limites. Il existe par contre des éléments supranationaux et des prémices de listes en France.

□ Listes pour l'Europe et tentatives françaises

La volonté de montrer l'intérêt de certains sites au moyen de l'entomofaune inventoriée est une démarche déjà ancienne. Tous les catalogues faunistiques sont à mettre au crédit de cette démarche, en général focalisée sur un groupe restreint (ordre ou famille), sur une zone administrative (par exemple les coléoptères de l'Ardèche : Balazuc, 1984 ; Aberlenc, 1987) ou géographique (par exemple les coléoptères du bassin de l'Agout : Galibert, 1932). De manière plus précise, il existe au moins deux auteurs en France qui, anciennement, se sont focalisés sur la conservation de quelques espaces boisés au moyen de coléoptères rares, où les coléoptères saproxyliques sont largement mis en avant (Iablokoff, 1943, 1951, 1972 ; Torrossian, 1974).

Plus récemment, les travaux de Speight (1989) et de Good et Speight (1996), à l'échelle de l'Europe géographique, proposent des listes de taxons dont une part importante existe en France ainsi qu'une liste de forêts de qualité. La liste de Speight (1989) compte près de 200 espèces à l'échelle européenne, où plusieurs ordres d'insectes sont utilisés (coléoptères, diptères, hémiptères et hyménoptères) dont 12 familles de coléoptères... Les forêts françaises qui y sont identifiées sont au nombre de 30 et représentent des sites très contrastés, aux niveaux biogéographiques, des surfaces ou encore des essences dominantes. Luce a lancé un « *appel aux entomologistes amateurs* » en 1992, pour « *inventaire et cartographie d'espèces de coléoptères saproxylophages bioindicatrices des forêts naturelles* ». Seules les données furent demandées, la liste ayant déjà été établie et figée en amont, avec trois familles de coléoptères (*Buprestidae*, *Cerambycidae* et *Cetoniidae*) pour 88 espèces (Luce, 1992). Outre la dominance de xylophages pionniers, que nous ne rangeons pas parmi les saproxylophages, et nombre d'espèces plus proches de l'homme que des milieux naturels (*Lampra festiva*, *Icosium tomentosum* ...), la logique de choix des taxons, non expliquée, est discutable ...

□ Liste des « coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts caducifoliées françaises en plaines et collines »

Nos premiers travaux entomologiques engagés en forêt de Grésigne en 1994 et 1995, nous avaient incité, seuls, à proposer une liste de coléoptères saproxyliques, pour compléter la liste des espèces mises en avant par Torossian (1974) afin de caractériser l'intérêt de la Grésigne auprès du gestionnaire. Conscients des limites de telles propositions, un nouveau travail fut engagé en 1997 au niveau national sur « les coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts feuillues de plaines et collines ». Dans le courant de l'année 1997, un projet de liste de coléoptères susceptibles d'être reconnus comme indicateurs de la qualité de telles forêts, ainsi qu'une proposition de quelques forêts de ce type, ont été soumis à une quarantaine de coléoptéristes, à titre d'experts. Les informations collectées qui furent très riches ont été synthétisées (Brustel, 1998a et b). De nouvelles données nous sont depuis parvenues, invitant à améliorer cette première version. C'est là l'objet du présent travail.

➤..... II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

« *C'est maintenant et chaque jour que se posent concrètement des problèmes d'organisation rationnelle des espaces. Pour une large part, l'action reste donc nécessairement empirique ; par conséquent, elle doit être prudemment menée* » (Blandin, 1986).

Sur un plan théorique, cet auteur évoque, tout comme Noss (1990), combien les résultats d'une recherche fondamentale et les expérimentations font défaut pour pouvoir passer sereinement à des diagnostics opérationnels des milieux, susceptibles d'engendrer des gestions adaptées et sûres pour répondre, par exemple, aux objectifs de conservation. D'autre part, il admet que l'établissement de diagnostics écologiques sur des approches empiriques est incontournable, compte tenu de certaines urgences, et que ces actions peuvent, en retour, permettre de mieux exprimer les besoins de recherche. L'empirisme n'est-il pas cependant à la base de toute démarche scientifique rigoureuse ? C'est dans cet esprit que nous avons construit ce travail. L'expérience d'un seul ou d'un petit groupe mobilisée pour une telle entreprise, quelle que soit l'expertise que l'on peut leur reconnaître, présente le risque de trop de subjectivité, d'oubli d'éléments essentiels ou, plus grave, une interprétation erronée de certains taxons ou de certains sites, quand les données manquent, ce qui est souvent le cas. Il est certain que l'expertise mobilisée sur les listes d'espèces protégées en France ou sur les coléoptères des annexes de la directive Habitat ne peut que nous conforter dans cette opinion. Harding et Alexander (1994), au sujet d'une entreprise comparable à ce travail ont fait un appel à la contribution « *of several of the most experienced entomologists in Britain* » (de plusieurs des entomologistes les plus expérimentés de Grande-Bretagne). C'est mieux, mais

probablement jamais assez. Les savoirs faunistiques sont le fruit d'une activité cumulative, les données biologiques ne prennent que peu de rides et les écrits de plus d'un siècle ou les observations sérieusement consignées de tous observateurs sérieux sont garantes de ce qui est su sur les espèces qui nous intéressent, à condition toutefois de trier un tant soit peu les sources. Dans le cadre de ce travail a été organisée une vaste consultation auprès de coléoptéristes pour enrichir notre approche bibliographique et déboucher sur les jeux de données de nos analyses.

II.1 - Les taxons concernés

II.1.1 - Les espèces rares en lien avec leur distribution géographique

☐ Les endémiques

Cette valeur biologique est capitale car elle pose localement des urgences de conservation et des responsabilités patrimoniales incontournables pour les gestionnaires qui ont sur leur territoire de tels taxons (Lhonoré et Brustel, 2000).

Avec des taxons plus largement répandus, le gestionnaire peut toujours argumenter que la bête en question peut, voire doit, être protégée ailleurs que chez lui. Noss (1990) insiste sur le fait que les taxons bioindicateurs doivent avoir une répartition supérieure, voire au moins égale à l'échelle d'application de la bioévaluation. Baser en effet une approche sur un endémique des Pyrénées permettra toujours de montrer que les Pyrénées sont plus intéressantes que les autres massifs montagneux où une telle espèce indicatrice a toujours été absente. Cependant, le taux d'endémisme devient une valeur d'évaluation très pertinente pour identifier les « points chauds » de la biodiversité, car elle insiste davantage sur une notion intégratrice à forte signification biogéographique que sur les taxons eux-mêmes, moins adaptés individuellement dans ce cas (Deharveng *et al.*, 2000).

Les communautés de coléoptères saproxyliques présentent, en différents points d'Europe, de grandes similitudes. Ainsi, les études menées dans des lieux biogéographiquement très différents (forêts boréales ou Carpates) ne sont pas entièrement « dépayantes » comparées à des travaux menés dans le sud-ouest de la France et les Pyrénées. Les coléoptères saproxyliques inventoriés dans un parc national italien en Toscane (Cecchi et Bartolozzi, 1997) comptent, contre toute attente, seulement 2,7 % d'endémiques et moins de 16 % d'espèces propres à la Méditerranée, contre plus de 80 % d'espèces plus largement répandues en Europe (dont 46,2 % réputées centre-européennes). Si les coléoptères saproxyliques présentent peu d'endémiques, même à l'échelle d'un pays, c'est une caractéristique majeure de la rareté qui ne leur est pas attribuable.

☐ Autres raretés de type biogéographique

Nombre d'auteurs focalisent leur approche de la rareté sur l'aire de répartition et la distribution biogéographique des populations ou individus d'une espèce (Drury, 1974 ; Disney, 1986 ; Eyre, 1994 ; Blandin, 1986, 1989 ...). Parler de distribution peut faire référence à différents cas de figures en fonction de l'échelle d'analyse. Par exemple, une espèce de quelques millimètres peut vivre isolément ou en populations grégaires ; ces populations sont liées à un habitat rarissime et petit comme un champignon ou au contraire abondant et aussi large qu'un grand chêne ; ces arbres sont eux-mêmes présents dans de nombreuses forêts ou au contraire disséminés dans quelques-unes d'entre-elles ; enfin, cette petite espèce peut avoir une aire géographique couvrant tout l'Ouest-paléarctique. Sur le maillage d'un territoire étudié, quelle que soit l'échelle, une approche classique consiste à mesurer le rapport entre le nombre de mailles occupées par une espèce et le nombre total de mailles définies pour le secteur d'étude (André, 1989 ; Blandin, 1986). Si en plus d'une couverture satisfaisante de l'échantillonnage, les données sont datées, cette méthode devient également très utile pour mesurer l'expansion ou la régression des espèces (voir par exemple le travail sur les *Apoidea* de Belgique : Rasmont *et al.*, 1993). Une expression quantifiée de la rareté biogéographique peut aussi donner lieu à des valeurs relatives ou des coefficients utiles pour comparer des espèces ou des sites (d'après Blandin, 1986) :

$$\text{Coef. de Rareté d'une espèce} = \frac{100 \times (\text{Nbre total de sites inventoriés} - \text{Nbre de sites où l'espèce est présente})}{\text{Nbre total de sites inventoriés}}$$

Ce qui permet par conséquent de mesurer l'intérêt d'un site par :

$$\text{Intérêt du site} = \text{Somme des raretés d'espèces du site} / \text{nombre des espèces du site.}$$

De tels indices de rareté constituent des approches objectives, mais il faut suffisamment de données sur le groupe retenu pour refléter la réelle distribution des espèces (Eyre, 1994) et donc caractériser réellement la rareté des différentes espèces et non illustrer le déficit de prospection, donc de données. En France, le Secrétariat Faune-Flore, au Muséum National d'Histoire Naturelle, coordonne depuis quelques années de telles gestions et présentations de données. Les travaux de Luce (1992), évoqués dans le chapitre précédent, ont abouti à une cartographie (Luce, 1996). Le choix non explicité et très restreint des espèces présentées et le déficit très visible des données enregistrées (sauf peut-être pour les cétoines) limite considérablement l'intérêt de ce travail. L'enregistrement des données disponibles (bibliographie, collections institutionnelles ou privées), n'existe pas en France pour les coléoptères saproxyliques et serait donc intéressant à mener.

Dans une approche qualitative sur les bases de la distribution des espèces saproxyliques, une caractérisation de la rareté peut être tentée. Cette présentation (Tableau IV) est en lien avec la définition de la rareté du début de ce travail (première partie : § II.3 2).

Tableau IV : **Composantes de la rareté liée à la répartition des coléoptères saproxyliques sur une zone d'étude.**

Niveau	Présence sur l'aire considérée	Abondance locale des populations	Localités connues de l'espèce
/	Non	/	/
1	Oui	Oui	En nombre
2	Oui	Non	En nombre
2	Oui	Oui	Peu nombreuses
3	Oui	Non	Peu nombreuses
4	Oui	Oui / Non	Très peu à unique

Le niveau « 4 » nous semble utile pour distinguer les espèces connues de moins de 5 localités confirmées ces 20 dernières années à l'échelle de la France ou dont les données sont localisées à un seul département. Il peut s'agir à l'extrême de ce que Paulian (1985) appelle des espèces « mythiques », c'est-à-dire des espèces qui n'ont pas été observées depuis au moins 20 ans, ce qui nous semble le cas pour *Bius thoracicus* (*Tenebrionidae*) qui ne semble pas avoir été revu depuis le siècle dernier en France. Ce niveau de rareté s'impose pour révéler des responsabilités patrimoniales des gestionnaires pour un unique taxon, comme ce peut être aussi le cas pour les quelques rares endémiques du cortège saproxylique. Notre réflexion générale reste cependant attachée à des cortèges d'espèces, une « liste d'espèces » comme insiste Speight (1997). Les niveaux de rareté ainsi présentés, indépendamment de notre lacune d'informations cartographiques, restent une interprétation de la rareté des espèces, souvent cryptiques, car cette appréciation mesure simultanément une réelle rareté, un niveau de connaissance de l'espèce et une difficulté d'observation des espèces par les entomologistes. Certaines sont parfois « introuvables » alors que la connaissance des traits de vie que l'on peut en avoir laisse supposer qu'elles pourraient être largement répandues. Marquet (1873) était convaincu qu'« *il n'existe pas d'insectes rares, la seule difficulté consiste à les rencontrer au moment favorable* ». Cette réalité nous oblige à associer à ces niveaux de rareté, biaisés par la difficulté d'observation (Adamus et Clough, 1978), une appréciation liée à ce facteur. La valeur patrimoniale liée à la rareté biogéographique sera nommée « **Ip** » (pour Indice patrimonial) dans la suite du document. Notre échelle de cotation se présente de la manière suivante (Encart 2).

Encart 2 : Traduction en 5 classes du niveau de rareté des coléoptères saproxyliques en France, nommé « Ip ».

Ip = indice situant le niveau de rareté chorologique des espèces comme une appréciation de leur valeur patrimoniale.

- “/” pour les espèces probablement absentes de la zone considérée
- “1” pour les espèces communes et largement distribuées (faciles à observer).
- “2” pour les espèces peu abondantes mais largement distribuées, ou, localisées mais éventuellement abondantes (difficiles à observer).
- “3” pour les espèces jamais abondantes et localisées (demandant en général des efforts d’échantillonnage spécifiques).
- “4” pour quelques espèces très rares, connues de moins de 5 localités actuelles ou contenues dans un seul département en France.

II.1.2 - Les espèces exigeantes au niveau écologique

Dans la partie précédente, la présentation de l’écologie des coléoptères saproxyliques s’attache à montrer des contrastes au niveau des traits de vie des espèces. Ces niveaux d’exigences sont liés à trois éléments majeurs.

La rareté du matériau dans les milieux boisés : les gros bois étant plus rares que les petits diamètres, et certaines essences dites secondaires, au moins en forêts, sont plus rares que les essences dites « objectifs » pour la production forestière ou « dominantes » dans une dynamique climacique des peuplements.

Le niveau de dégradation du matériau bois (voir Annexe 2) : Les bois cariés étant souvent plus rares que les bois fraîchement morts en raison du toilettage et des exigences de propreté des chantiers après exploitation dans nombre de forêts.

La position sur le réseau trophique : l’occurrence d’un xylophage dépend seulement du bois, mais l’occurrence d’un prédateur ou d’un mycétophage dépend en plus d’une espèce en interface avec la dégradation du bois (proie ou champignon hôte).

Cette approche permet de dresser un bilan illustré de cette rareté, liée aux exigences larvaires et qui aboutit à différentes formes de sténoécies (Tableau V).

L’estimation de la sténoécie est étroitement liée à la connaissance de la biologie des espèces. Cette connaissance est bien plus souvent le fait d’observations *in situ* que d’études fines focalisées sur des espèces, au moyen d’élevages par exemple. Ainsi, plus de choses sont connues sur le lieu où un insecte peut être trouvé que sur son régime alimentaire pour lequel les suppositions dominent dans la littérature. La sténoécie des espèces est cependant le lien le plus étroit que l’on puisse établir entre elles et le processus de saproxylation. Les stratégies les plus rares d’exploitation du matériau sont une illustration de la complexité des réseaux trophiques et du recyclage de la matière.

Tableau V : Classement des niveaux d'exigence de différents coléoptères saproxyliques vis-à-vis de leur habitat larvaire.

niveau	Rareté des types de bois (volumes, essences)	Niveau de dégradation du matériau	Organisme en interface avec le bois	Exemples
0	/	/	/	Organismes non-saproxyliques
1	non	frais	non	<i>Poecilium alni</i> , <i>Cerambycidae</i> xylophage des branches de chênes
	non	moyen	non	<i>Melasis buprestoides</i> , <i>Eucnemidae</i> sur petits bois "évolués" de feuillus
2	non	carié	non	<i>Xanthochroa carniolica</i> , <i>Oedemeridae</i> saproxylophage (essences très variées)
	non	carié	oui	<i>Tillus elongatus</i> , <i>Cleridae</i> prédateur polyphage de xylophiles secondaires
	non	frais	oui	<i>Colydium elongatum</i> , <i>Colydiidae</i> prédateur de petits xylophages (bois divers)
	oui	frais	non	<i>Saperda octopunctata</i> , <i>Cerambycidae</i> xylophage sur Tilleul
	oui	moyen	non	<i>Oplosia cinerea</i> , <i>Cerambycidae</i> xylophage surtout sur Tilleul
3	non	moyen	oui	<i>Bolitophagus</i> spp., <i>Tenebrionidae</i> mycétophages des polypores
	oui	carié	non	<i>Osmoderma eremita</i> , <i>Cetoniidae</i> en grandes cavités de feuillus
	oui	carié	oui	<i>Brachygonus</i> spp., <i>Elateridae</i> prédateurs en cavités
	oui	frais	oui	<i>Dermestoides sanguinicollis</i> , <i>Cleridae</i> prédateur de grosses proies sur gros feuillus
	oui	moyen	oui	<i>Mycetoma suturale</i> , <i>Melandryidae</i> mycétophage (<i>Lasiochlaena</i> spp. sur gros bois)

Cette appréciation de la sténoécie sera nommée « **If** » pour « indice en lien avec le fonctionnement de la saproxylation », et peut être littéralement déclinée comme suit (Encart 3).

Encart 3 : Traduction en 4 classes du niveau de sténoécie des coléoptères saproxyliques en France, nommé « If ».

If = indice situant le niveau d'exigence biologique des coléoptères saproxyliques (habitat larvaire) :

- "0" pour les espèces non saproxyliques.
- "1" pour les espèces pionnières dans la dégradation du bois, et/ou peu exigeantes en terme d'habitat.
- "2" pour les espèces exigeantes en terme d'habitat : liées aux gros bois, à des essences peu abondantes, demandant une modification particulière et préalable du matériau par d'autres organismes et/ou prédatrices peu spécialisées.
- "3" pour les espèces très exigeantes dépendantes le plus souvent des espèces précédentes (prédateurs de proies exclusives ou d'espèces elles-mêmes exigeantes) ou d'habitats étroits et rares (champignons lignicoles, cavités, très gros bois en fin de dégradation, gros bois d'essences rares ...)

II.1.3 - Autres attributs des espèces bioindicatrices

Quels que soient les usages qui en sont faits, les bioindicateurs méritent une caractérisation la plus fine possible qui, selon Eyre (1994), doit rendre compte du niveau de maîtrise de la connaissance des espèces sur les registres de la taxonomie, de l'écologie et des possibilités d'échantillonnage et de détermination. Castella et Speight (1996) qualifient les traits de vie des *Syrphidae* par 9 « variables » déclinés en 45 « catégories », et distinguent les milieux fréquentés suivant 3 niveaux en 5 « catégories » génériques

déclinées en 23 « sous-catégories », qualifiées par 1 à 11 valeurs chacune. Plus modestement que sur cette source d'inspiration, nous avons instruit différentes rubriques qui nous ont servi à mesurer notre niveau de connaissance sur les espèces et pour pouvoir en choisir certaines. Les critères retenus *in fine* sont :

- ✓ les grands types de milieux où l'espèce a déjà pu être rencontrée ;
- ✓ les essences d'arbres accueillant leurs habitats ;
- ✓ l'habitat, siège du développement larvaire ;
- ✓ le régime alimentaire des larves ;
- ✓ la caractérisation de la rareté biogéographique et de la sténocécie telles que nous venons de les présenter (Encarts 2 et 3) ;
- ✓ la phénologie des adultes ;
- ✓ la facilité d'identification des espèces ;
- ✓ les méthodes et techniques les plus adaptées à l'observation des adultes.

Pour chaque espèce les informations portent sur le développement larvaire (habitat et régime des larves) et sur les adultes (en lien avec les méthodes d'échantillonnage et la faisabilité de détermination). Outre la rareté, la sélection des espèces dans les travaux de Speight (1989), de Good et Speight (1996) et de quelques contributions plus générales (Blandin, 1986 ; Eyre, 1994) intègre toujours des recommandations liées à la représentativité par rapport à l'objet du travail ou à la faisabilité. Il faut donc veiller à une grande diversité des traits de vie par rapport au processus de saproxylation ou aux essences et milieux représentés en France. De même, à intérêt (rareté) et représentativité (rôle et position dans le processus de saproxylation) comparables, il convient de privilégier les taxons dont la détermination est plus aisée. Toutes les espèces intégrées dans la liste ont été confrontées à l'ensemble de ces critères avec une « **rareté minimale** » comme premier critère de choix ($I_f + I_p \geq 3$).

II.2 - Les milieux boisés évalués

II.2.1 - Les types de milieux

L'objectif est de reconnaître les forêts ou zones boisées de qualité, quels que soient leur type. En raison des contraintes dans la rigueur de la définition des sites, la taille des espaces concernés peut être très variable. La délimitation des milieux constitue un problème épineux en amont de la consultation. Comme le suggère Blandin (1986), ce sont autant des délimitations administratives, car liées à une politique de gestion, que des unités écologiques qui doivent nous conduire à la définition du réseau des sites boisés de qualité. Les sites boisés en France sont tous différents. Ils peuvent cependant avoir en commun d'être (Ministère de l'Agriculture, 2000 ; Rameau *et al.*, 2000) :

- ✓ des forêts ou de simples paysages arborés ;
- ✓ à peuplements dominés par les feuillus, par les résineux ou mixtes ;
- ✓ sous influence bioclimatique plutôt méditerranéenne, atlantique ou continentale ;
- ✓ à une latitude particulière ;
- ✓ en plaines et collines ou en montagne ;
- ✓ en situation ripicole ou non.

Dans les forêts françaises (Ministère de l'Agriculture, 2000), les feuillus dominent (63,7 %) par rapport aux résineux. Les forêts sont surtout en plaines et collines (90,9 %) plutôt qu'en montagne. Les surfaces arborées sont davantage des forêts (81,7 %), en croissance, que d'autres types de milieux, en déclin (landes, bosquets < 4 ha, haies, arbres épars ...). Le taux de boisement varie énormément à l'avantage des montagnes plutôt qu'en plaines et collines, et suivant un axe allant du Sud-est au Nord-ouest du pays. Ces éléments qui avalisent la **priorité donnée aux forêts feuillues de plaines et collines** (Brustel, 1998a, 1998b), ne doivent cependant pas nous désintéresser des **forêts mixtes et résineuses de montagne** qui constituent un ensemble important et de certains milieux arborés marginaux qui ne doivent pas être oubliés en raison de leur valeur biologique singulière.

II.2.2 - L'évaluation des sites

□ Modulation des valeurs sur les espèces en fonction de la position des forêts

Il sera admis que les coléoptères saproxyliques ont des exigences écologiques suffisamment homogènes sur l'ensemble du territoire pour que l'indice « If » soit identique partout pour une espèce donnée. Ceci n'est par contre pas le cas pour l'indice « Ip ». Au sein du territoire français, les valeurs de cet indice évoluent dès que l'on restreint la définition à un département ou une région particulière. Ceci n'empêche pas d'appliquer cet indice globalement, mais une espèce qui mériterait d'être cotée « Ip = 3 » en un lieu et « Ip = 1 » dans un autre devrait apparaître avec une valeur moyenne à l'échelle de la France (Ip = 2 ?). Une modulation de cet indice a été apportée dans un travail préliminaire (Brustel, 1998b) en subdivisant les zones situées au nord et les zones méridionales du pays : «**Ipn**» pour le nord du territoire et «**Ips**» pour le sud. Pour plus de pertinence, la séparation correspondant à une ligne **Lyon / La Rochelle pour les forêts de plaines et collines** et a été inclinée **Nice / Bordeaux pour les montagnes** afin de marquer la différence entre Pyrénées et Alpes, particulièrement perceptible au niveau de la présence / absence de certaines espèces. (Le premier critère de choix des espèces a donc naturellement évolué vers : **If + Ipn ≥ 3 ou If + Ips ≥ 3**).

□ Exemples de cotations d'espèces pour l'évaluation

Franc (1992), au sujet des 106 coléoptères myrmécophiles slovaques, utilise des échelles de valeur sur 2 à 5 niveaux pour 11 catégories de critères en lien avec la sensibilité de son matériel. Les scores (par additions des valeurs) lui permettent, sur une échelle allant de 0 à 50, de dresser une typologie en 5 niveaux de vulnérabilité pour ces espèces (0-10 ; 11-20 ; 21-30 ...). L'intérêt d'une telle démarche, ici appliquée aux espèces et non à des sites, est d'utiliser une échelle de cotation suffisamment détaillée pour obtenir une amplitude qui permette de contraster les valeurs entre espèces et de les classer. Cette conception suppose cependant que les critères soient d'une pertinence homogène pour que les compensations entre critères puissent être valables. Ainsi sur deux registres différents, aire de l'espèce (axe x) et occurrence sur le territoire étudié (axe y), une espèce cosmopolite (valeur 0 sur l'axe x) connue d'une seule localité (valeur 5 sur l'axe y) serait aussi « intéressante » qu'un endémique (valeur 5 sur l'axe x) commune sur tout le territoire étudié (valeur 0 sur l'axe y). Ce cas de figure n'existe pas sur le matériel évalué par cet auteur et aucun myrmécophile slovaque ne se retrouve dans la classe 0-10 (« *adaptable, little vulnerable* »).

De telles cotations ne sont possibles que si les attributs des espèces sont suffisamment détaillés. Une cotation n'est sans doute pas possible pour tous les critères que nous avons choisis. Lott (1999) décline en particulier une série d'échelles de valeur en distinguant les types de traits de vie des espèces (sous-corticales, des bois cariés ...), ce qui lui permet de donner des richesses spécifiques suivant chacun de ces types, et surtout d'établir des « scores » partiels en additionnant les valeurs des espèces en fonction des types de traits de vie : « *Wood decay Quality Index* », « *Bark Quality Index* », « *Heartrot Quality Index* » ... La base de ce travail correspond à l'utilisation de l'« *index of ecological continuity* » (IEC) établi en Grande Bretagne dans les années 1980 et repris par Harding et Alexander (1994) et du « *Saproxylic Quality Index* » (SQI) de Fowles (1997) et Fowles *et al.* (1999). Pour le « IEC », le vocabulaire est différent, mais il s'agit simplement d'une traduction de la rareté biogéographique (« Ip » dans notre cas) de 195 espèces rangées en trois groupes cotés de 1 à 3. L'addition de ces valeurs, pour les espèces présentes dans une forêt, donne une valeur globale qui illustre l'état de conservation du site. Pour le « SQI », la liste des espèces a été élargie et chaque espèce est affectée dans une des 7 classes établies sur des critères amalgamés de rareté et de menaces (statuts nationaux pour la conservation des espèces). Chaque classe est affectée d'une valeur (1, 2, 4, 8, 16, 24, 32), suivant une modification d'une série géométrique suggérée par Eyre et Rushton (1989) (1, 2, 4, 8, 16, 32, 64). Les inventaires des forêts sont pondérés par ces scores de rareté et ces pondérations sont ensuite sommées pour les espèces « valant » 2 ou plus pour obtenir le « *Saproxylic Quality Score* » (SQS) des forêts (Fowles, 1997). Le « SQI » des forêts, qui littéralement suggère une qualité des habitats liés aux bois morts (sans doute à traduire par diversité, quantité et continuité des habitats des organismes saproxyliques dans les forêts), s'obtient en divisant le SQS multiplié par 100, par la richesse spécifique des coléoptères inventoriés (*ibid.*).

□ Cotations retenues pour l'évaluation des sites

Nous avons choisi de coter seulement les deux composantes liées à la rareté (« Ip » et « If »). Les valeurs attribuées aux espèces, telles que présentées dans l'Encart 2 (Ip = 1, 2, 3 ou 4) et l'Encart 3 (If = 0, 1, 2, ou 3), ne seront pas contrastées par des coefficients de pondérations. Il nous semble certes intéressant de contraster ces valeurs mais une pondération contraste aussi les erreurs d'appréciation que l'on peut avoir sur certaines espèces qui sont aujourd'hui surévaluées par des défauts de connaissance plutôt que par une réelle rareté. L'appréciation générale des forêts ou d'inventaires plus ponctuels pourra ensuite être tentée par l'addition des contributions relatives aux espèces présentes, sur les deux axes Ip et If. Une autre forme d'appréciation d'un inventaire peut aussi être la représentation de chacune des classes (Ip 1, 2, 3 ou 4 ; If 1, 2, ou 3), en fonction de leurs propres effectifs (nombre d'espèces de chaque classe).

II.3 -Démarche

Les points clés de notre démarche s'articulent autour de la construction de tableaux « coléoptères saproxyliques x critères », et « forêts x espèces », puis d'un travail de discussion des choix, de proposition et d'enrichissement des valeurs des documents, avec d'autres entomologistes.

II.3.1 - Préparation de la consultation

Les différentes listes existantes à l'échelle de l'Europe que nous avons citées, en particulier la première version, partielle, de ce travail (Brustel, 1998a, 1998b) ont servi de point de départ dans les choix et la préparation des documents soumis aux collègues entomologistes.

□ Analyse des sources bibliographiques

En parallèle à l'élaboration des critères sur les espèces, une recherche bibliographique a été entreprise pour collecter les informations disponibles sur la biologie et la répartition des coléoptères saproxyliques français. Nous avons privilégié par la suite les informations les plus récentes et directement liées à des observations personnelles in situ des contributeurs. Ceux-ci ont également œuvré dans l'enrichissement bibliographique. L'ensemble des références utilisées est ci-après détaillé (Encart 4).

Encart 4 : Sources bibliographiques mobilisées pour construire et enrichir la liste des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts françaises

Aberlenc, 1987 ; Allemand, 1986, 1995 ; Allemand et Aberlenc, 1991 ; Allemand *et al.*, 1999 ; Bachelard, 1999 ; Balazuc, 1984 ; Baraud, 1993 ; Baraud et Moretto, 1986 ; Barthe, 1928 ; Bense, 1995 ; Betis, 1908 ; Binon *et al.*, 2000 ; Bizouard, 1993 ; Bonneau, 1984 ; Bourdonné et Vincent, 1981 ; Bourgoïn, 1983 ; Bouyon, 1999a, 1999b ; Bouyon *et al.*, 1999 ; Brustel et Clary, 2000 ; Brustel *et al.*, 2001 ; Brustel et Van Meer, 1999 ; Callot, 1994, 1995, 1998, 1999, 2001 ; Callot et Schott, 1991 ; Cantonnet *et al.*, 1997 ; Chassain, 1992a, 1992b ; Chassain et Van Meer, 2000 ; Cleu, 1950 ; Coache et Gompel, 1995 ; Cocquemot, 1982 ; Condrillier, 1951 ; Dajoz, 1948, 1965, Dajoz, 1971, 1977, 1985, 1990, 1998 ; Dauguet, 1993, 2000 ; Delherm de Larcenne, 1877 ; Delpy et Burle, 1992 ; Dendaletche, 1973 ; Denosmaison et Vernier, 1989 ; Dupuis, 1946 ; Falcoz, 1926-1930 ; Franc, 1992 ; Freeman, 1998 ; Freeman et Van Meer, 2000 ; Frieser, 1981 ; Galibert, 1932 ; Gangloff, 1991 ; Gaudin *et al.*, 1999 ; Gavoy, 1897-1905 ; Gobert, 1873-1880 ; Good et Speight, 1996 ; Hoffmann, 1945, 1954 ; Houlibert et Barthe, 1935 ; Iablokoff, 1943, 1951 ; Kolibac, 1996 ; Laibner, 2000 ; Leblanc, 1992, 1994 ; Lefebvre, 1995 ; Lemesle, 1993 ; Leseigneur, 1961, 1972, 1978, 1998 ; Lesne, 1901 ; Liskenne et Moncoutier, 1991 ; Luce, 1992 ; Lucht et Chassain, 1998 ; Machard et Machard, 1994 ; Matter, 1998 ; Méquignon, 1905 ; Moncoutier, 1993, 1995 ; Moragues et Ponel, 1984 ; Mosconi, 1992 ; Muona, 1987 ; Nicolas et Baraud, 1964 ; Noblecourt *et al.*, 1995 ; Paulian et Baraud, 1982 ; Perrier et De Manuel, 1855 ; Rabil, 1992, 1995 ; Renaudié, 1995 ; Richoux *et al.*, 1986 ; Roge, 1992 ; Ruter, 1967 ; de Saint-Albin, 1963 ; Sainte-Claire-Deville, 1914, 1920, 1926, 1935-1937 ; Schaefer, 1949, 1955, 1961, 1968, 1971, 1972, 1974, 1983 ; Schaefer et Moreau, 1960 ; Secq et Secq, 1990, 1991 ; Simon, 1952 ; Speight, 1989 ; Sudre, 1998 ; Sudre *et al.*, 1999 ; Taupin, 1995a, 1995b ; Thébault, 1953 ; Van Meer, 1999 ; Verdier *et al.*, 1949 ; Villiers, 1963, 1978 ; Vincent, 1982 ; Zagatti *et al.*, 2001

□ Documents de travail

En dehors des légendes, des références bibliographiques et des éléments de réflexion qui ont été soumis à la discussion des collègues, le cœur du travail s'articule autour de trois documents principaux :

- √ Un tableau établissant et caractérisant la liste des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts qui doit évoluer par des propositions justifiées d'ajouts ou de retraits d'espèces et au niveau de la richesse des informations caractérisant les espèces.
- √ Un tableau croisant une partie des espèces choisies, variées au niveau des familles et des traits de vie, et une série de forêts ou massifs dominés par les feuillus et situés en plaines ou à l'étage collinéen. Il s'agit d'une version actualisée de notre travail de 1997 (Brustel, 1998a, 1998b).
- √ Un tableau croisant une autre partie des espèces choisies et un ensemble de contextes de forêts d'altitude (+/- 1000 m et plus, suivant la latitude) dominées par la hêtraie-sapinière et les résineux. Les massifs pris comme référence sont d'étendues bien supérieures aux forêts citées en plaine, car les contournements forestiers de montagne sont plus largement connectés.

La part des taxons non utilisés dans les tableaux d'identification des forêts (« feuillus de plaines et collines » ou « forêts mixtes de montagne ») sont des espèces remarquables liées à des contextes boisés variés, éventuellement à ces deux types, mais pour lesquels nous manquons de données. Certaines espèces sont liées à des types forestiers particuliers comme, par exemple, les pinèdes de plaines et collines, les zones arborées composées d'essences d'accompagnement (ou secondaires) qui peuvent parfois ne pas se maintenir dans des peuplements forestiers matures en raison de leur besoin de lumière, de leur caractère pionnier et/ou leur modeste développement, et enfin les ripisylves... Ces milieux n'ont pas fait l'objet de tableaux car il s'agit d'exemples souvent très localisés et difficiles à comparer à cette échelle de travail. Les exemples des sites concernés, illustrés par quelques localités entomologiques remarquables citées dans la littérature « coléoptérologique » ont néanmoins été repérés et listés à part.

Pour le choix des exemples de forêts, ce sont les plus riches en espèces qui ont été retenus (voir § III.1 3). La majorité des données de présence est liée à des captures « récentes » (après 1950). Cependant, certaines sont parfois très anciennes quand la condition des observations a été jugée encore possible aujourd'hui, comme par exemple *Bius thoracicus* observé anciennement dans le Marcadau (Hautes-Pyrénées) dans une localité qui n'a pas subi de changements majeurs. Certaines **données imprécises mais réalisées dans les proches limites des territoires instruits** ont aussi été mentionnées, différemment : « ? » ; les **données certaines et précises** étant notées : « X » (et pour un cas unique d'introduction récente d'espèce dans un site : « ! »).

II.3.1 - L'échantillon

Comme nous l'avons signalé, nous avons souhaité une participation la plus large possible des coléoptéristes français. Les documents de travail ont été envoyés à 77 collègues (76 résidant en France), à titre d'experts. L'échantillon, composé dans sa quasi-totalité d'amateurs, peut être caractérisé par les traits typologiques suivants (présenté ci-après : Figure 4) :

67,5 % de l'échantillon sont des « connaissances » (collègues coléoptéristes avec qui nous avons des relations de travail et d'échanges d'informations).

23,4 % nous ont été « recommandés » par les premiers, en raison de leur intérêt pour ces thématiques de travail.

90,9 % de ces coléoptéristes sont « auteurs » (ayant publié récemment ou régulièrement sur la conservation ou la faunistique des coléoptères français).

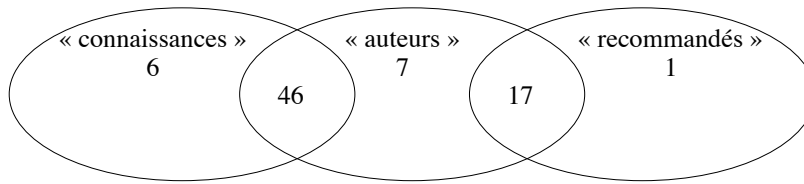


Figure 4 : Typologie de l'échantillon des 77 entomologistes sollicités pour l'enrichissement et la validation du travail.

La répartition de l'échantillon à l'échelle du territoire français constitue une autre préoccupation ayant précédé les envois. La connaissance de chacun est en effet supposée meilleure pour les territoires de sa région. A la lecture de la Figure 5, nous estimons que l'échantillon choisi couvre harmonieusement le territoire.

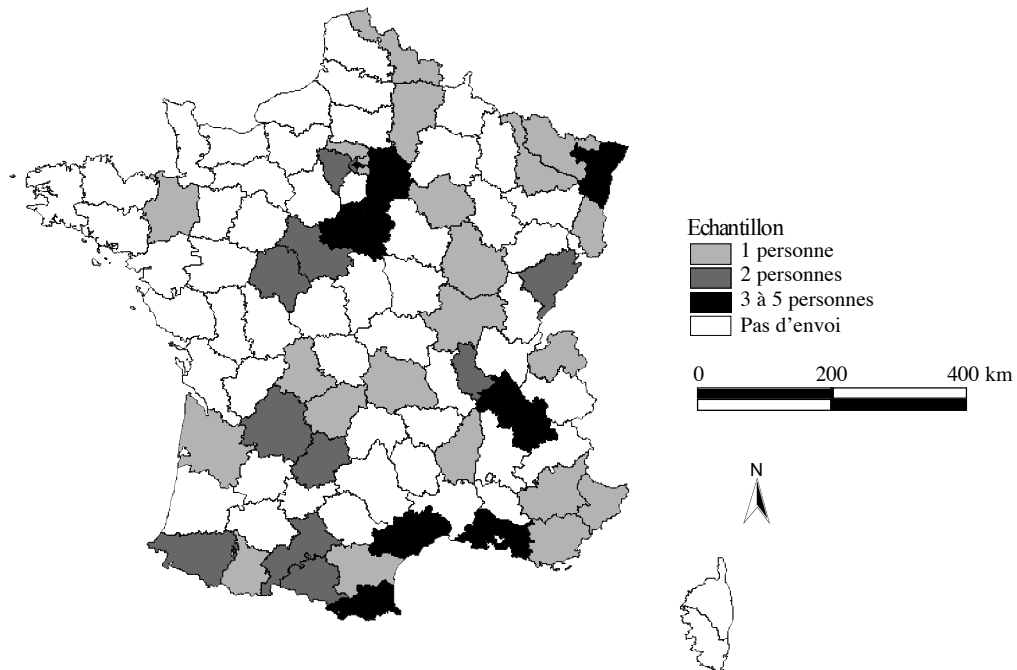


Figure 5 : Localisation nationale des 76 entomologistes sollicités pour l'enrichissement et la validation du travail.

II.3.3 - La consultation

La consultation de l'échantillon a été réalisée en deux temps. Tout d'abord, une phase de présentation du travail et de sollicitation d'éléments aptes à remettre en cause les choix pré-établis ou à les compléter sera dite « phase d'enrichissement ». Une fois les propositions analysées et éventuellement intégrées (données filtrées autant que possible), une deuxième consultation, auprès des mêmes personnes, avait pour objectif principal de valider le travail.

☐ L'enrichissement

Lors du premier appel (le 5/07/2000), les documents envoyés comprenaient :

- √ une lettre de présentation du cadre, des objectifs, de la méthode et des questions posées pour ce travail (extrait en Annexe 3), ainsi que quelques lignes pour guider le choix des espèces ;

- ✓ des listes d'espèces présentées dans des tableaux (espèces en lignes et caractéristiques en colonnes) et adaptées aux forêts feuillues de plaines et collines, aux forêts de montagne ou à différents types de milieux boisés (sous le nom de « listes complémentaires ») ;
- ✓ les deux tableaux croisant des espèces aux sites de type « feuillus de plaines et collines » et « montagne » ;
- ✓ l'ensemble des légendes aptes à définir les valeurs des tableaux ;
- ✓ la bibliographie utilisée pour construire les documents de travail.

En fonction des spécialités de chacun, les informations étaient attendues sur tout ou parties des documents de travail joints, à plusieurs niveaux :

- ✓ le choix des espèces (lignes des tableaux) ;
- ✓ la liste des sites sélectionnés ou les caractéristiques des espèces (colonnes des tableaux) ;
- ✓ l'enrichissement de l'inventaire des informations (données de présence dans les tableaux « espèces x forêts » ou caractéristiques des espèces) ;
- ✓ toutes informations complémentaires relatives à la clarté, à la rigueur ou à l'usage de tels documents (références bibliographiques, reformulation des légendes, avis personnels et commentaires ...).

Nous avons intégré, « par accumulation », les espèces répondant aux critères de choix jusqu'à 300 espèces, ensuite, les nouvelles propositions ont été rejetées ou ont remplacé des taxons préalablement retenus (mais qui étaient moins adaptés). Dans les finitions, **nous avons privilégié une représentativité écologique** (i.e. traits de vie différents) **à une représentativité taxinomique des coléoptères** (i.e. nombre limité de familles).

□ La validation

Après synthèse des informations collectées, les nouveaux documents ont été expédiés à l'ensemble des entomologistes de l'échantillon (le 27/11/2000). Les tableaux, redimensionnés par ajouts et retraits d'espèces ou précisions sur les différentes données sur les espèces et les sites, sont restés dans une forme comparable aux premiers documents, sauf pour les espèces et leurs caractéristiques qui figurent actuellement sur un seul tableau. Les informations et commentaires étaient attendus de manière aussi synthétique que possible sur une simple fiche jointe aux documents (Annexe 3).

Aucune nouvelle famille n'a été intégrée à la dernière synthèse, et les espèces d'une des familles proposées à l'occasion des premières propositions (*Curculionidae*) ont été remplacées par des espèces des familles déjà retenues et répondant davantage aux critères de représentativité et de faisabilité énoncés.

II.3.4 - Gestion et traitement des données

L'ensemble des informations recueillies a été directement intégré sur les documents sources (tableaux sur tableur *Excel*TM et textes sous traitement de texte). En parallèle avec l'intégration des données faunistiques, des critères sur les espèces et des corrections de formes (sur l'un ou l'autre des documents de base), d'autres données caractérisant les différentes contributions ont été enregistrées (types, nombre de propositions retenues ou écartées ...).

Les analyses statistiques élémentaires et les mises en forme des données ont directement été réalisés sous tableur *Excel*TM, qu'il s'agisse de visuels synthétiques sur quelques données descriptives ou de calculs de certaines valeurs (corrélations par exemple). Les significations de ces analyses ont été déterminées au moyen des tables données par Snedecor et Cochran (1980).

Les analyses multivariées (analyses en composantes principales ou classifications hiérarchiques) ont été réalisées sous *SPSS*TM (vers. 9.0). Les cartes de données spatialisées ont été élaborées au moyen d'*Arcview*TM sur fond numérique de l'Institut Géographique National (IGN).

➤..... III - RÉSULTATS

Le premier niveau de résultats, de nature descriptive, correspond à la liste des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts, et d'une liste illustrée des forêts ou massifs de qualité. Ces résultats sont présentés en grande partie dans des tableaux. En préalable à cette présentation, nous jugeons utile d'analyser la nature des contributions. Cette étape a pour objet de donner des garanties sur la rigueur de la démarche originale qui a été suivie.

Dans un deuxième temps, de nouvelles analyses portent sur quelques questions posées à la lecture des résultats obtenus par la consultation. Cette réflexion est axée :

sur les relations entre la localisation des forêts identifiées et d'éventuels biais, ou au contraire des facteurs explicatifs ;

sur les relations entre notre mesure de la qualité, la nature des milieux et la biodiversité globale des forêts étudiées ;

sur les traits typologiques des niveaux de qualité et de connaissance des forêts mises en évidence.

III.1 - Résultats obtenus par consultation des entomologistes

III.1.1 - Nature des contributions

☐ Acceptabilité du travail et taux de retour

Notre première préoccupation était de vérifier que l'idée générale d'un tel travail trouve un écho favorable auprès du plus grand nombre. La garantie d'une richesse d'informations en dépend ainsi que les perspectives d'utilisation.

Le taux de retour s'établit à 79,2 % ce qui correspond à 59 retours positifs et 3 négatifs sur l'ensemble des deux phases de la consultation (77 envois). Dans le détail, les réponses sur l'ensemble de la consultation s'établissent comme présenté ci-après (Figure 6).

Nous avons enregistré une grande quantité d'informations recueillies sous formes de documents annotés ou de feuilles manuscrites (12 cm d'épaisseur, soit quelques centaines de pages, pour les documents sources, hors bibliographie, ayant servi à l'ensemble de ces synthèses). Une forme d'encouragement à notre démarche a été le retour systématique des personnes ayant la double qualité d'entomologistes et de forestiers ou des entomologistes ayant l'habitude de défendre la cause de la conservation auprès de divers gestionnaires. Nous saluons ici la mobilisation de ces collègues que nous devons remercier vivement (Encart 5).

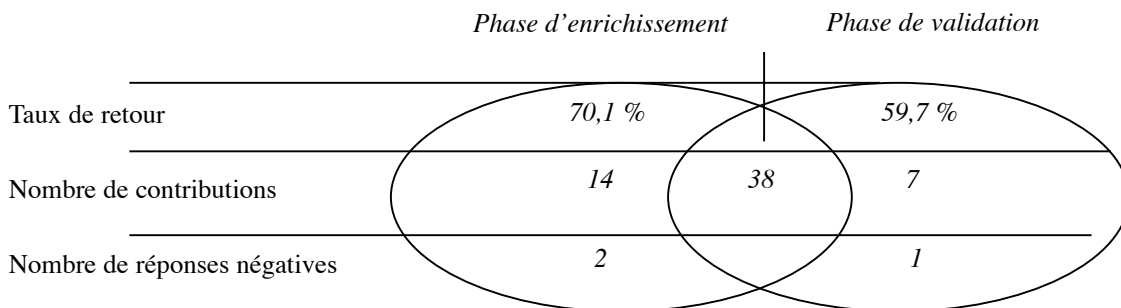


Figure 6 : Taux de retour et nombre de contributions lors de la consultation.

Encart 5 : Contributeurs (et département d'origine) à la liste des espèces de coléoptères saproxyliques bioindicateurs des forêts françaises de qualité et à la liste de telles forêts.

ALLEMAND, R., (69) ; ARTERO, A., (25) ; AUVRAY, C., (41) ; BACHELARD, P., (63) ; BARBALAT, S., (Ch) ; BELIN, D., (77) ; BERGER, P., (38) ; BINON, M., (45) ; BOUGET, C., (45) ; BOUYON, H., (92) ; BRUNEAU DE MIRE, P., (77) ; BRUSTEL, H., (31) ; BURLE, F., (46) ; CALLOT, H., (67) ; CASSET, L., (77) ; CHABROL, L., (87) ; CHAMPANHET, J.-M., (07) ; CHASSAIN, J., (77) ; COACHE, A., (04) ; COCQUEMPOT, C., (34) ; DAUGUET, P., (75) ; De LACLOS, E., (21) ; DEVECIS, J., (19) ; DUPONT, P., (38) ; FREEMAN, J.-C., (64) ; GANGLOFF, L., (67) ; HOLLIGER, B., (09) ; KOMEZA, N., (94) ; LEBLANC, P., (10) ; LEMESLE, B., (37) ; LESEIGNEUR, L., (38) ; LISKENNE, G., (75) ; MACHARD, P., (41) ; MATT, F., (57) ; MAZABREY, D., (24) ; MINETTI, R., (13) ; MONCOUTIER, B., (78) ; MONTREUIL, O., (92) ; MORAGUES, G., (13) ; MORETTO, P., (83) ; NAGELEISEN, L.-M. (54) ; NEID, J., (95) ; NICOLAS, J.-L., (38) ; NOBLECOURT, T., (11) ; PELLEGRIN, D., (13) ; PONEL, P., (13) ; RANVAZE, J.-P., (68) ; RENAUDIE, P., (66) ; RICHOUX, P., (69) ; ROBERT, J.-Y., (25) ; ROGE, J., (31) ; SECCHI, F., (45) ; SECQ, M., (24) ; SOLDATI, F., (66) ; STEPHANI, P., (59) ; SUDRE, J., (74) ; VAN MEER, C., (64) ; VINCENT, R., (71) ; ZAGATTI, P., (78).

Le temps que chaque contributeur a pu passer, sur son temps libre, ainsi que la participation du plus grand nombre, dénotent une grande motivation. Notre première interprétation est que ce travail était attendu et que les entomologistes amateurs sont sensibles à la condition du matériel qu'ils étudient et au devenir des sites qui restent encore dans un état correct de conservation.

□ La phase d'enrichissement

Si les retours ont été importants, les propositions furent de natures diverses : données biologiques ou biogéographiques, forêts nouvelles, nomenclature... La synthèse a été difficile en raison de propositions contradictoires (réduire ou augmenter le nombre des espèces ou des forêts, mettre plus d'espèces communes ou seulement des très rares ...) ou s'écartant des objectifs du travail dans quelques cas. Cette observation a justifié une ré-expression des objectifs du travail lors du deuxième envoi et a surtout nécessité des arbitrages au niveau des propositions qui n'ont pas toutes été suivies (cf. Figure 7 : les propositions de nouvelles espèces ou les suppressions et repositionnements dans les tableaux suivis ou non). Au sujet des forêts, celles qui ont été proposées avec un niveau suffisant d'inventaire ont été intégrées dans les tableaux. Celles qui ont été avancées avec trop peu d'espèces ou qui ne correspondaient pas aux types traités dans les deux tableaux seront évoquées à part.

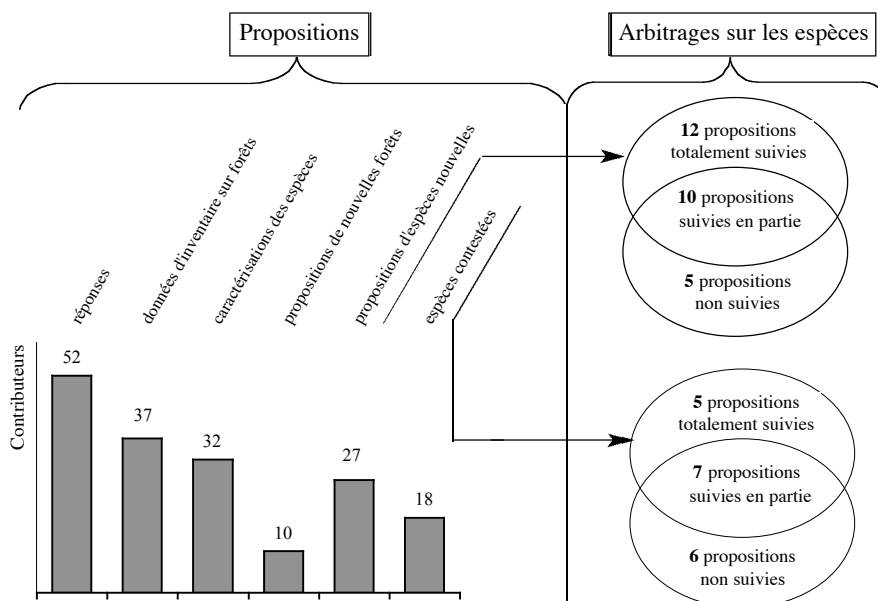


Figure 7 : Nature des propositions et niveau d'arbitrage suite à la phase d'enrichissement (en nombre de contributeurs concernés).

□ **La phase de validation**

A ce stade, le travail s'est encore enrichi de nouvelles données sur les forêts ou les espèces ayant émergé lors de la première phase. De nouvelles espèces ont également été proposées et celles intégrées entre temps ont été éventuellement contestées. Ceci a été particulièrement perceptible chez les contributeurs qui ne s'étaient pas exprimés lors de la première phase.

Au-delà de ces enrichissements du travail, la « satisfaction » des contributeurs, voire le « tarissement en informations détenues » vis-à-vis de cette phase finale de consultation nous intéresse. Ceci est à mettre en relation avec le nombre de propositions (ajouts ou modifications) bien plus faibles dans cette deuxième phase que dans la première. Nous avons mesuré cette information sur le niveau relatif de changements proposés, en nombre de cases que cela représentait, par rapport au nombre total de cases des tableaux. Ainsi, les trois tableaux sources (documents envoyés) comptaient respectivement 3600 cases pour celui sur l'ensemble des espèces bioindicatrices (300 espèces x 12 critères), 2805 cases pour celui sur les forêts feuillues de plaines et collines (33 forêts x 85 espèces) et 1298 cases pour celui sur les massifs mixtes de montagnes (22 massifs x 59 espèces). Les propositions nouvelles (Tableau VI) concernent au maximum 55,6 % des contributeurs (sur la liste des bioindicateurs), et les modifications proposées se situent à des niveaux très bas (de 0,1 à 0,6 % en moyenne) par rapport à la somme des informations contenues dans les tableaux. Pour la part des contributeurs ayant proposé des changements (25, 22 et 14 personnes suivant les tableaux sources), la distribution du nombre de cases contestées ou à enrichir (Figure 8) montre une réaction minimale de l'échantillon. Le travail doit donc convenir à la majorité et nous avons sans doute « fait le plein » des informations que nous pouvions enregistrer.

Tableau VI : **Propositions formulées sur les différents documents de travail lors de la phase de validation**

	total de cases du tableau	Contributeurs concernées		Cases concernées dans les propositions, (% du total des cases du tableau)							
		nombre personnes	% des retours	minimum de cases	% du tableau	maximum de cases	% du tableau	moyenne (en cases)	% du tableau	écart type (en cases)	% du tableau
Coléoptères saproxyliques bioindicateurs	3600	25	55,6	1	0,028	310	8,6	22,70	0,630	61,64	1,7
Forêts feuillues de plaines et collines	2805	22	48,9	1	0,036	39	1,4	3,35	0,119	6,79	0,2
Massifs mixtes de montagne	1298	14	31,1	1	0,077	27	2,1	1,50	0,116	4,48	0,3

La liste des espèces a évolué jusqu'à la synthèse finale. Une nouvelle construction avec l'ensemble des espèces potentiellement présentes en forêts de plaines et collines croisées avec les forêts identifiées dans ce contexte, la même construction avec les forêts de montagne et de nouveaux tableaux pour d'autres contextes forestiers (résineux en plaines et collines, par exemple) aurait donc logiquement pu faire l'objet d'un troisième envoi « d'enrichissement / validation ». La démarche peut même être envisagée avec des envois réguliers jusqu'à « épuisement » d'information et fin du travail lorsqu'il n'y a plus rien à changer. C'est justement pour ne pas lasser et pour minimiser la sollicitation des contributeurs que nous nous sommes tenus là. Certains collègues ont tout de même renvoyé quatre fois leurs avis en moins de quatre ans (si l'on compte le travail précédent : Brustel, 1998a, 1998b). En contrepartie de cet arrêt du travail, les documents de synthèse sur les forêts sont tronqués d'une partie des espèces, mais ces tableaux ont reçu une « intensité contributive » équivalente auprès de l'échantillon.

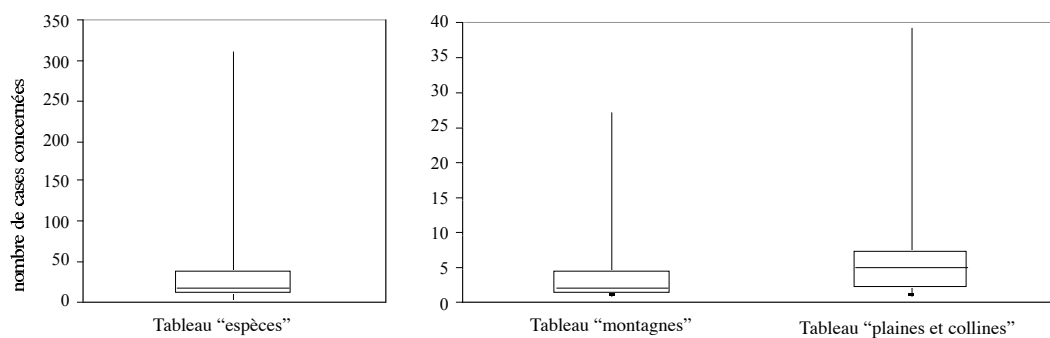


Figure 8 : Distributions par quartiles de contributeurs (« boîtes à moustaches » : médiane = barre en gras) par rapport au nombre de changements proposés (cases des tableaux)

II.3.2 - Liste des espèces déterminantes de coléoptères saproxyliques

Comme évoqué au début de cette partie, la liste des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts françaises est une liste d'espèces dites déterminantes pour réaliser cette hiérarchisation.

□ Liste obtenue

Cette liste est présentée dans les tableaux des pages suivantes (Tableau VII, sur 6 pages consécutives) dont les légendes sont explicitées dans l'encart ci-après (Encart 6).

Encart 6 : Légende des critères descriptifs utilisés pour caractériser les espèces de coléoptères saproxyliques bioindicateurs des forêts françaises de qualité.

- √ « MILIEUX » : situations et types de milieux boisés où l'espèce est présente
 - « Plaine » ou « Pla. » : présence en plaines et collines
 - « Montagne » ou « Mont. » : présence à l'étage montagnard
 - « Ripisylve » ou « Rip. » : présence en ripisylves, forêts alluviales ou autres zones humides
 - « arboré » : milieu boisé sans ambiance forestière obligatoire
 - « forestier » : milieu avec ambiance forestière marquée
 - « arboré frais » : milieu boisé pas obligatoirement forestier, mais humide
- √ « ESSENCES » : essences concernées en priorité par l'habitat larvaire
 - « diverses » : diverses essences concernées, résineuses ou feuillues
 - « feuillus » : sur différentes espèces de feuillus
 - « résineux » : sur différentes espèces de conifères
 - « Genres » : un ou plusieurs genres hôtes préférentiels
- √ « HABITATS » : description sommaire des types de bois et du niveau de dégradation du matériau caractérisant l'habitat (larvaire) connu de l'espèce, sinon, habitats particuliers liés à la saproxylation (carpophores ou cavités).
- √ « BIOLOGIE Larv. » : régime alimentaire des larves ou position des foreurs dans l'évolution du bois (xylophile I –pour foreur pionnier de bois– ou xylophile II –pour foreur secondaire).
- √ « If. » : voir encart 3
- √ « Ip. » : voir encart 2. «Ipn», pour le nord du territoire, «Ips» pour le sud. Séparation correspondant à une ligne Lyon /La Rochelle pour les forêts de plaines et collines et Nice / Bordeaux pour les montagnes.
- √ « SORTIE. » : phénologie des adultes, mois et périodes
- √ « IDENTIF. »: (pour « facilité d'identification ») : Cette notion est valable si l'utilisateur est certain de l'identification du genre. Les ouvrages de vulgarisation sont proscrits, quelle que soit la catégorie (y compris pour la majorité des espèces dites « faciles » à identifier !).
 - « Facile » : reconnaissable à vue quand on connaît déjà l'espèce.
 - « Délicate » : reconnaissable après étude de caractères spécifiques, l'aide extérieure d'un entomologiste expérimenté étant toujours souhaitable.
 - « Difficile » : demande une grande attention pour la détermination ou la validation d'un spécialiste
- √ « METHODES » : (pour « méthode de capture les plus adaptées pour les imagos»)
 - « à vue » : pas de technique particulière, observation directe in situ
 - « battage » : technique du battage des supports sur nappe
 - « écorçage » : observation des imagos sous écorces
 - « élevage » : enfermement des bois habités pour observer l'émergence des imagos.
 - « milieu hôte » ou « en loge » : se trouve par décorticage ou inspection de l'habitat où se développe l'espèce, avec éventuellement « tamisage » et extraction (au « berlèze »).
 - « lampe » : pour les espèces nocturnes capturées à vue par prospections sur les milieux hôtes à la lampe de poche.
 - « piège » : piège attractif en général au vin ou à la bière (« barber » : piège fosse)
 - « sur troncs », « sur fleurs » ... : milieux fréquentés régulièrement par les imagos (à vue)
 - « UV » : insectes attirés aux pièges lumineux

Coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts en France

Tableau VII

FAMILLES, Espèces ALLECULIDAE	MILIEUX	ESSENCES	HABITATS	BIOLOGIE Larv.	If	Jps	Jpn	SORTIE	IDENTIF	METHODES
<i>Allecula morio</i> (F.)	Plaine	feuillus	cavité tronc	saproxylophage	3	2	2	V-IX	délicate	battage, lampe, piège
<i>Fymenophorus doubtleri</i> Mulsant	Plaine	<i>Pinus</i>	bois cartés	saproxylophage	2	2	2	VII-IX ?	délicate	battage, milieu hôte, UV
<i>Prionychus ater</i> (F.)	Plaine	feuillus	cavités, cartés	saproxylophage	3	2	2	VI-IX	délicate	à vue, élevage, UV
<i>Pseudocistela ceramoides</i> (L.)	Plaine	feuillus	bois cartés divers	saproxylophage	3	2	2	IV-VII	délicate	à vue, battage, élevage.
ANTHRIBIDAE										
<i>Anthribus albinus</i> (L.)	Plaine	feuillus	branches mortes	xylophile II	2	2	2	V-IX	facile	battage, à vue, élevage
<i>Dissoleucas niveirostris</i> (F.)	Plaine	feuillus	branches mortes	xylophile II	2	2	2	V-X	délicate	à vue, élevage, battage
<i>Eneclreutes septicola</i> (F.)	Plaine	feuillus	branches mortes	xylophile II	2	2	2	V-IX	délicate	à vue, élevage, battage
<i>Playrhinus resinus</i> (Scop.)	Pla., Mont.	feuillus	souches, troncs, branches	xylophile II	2	2	2	XI-VII	facile	battage, en loge, élevage
<i>Tropideres albivestris</i> (Herbst)	Plaine	feuillus	branches mortes	xylophile II	2	2	2	I-XII	délicate	élevage, battage, piège
<i>Tropideres dorsalis</i> (Thunberg)	Pla., Mont.	feuillus	branches	xylophile II	2	3	3	V-IX	délicate	battage, élevage
BIPHYLIDAE										
<i>Biphylus lunatus</i> (F.)	Plaine	feuillus	carpothores, carnes	mycétophage	3	2	2	I-XII	facile	milieu hôte
BOSTRICHIDAE										
<i>Lichenophanes varius</i> (Illiger)	Plaine	feuillus	bois cartés	xylophile II	2	2	2	IV-VIII	facile	élevage, lampe, piège
<i>Stephanopachys linearis</i> (Kugelann)	Montagne	résineux	écorces gros bois	xylophile I	1	4	4	V-VIII	difficile	prox. milieu hôte
<i>Stephanopachys substriatus</i> (Paykull)	Montagne	résineux	écorces gros bois	xylophile I	1	7	4	V-VIII	difficile	prox. milieu hôte
BOTHRIDERIDAE										
<i>Bothrideres contractus</i> (Fabricius)	Pla., Mont.	diverses	sous écorces chandelles	prédateur	3	3	3	I-XII ?	délicate	écorçage
<i>Ognoderes angusticollis</i> (Brisout)	Plaine	<i>Quercus</i>	branches	prédateur	3	3	3	VI-VII	facile	élevage, battage, UV
<i>Oxytaenus cylindricus</i> (Paazer)	Pla., Mont.	feuillus	bois cartés	prédateur ?	3	2	2	X-VII	délicate	milieu hôte, piège
<i>Oxytaenus variolosus</i> (Dufour)	Pla., Mont.	feuillus	bois cartés	prédateur ?	3	3	3	VI	délicate	milieu hôte, piège
<i>Teredus cylindricus</i> (Olivier)	Plaine	feuillus	sous écorces gros bois	prédateur	3	3	3	I-XII	délicate	écorçage
BUPRESTIDAE										
<i>Acmaeodera degeneri</i> (Scopoli)	Plaine	<i>Quercus</i>	branches	xylophile I	1	2	2	V-VII	délicate	sur fleurs
<i>Agrilus ater</i> (L.)	Pla., Rip., Mont.	<i>Populus, Salix</i>	écorces	xylophile I	1	2	2	V-VIII	délicate	élevage, bois hôte
<i>Agrilus curvulus</i> Mulsant & Rey	Plaine	<i>Quercus</i>	branches	xylophile I	1	3	3	V-VII	difficile	battage, élevage
<i>Agrilus grandiceps</i> Kiesenwetter	Plaine	<i>Quercus</i>	branches	xylophile I	1	3	3	VI-VIII	difficile	battage, élevage
<i>Agrilus guerini</i> Lacordaire	Pla., Rip.	<i>Salix</i>	branches	xylophile I	1	3	3	VI-VII	facile	battage, sur saix
<i>Agrilus massanensis</i> Schaefer	Ripisylve	<i>Salix incana</i>	branches	xylophile I	1	4	4	VI-VII	difficile	battage, sur feuilles
<i>Anthaxia midas</i> Kiesenwetter	Plaine	<i>Acer</i>	bois morts	xylophile I	1	4	4	IV-VII	délicate	sur fleurs
<i>Buprestis octoguttata</i> L.	Pla., Mont.	<i>Pinus</i>	gros bois	xylophile I	1	2	2	VI-IX	facile	sur bois hôtes
<i>Buprestis rusticata</i> L.	Montagne	résineux	troncs, souches	xylophile I	1	2	2	VI-IX	délicate	sur bois coupés
<i>Chalcophora intermedia</i> (Rey)	Plaine	<i>Pinus</i>	gros bois	xylophile II	1	2	2	VI-VIII	délicate	sur bois hôtes
<i>Chalcophora maritima</i> (L.)	Plaine	<i>Pinus</i>	gros bois	xylophile II	1	2	2	IV-IX	délicate	sur bois hôtes
<i>Chrysobothris chrysostigma</i> (L.)	Montagne	résineux	troncs, branches	xylophile I	1	2	2	V-IX	facile	sur bois coupés
<i>Coroebus undatus</i> (F.)	Plaine	<i>Quercus</i>	gros bois	xylophile I	1	2	2	V-VIII	facile	sur tronc, piège
<i>Dicerca aenea</i> (L.)	Pla., Rip.	<i>Populus, Salix</i>	gros bois	xylophile I	1	2	2	V-VII	délicate	sur bois hôte
<i>Dicerca alni</i> (Fischer de W.)	Ripisylve	<i>Alnus, Salix</i>	gros bois	xylophile I	1	2	2	V-VII	délicate	sur bois hôte
<i>Dicerca berolinensis</i> (Herbst)	Plaine	<i>Fagus, Carpinus</i>	gros bois	xylophile I	2	3	3	V-IX	délicate	sur tronc, élevage
<i>Eurythrea austriaca</i> (L.)	Montagne	résineux	gros bois	xylophile I	1	3	3	VI-VIII	délicate	sur bois coupés
<i>Eurythrea micans</i> (F.)	Ripisylve	<i>Populus, Salix</i>	gros bois	xylophile I	1	2	3	VI-VIII	délicate	sur bois hôte
<i>Eurythrea quercus</i> (Herbst)	Plaine	<i>Quercus, Castanea</i>	gros bois	xylophile I	2	3	3	VI-IX	délicate	sur tronc
<i>Kisanthobia ariasi</i> (Robert)	Plaine	<i>Quercus</i>	gros bois, branches	xylophile I	1	3	3	IV-VII	facile	battage, élevage
<i>Laiipalpis plana</i> (Olivier)	Plaine	<i>Quercus</i>	gros bois, branches	xylophile I	1	2	2	IV-VIII	facile	sur tronc, élevage
<i>Phaenops formosaki</i> Jakobson	Plaine	<i>Pinus</i>	branches	xylophile I	1	3	3	VI-VII	difficile	battage, élevage
<i>Phaenops knoeckii</i> Reitter	Montagne	<i>Abies</i>	gros bois	xylophile I	1	4	4	VI-VIII	délicate	sur bois coupés
<i>Phaenops sumptuosa</i> (Abeille de P.)	Pla., Mont.	<i>Pinus</i>	branches	xylophile I	1	4	4	VI-VII	délicate	battage, élevage
<i>Scintillatrix dhves</i> (Gnill)	Ripisylve	<i>Salix, ...</i>	gros bois	xylophile I	1	3	3	VI-VIII	difficile	battage, sur feuilles
CERAMBYCIDAE										
<i>Acanthocinus reticulatus</i> (Razoum.)	Montagne	<i>Abies</i>	gros bois	xylophile I	1	3	3	VI-IX	délicate	battage, élevage
<i>Acmaeops marginatus</i> (F.)	Mont., Pla.	<i>Pinus</i>	branches, puis sol	xylophile I	1	3	3	V-VII	délicate	battage, piège
<i>Acmaeops pratensis</i> (Lacharling)	Montagne	résineux	bois cartés, puis sol	xylophile I	1	2	2	VI-VIII	délicate	sur fleurs
<i>Acmaeops septentrionis</i> (Thomson)	Montagne	résineux	branches, puis sol	xylophile I	1	7	3	VI-VIII	délicate	sur bois coupés

Coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts en France

Tableau VII (suite 3)

	BAMILLEES, Espèces		MILIEUX		ESPÈCES	HABITATS	BIOLOGIE Lem.	N	Ipa	Ipd	SCRTIE	IDENTIF.	METHODES
	Méat., Fla.	Toxstosier	Méat., Fla.	Toxstosier									
<i>Amphisp. erichsonii</i> (Mollat)	Méat., Fla.	Toxstosier	diverses	diverses	bois carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XIII	délicates	sa logs, écorçage, bœt
<i>Amphisp. mulsanti</i> (Muls. & Guill.)	Méat., Fla.	Toxstosier	diverses	diverses	bois carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XIII	délicates	sa logs, écorçage
<i>Amphisp. nigriventris</i> Lacordaire	Plane	Toxstosier	diverses	diverses	coque rouge	prédateur	2	2	2	2	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. nigriventris</i> (Herbst)	Méat., Fla.	Toxstosier	résineux	résineux	bois carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XIII	délicates	sa logs, écorçage
<i>Amphisp. nigriventris</i> (Coze)	Méat., Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque blanche	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. pennsylvanica</i> (Coze)	Fla., Rsp.	arbore/Très	tailillus	tailillus	grand bois carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. pennsylvanica</i> (Herbst)	Fla., Méat., Rsp.	arbore	tailillus	tailillus	bois carénés	prédateur ?	2	2	2	2	I-XVIII	Tactile	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. pennsylvanica</i> (P.)	Plane	arbore	diverses	diverses	coque rouge	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. quadrifoveatus</i> (Olivier)	Plane	Toxstosier	tailillus	tailillus	grand bois carénés	prédateur	4	4	4	4	I-XVIII	Tactile	sa logs
<i>Amphisp. quadrifoveatus</i> (Muls. & Guill.)	Plane	Toxstosier	tailillus	tailillus	coque sous écorce, caroné	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. quadrifoveatus</i> (Scribn.)	Fla., Méat.	arbore	tailillus	tailillus	grand bois carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. quadrifoveatus</i> (Scribn.)	Fla., Rsp.	Toxstosier	tailillus	tailillus	bois carénés	prédateur ?	2	2	2	2	I-XVIII	délicates	boisage, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Germar)	Plane	Toxstosier	tailillus	tailillus	bois carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	Tactile	boisage, leur autoéponge
<i>Amphisp. striatellus</i> (Koebele)	Plane	Toxstosier	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Plane	Toxstosier	Quercus	Quercus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs, UV
<i>Amphisp. striatellus</i> (Muls. & Guill.)	Plane	Toxstosier	Quercus	Quercus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Lacord.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Rsp.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur ?	2	2	2	2	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat.	Toxstosier	résineux	résineux	coque sa carénés	prédateur ?	2	2	2	2	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat., Fla.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur ?	2	2	2	2	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	Quercus	Quercus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	Tactile	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat.	Toxstosier	résineux	résineux	grand bois	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Méat., Rsp.	arbore	diverses	diverses	bois carénés, caronés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Rsp.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat.	Toxstosier	résineux	résineux	coque sa carénés	prédateur ?	2	2	2	2	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat., Fla.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	Quercus	Quercus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	Tactile	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat.	Toxstosier	résineux	résineux	coque sa carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Méat., Rsp.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Rsp.	arbore/Très	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Méat.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur ?	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Méat.	arbore	résineux	résineux	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Méat.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat.	Toxstosier	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Méat.	Toxstosier	tailillus	tailillus	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Méat., Rsp.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla., Méat., Rsp.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs
<i>Amphisp. striatellus</i> (Scribn.)	Fla.	arbore	diverses	diverses	coque sa carénés	prédateur	3	3	3	3	I-XVIII	délicates	sa logs, sa logs

Coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts en France

Tableau VII (suite 4)

	PAHILLES, Egger	MILIEUX	ESSIVÉS	HABITATS	BIOLOGIE Larv.	n	lps	lpa	SCARTE	IDENTIF.	METHODS	
	<i>P. pil. sibirica</i> (C. Esch.)	Plank	Tauillus	bois charnés	xylophile II	2	3	3	V-VIII	d'Hoile	biomasse, élevage	
	<i>Leptodermis melleocoma</i> Boev.	Plank	Cerylnus, Fagel...	bois charnés sur p. et	xylophile II	2	3	3	V-VIII	délicat	biomasse, piège	
	<i>Leptodermis melleocoma</i> Lsp.	Pl., Moot.	Tauillus	bois charnés sur p. et	xylophile II	2	2	2	V-VIII	délicat	sur écorce, pièges, biomasse	
	<i>Leptodermis melleocoma</i> (Melleocoma)	Pl., Moot.	Fagel	gras bois charnés	xylophile I	2	4	4	V-VIII	d'Hoile	sur écorce, élevage	
	<i>Leptodermis melleocoma</i> (P.)	Pl., Moot.	Fagel	bois charnés sur p. et	xylophile I	2	4	4	V	délicat	sur écorce, biomasse	
	<i>Leptodermis melleocoma</i> (Boev.)	Plank	Tauillus	bois charnés ?	xylophile III ?	2	4	4	V-VIII	d'Hoile	biomasse	
	<i>Leptodermis melleocoma</i> (Melleocoma)	Plank	d'aves	bois charnés	xylophile II	2	3	3	V-VIII	délicat	biomasse	
	<i>Leptodermis melleocoma</i> (Payroll)	Mootage	d'aves	bois charnés	xylophile II	2	3	3	V-VIII	d'Hoile	biomasse, élevage	
	HISTERIIDAE											
	<i>Hister melleocoma</i> Brundage	Pl., Moot.	Fagel	gras bois charnés	prédateur	3	3	3	III-X	délicat	biomasse + Berlese	
	<i>Hister melleocoma</i> (Aub.)	Plank	Tauillus	charnés détrempés par tourbe	prédateur	3	3	3	III-X	délicat	biomasse + Berlese	
	<i>Hister melleocoma</i> (Rosa)	Plank	Quercus ruber	charnés détrempés	prédateur	3	3	3	III-X	délicat	sous écorce, biomasse	
	<i>Hister melleocoma</i> (Melleocoma)	Plank	Quercus ruber...	charnés détrempés	prédateur	3	4	4	I-XII	délicat	à vue dans dall. et bloc	
	<i>Hister melleocoma</i> (Herbst)	Plank	d'aves	charnés sous écorce	prédateur	2	2	2	III-IX	délicat	sous écorce, biomasse	
	<i>Hister melleocoma</i> (Boev.)	Plank	Plank	détrempés sous écorce	prédateur	2	2	2	III-IX	délicat	sous écorce, biomasse	
	<i>Hister melleocoma</i> (Melleocoma)	Pl., Moot.	d'aves	détrempés sous écorce	prédateur	2	2	2	III-IX	délicat	sous écorce, biomasse	
	<i>Hister melleocoma</i> (Payroll)	Pl., Moot.	rés. eau	détrempés sous écorce	prédateur	2	2	2	III-X	délicat	sous écorce, biomasse	
	LISSEINIIDAE											
	<i>Lissein melleocoma</i> (Payroll)	Plank	Tauillus	bois charnés	supra-xylophile	2	3	3	V-VIII	facile	à vue, piège	
	LUCANIIDAE											
	<i>Lucanus melleocoma</i> Payroll	Pl., Rip	Tauillus	gras bois charnés humides	supra-xylophile	3	3	3	IX-VIII	facile	sur logs	
	<i>Lucanus melleocoma</i> (Hochwamb)	Mootage	rés. eau, ...	gras bois charnés	supra-xylophile	2	4	4	VIII-VI	facile	sur logs	
	<i>Lucanus melleocoma</i> L.	Pl., Rip	Tauillus	sources	supra-xylophile	2	1	2	V-VIII	facile	à vue, piège	
	<i>Lucanus melleocoma</i> (provincialis) - Colas	Pl., Rip	Tauillus	sources	supra-xylophile	2	4	4	V-VIII	délicat	à vue sur sol	
	<i>Lucanus melleocoma</i> (DeGeer)	Pl., Moot.	Tauillus	gras bois charnés	supra-xylophile	2	2	2	IX-VI	délicat	à vue, sur logs	
	<i>Lucanus melleocoma</i> L.	Pl., Moot.	Tauillus	bois charnés	supra-xylophile	2	2	2	IX-VI	délicat	à vue (dall. sol), sur logs, ...	
	<i>Lucanus melleocoma</i> (L.)	Pl., Moot.	Tauillus	gras bois charnés	xylophile II	2	2	2	IX-VIII	facile	à vue, sur logs	
	LYCINIIDAE											
	<i>Lycinus melleocoma</i> (Payroll)	Mootage	rés. eau	gras bois charnés	prédateur	3	3	3	V-VI	d'Hoile	proc. dall. et bloc	
	<i>Lycinus melleocoma</i> (Herbst)	Moot., Pla.	rés. eau	gras bois charnés	prédateur	3	2	2	III-VI	délicat	proc. dall. et bloc	
	<i>Lycinus melleocoma</i> (Cylindrus)	Mootage	rés. eau	gras bois charnés	prédateur	3	3	3	V-VI	délicat	proc. dall. et bloc	
	<i>Lycinus melleocoma</i> (Chevrolat)	Plank	Tauillus	bois charnés	prédateur ?	3	3	3	V-VI	délicat	à vue	
	<i>Lycinus melleocoma</i> (P.)	Pl., Moot.	d'aves	bois charnés	prédateur ?	3	2	2	VIII-IX	délicat	dall. et bloc	
	<i>Lycinus melleocoma</i> (DeGeer)	Mootage	rés. eau	gras bois charnés	prédateur	3	3	3	V-VI	délicat	proc. dall. et bloc	
	MELANIDAE											
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Pl., Moot.	Tauillus	carpophiles	supra-xylophile	3	3	3	VIII-VI	délicat	dall. et bloc, élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Plank	Tauillus	bois charnés	supra-xylophile	2	3	3	V-VIII	d'Hoile	biomasse, dall. et bloc	
	<i>Melanus melleocoma</i> (P.)	Mootage	d'aves ?	gras bois charnés	supra-xylophile	3	3	3	IX-VI	délicat	dall. et bloc	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Chevrolat)	Pl., Moot.	Tauillus	gras bois charnés	supra-xylophile	3	3	3	IX-VI	délicat	dall. et bloc	
	<i>Melanus melleocoma</i> (P.)	Plank	Tauillus	bois charnés	supra-xylophile ?	3	3	3	V-VI	délicat	sur écorce, à vue	
	<i>Melanus melleocoma</i> (L.)	Pl., Rip	Tauillus	gras bois	xylophile II	2	2	2	V-VIII	délicat	sur écorce, à vue	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Schaller)	Plank	Tauillus	gras bois charnés sur p. et	xylophile II	2	3	3	V-VI	délicat	biomasse	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Mootage	d'aves	Lucanus melleocoma sp.	supra-xylophile	3	3	3	VIII-VI	délicat	sur carpophiles	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Heger)	Plank	d'aves	carpophiles	supra-xylophile	3	3	3	IX-VI	délicat	dall. et bloc, élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Plank	d'aves	carpophiles	supra-xylophile	3	3	3	IX-VI	délicat	dall. et bloc, élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Pl., Moot.	d'aves	carpophiles	supra-xylophile	3	2	2	IX-VI	délicat	dall. et bloc, élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Pl., Moot.	d'aves	carpophiles	supra-xylophile	3	2	2	IX-VI	délicat	dall. et bloc, élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Pl., Moot.	Tauillus	bois dur	xylophile II	1	2	2	VIII-IX	délicat	biomasse, pièges, élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Mootage	d'aves	gras bois brûlés et charnés	supra-xylophile	3	4	4	?	facile	dall. et bloc	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Mootage	d'aves	sous écorce bois dur	xylophile III ?	2	3	3	V-VIII	délicat	élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Mootage	rés. eau	sous écorce bois dur	xylophile III ?	2	3	3	V-VIII	délicat	élevage	
	<i>Melanus melleocoma</i> (Payroll)	Moot., Pla.	rés. eau	écorce bois charnés	xylophile II	2	3	3	IX-VI	délicat	proc. dall. et bloc	
	MYCETOPHAGIDAE											
	<i>Mycetophagus melleocoma</i> (Payroll)	Plank	Cerylnus, ...	gras bois charnés	supra-xylophile	3	3	3	IX-VI	délicat	biomasse	

Tableau VII (suite 5 et fin) Coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts en France

	FAVILLES, Epélar	MILIEUX	ESS BIVRES	HABITATS	BIOLOGIE Lév.	II	Ips	Ipel	SCARITE	IDENTIF.	METHODES
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	carpétoles	ays-écopage	3	3	3	1-XII-7	d'Hoie	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Rip.	Tauillus	sous-écors bois carés	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Quancar	cane ronge à la polybi	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	d'Hoie	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	canes, canes	ays-écopage	3	4	4	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	carpétoles	ays-écopage	3	3	3	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	carpétoles	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Rip.	Tauillus 7	bois canés 7	ays-écopage 7	2	4	4	1-XII-7	delicace	sur 7 airs 7
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag (A. Pl.)	ris état	souches	supersylléptage 7	2	3	3	1-XII-7	Tacile	sa logs, écopage, UV
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	Tauillus	canés, bois carés	supersylléptage	2	2	2	1-XII-7	d'Hoie	7ours, beunage, sa logs
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	Tauillus	bois canés	supersylléptage	2	2	2	1-XII-7	d'Hoie	7ours, beunage
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	Tauillus 7	bois canés	supersylléptage	2	2	2	1-XII-7	d'Hoie	7ours, beunage
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	Tauillus	bois canés	supersylléptage	2	2	2	1-XII-7	delicace	7ours, beunage, sa logs
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	diverses	gros bois canés	supersylléptage	2	3	3	1-XII-7	delicace	7ours, beunage, sa logs
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag	abier	gros bois	supersylléptage 7	1	3	3	1-XII-7	delicace	7ours, beunage, sa logs
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	diverses	gros bois canés	polyécopage 7	3	3	3	1-XII-7	Tacile	sa logs, écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Rip.	ris état	bois canés 7	prédeur 7	3	3	3	1-XII-7	delicace	estail. bée 7
de jeunehomme	de jeunehomme	Moct., Pl.	ris état	sous-écors bois canés	prédeur	3	3	3	1-XII-7	Tacile	écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag	diverses	gros bois canés	supersylléptage	3	4	4	1-XII-7	Tacile	bois canés, écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag	Planc	sous-écors bois canés	supersylléptage 7	3	4	4	1-XII-7	delicace	écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag	ris état, ...	sous-écors bois canés	supersylléptage 7	3	4	4	1-XII-7	delicace	écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Rip.	ris état, Figlar	carpétoles	ays-écopage	3	4	4	1-XII-7	delicace	écorce, écopage, UV
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	Tauillus	polyécors	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	Tacile	estail. bée, écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	sous-écors bois carés	polyécopage 7	2	2	2	1-XII-7	Tacile	écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	bois canés	polyécopage 7	2	4	4	1-XII-7	d'Hoie	écorce, UV
de jeunehomme	de jeunehomme	Moct., Pl.	Tauillus	sous-écors bois carés	polyécopage 7	2	3	3	1-XII-7	d'Hoie	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Moct., Pl.	Tauillus	sous-écors bois canés	polyécopage 7	2	4	4	1-XII-7	d'Hoie	écopage, prégn
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Rip.	Tauillus	carpétoles, canés	prédeur 7	3	4	4	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	Planc	écors, gros bois canés	supersylléptage	3	2	2	1-XII-7	Tacile	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	sous-écors, canés	supersylléptage	3	4	4	1-XII-7	delicace	7ours, UV
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct., Rip.	Tauillus	écors, canés	supersylléptage	3	3	3	1-XII-7	Tacile	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	sous-écors, écopés	ays-écopage	3	4	4	1-XII-7	Tacile	estail. bée, écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	écors, gros bois canés	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	ris état	sous-écors gros bois canés	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	Tacile	écopage, prégn...
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	sous-écors	supersylléptage	3	3	3	1-XII-7	d'Hoie	7ours, UV
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	Tauillus	sous-écors écopés	ays-écopage	3	3	3	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	Tauillus	sous-écors bois canés 7	ays-écopage	3	4	4	1-XII-7	delicace	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct., Rip.	diverses	sous-écors, écopés	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	Tacile	estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag	Planc	gros bois canés	ays-écopage	3	4	4	1-XII-7	Tacile	préc, estail. bée
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct.	diverses	gros bois canés	ays-écopage	3	3	3	1-XII-7	delicace	écopage, canés
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag	ris état	gros bois canés	ays-écopage	3	3	3	1-XII-7	Tacile	écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Moctag	diverses	sous-écors bois canés	ays-écopage	3	4	4	1-XII-7	Tacile	écopage
de jeunehomme	de jeunehomme	Planc	ris état	bois de vers	prédeur	3	2	2	1-XII-7	Tacile	UV, UV
de jeunehomme	de jeunehomme	Pl., Moct., Rip.	diverses	carpétoles, sous-écors	ays-écopage	3	2	2	1-XII-7	Tacile	écopage, écopage, ...

□ Commentaires généraux

Le tableau précédent dresse la liste et les critères instruits pour 300 espèces choisies qui appartiennent à 30 familles (ou sous-familles). Tous les coléoptères saproxyliques qui présentent une valeur biologique intrinsèque (rareté en particulier) ne sont pas retenus. Cette liste a été limitée pour des raisons pratiques. D'autres espèces françaises de coléoptères saproxyliques sont au moins aussi rares (et éventuellement menacées) mais ont été écartées au profit d'autres, mieux connues, plus faciles à déterminer ...

C'est au niveau des familles que la stratégie de choix, qui était souhaitée (espèces connues et reconnaissables : Annexe 3) et qui s'est aussi imposée par les contributions, est perceptible. Très peu de familles bénéficient de l'intérêt ou de la connaissance de la majorité des coléoptéristes. La « maîtrise » du plus grand nombre d'entomologistes porte sur les « grosses bêtes » colorées ou qui présentent des particularités morphologiques remarquables (cornes, antennes particulières, ...), comme par exemple les *Lucanidae*, les *Cetoniidae*, les *Buprestidae* ou les *Cerambycidae*. D'autres familles sont d'une approche taxinomique peu évidente, mais semblent assez souvent collectées. Il s'agit en particulier des *Elateridae*. Par contre, la plupart des autres familles citées semblent plus rarement étudiées, et probablement aussi collectées, alors que leur détermination est souvent très accessible avec les ouvrages disponibles sur notre faune, éventuellement anciens, et quelques révisions partielles plus récentes. La difficulté de détermination d'un insecte est une notion très relative. Dès lors que la famille est reconnue et que la littérature disponible indique les espèces concernées, la difficulté pour « mettre un nom » à une espèce est souvent autant fonction du nombre de représentants que de la finesse des critères discriminants entre les espèces de la famille. Ainsi, le genre *Agrilus* (*Buprestidae*) est nettement plus « difficile » qu'une famille entière tels que les *Melandryidae* dont on entend peu parler. Compte tenu de notre connaissance actuelle, reconnaître un *Rhysodidae* en France revient à reconnaître *Rhysodes sulcatus*, seul représentant de la famille. La reconnaissance des espèces, première étape dans une entreprise telle que la nôtre, est donc largement fonction de l'investissement « taxinomique » de chacun, familles après familles. Pour cette raison, des familles très diversifiées et difficiles comme les *Curculionidae* ou les *Staphylinidae*, n'ont pas été retenues comme l'auraient souhaité quelques contributeurs chevronnés. Pour les *Staphylinidae*, un travail récent fait écho à notre démarche de bioévaluation des forêts françaises (Van Meer et Dauphin, 2000), ce qui a le mérite de rappeler que la biodiversité forestière en coléoptères saproxyliques rares et exigeants ne s'arrête pas aux 300 espèces retenues.

Une autre remarque doit être formulée au sujet de la connaissance taxinomique. Jusqu'à la synthèse finale, l'actualisation de la nomenclature n'a pas été souhaitée pour que la majorité des contributeurs puisse reconnaître les espèces concernées par les listes. Certains changements ont ensuite été opérés (Tableau VII et suivants) et il est utile de rappeler certaines synonymies, établies depuis la parution des ouvrages les plus classiquement utilisés en France : *Drapetes cinctus* (Panzer) (= *biguttatus* Pill.) ; *Stenagostus rhombeus* (Ol.) (= *villosus* (Fourcroy)) ; *Hypogonus inunctus* (Lac.) (= *cinctus* Payk.) ; *Ampedus brunnicornis* Germ. (= *fontisbellaquei* Iablokov) ; *Trichoferus holosericeus* (Rossi) (= *Hesperophanes cinereus* (Villers)) ; *Ropalopus varini* (Bedel) (= *spinicornis* Abeille) ; *Oplosia cinerea* (Mulsant) (= *fennica* (Paykull)) ; *Leptura annularis* F. (= *arcuata* Panzer) ; *Cerambyx welensii* Küster (= *velutinus* Brullé) ; *Callidium aeneum* (De Geer) (= *Callidostola aenea* (De Geer)) ; *Aredolpona* spp. (= *Corymbia* spp. = *Brachyleptura* spp.) ; *Nothorhina muricata* (Dalman) = *Notorrhina punctata* (F.) ; *Poecilium* spp. (= *Phymatoderus* spp.). Les *Colydiidae* (*sensu* Dajoz, 1977), suivant la conception classique de la majorité des coléoptéristes français, sont représentés par les deux familles distinctes : *Bothriideridae* et *Colydiidae* (Lawrence et Newton, 1995) qui figurent dans ce travail. Nous avons choisi de ne pas utiliser le nom actuel *Zopheridae* (= *Colydiidae* : Slipinski et Lawrence, 1999) pour une « lisibilité » du travail par le plus grand nombre.

□ Représentation des critères sur les espèces en lien avec la nature des milieux boisés

L'ensemble des espèces représentées dans la liste doit représenter la diversité des milieux boisés de notre territoire. La composition en essences, la situation des milieux en plaines et collines, en montagne ou en ripisylves, la nature forestière ou simplement arborée et la position au nord ou au sud du territoire

représentent les principaux traits typologiques que nous avons préalablement fixés. Dans le détail, la distribution des 300 espèces de la liste peut être résumée comme suit (Figure 9).

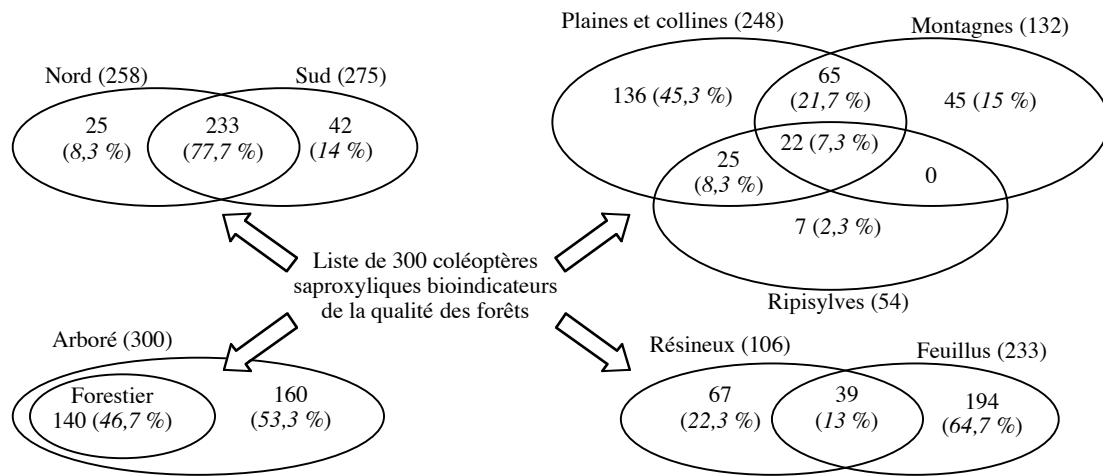


Figure 9 : Répartition des espèces bioindicatrices par critères descriptifs des milieux occupés

La figure précédente regroupe, critères par critères, des ensembles d'espèces qui montrent que la liste représente largement les différents types de milieux boisés qui existent sur le territoire national. Sous réserve de notre connaissance actuelle sur l'ensemble des sites où les espèces sont présentes, les différents types de milieux, y compris dans une conception théorique de naturalité parfaite, ne peuvent simultanément héberger les 300 espèces. Pour un site donné, les potentialités maximales d'hébergement d'espèces de la liste sont fonction de sa position (latitude et altitude) sur le territoire. La nature des peuplements en dépend aussi. Ces potentialités doivent donc être déclinées en priorité sur la position d'un site en montagne, plaine et colline, ou ripisylve, puis en fonction de la position au nord ou au sud du pays telle que nous l'avons définie (Encart 6). Le nombre d'espèces par types de milieux s'établit comme suit (Tableau VIII) :

Tableau VIII : Potentialités des grands types de milieux en nombre de coléoptères saproxyliques bioindicateurs.

	Montagnes	Plaines et Collines	Ripisylves
Total d'espèces par grands types de milieux arborés	132	248	54
- dont espèces propres	45	136	7
- dont espèces communes à un autre type	87	112	47
- dont espèces seulement présentes dans le sud	14	37	6
- dont espèces seulement présentes dans le nord	14	13	1
- dont espèces présentes au nord et au sud	104	198	47
- dont espèces propres aux milieux forestiers	74	98	9
- dont espèces liées aux résineux	56	30	0
- dont espèces liées aux feuillus	46	187	45
- dont espèces +/- indifférentes à l'essence	30	31	9

Cette présentation permet de savoir combien d'espèces de la liste sont éventuellement à rechercher dans un lieu et ces nuances ont surtout une importance pour comparer des jeux de données sur des inventaires partiels ou dans des milieux différents. Ainsi, une localité riche telle Saint-Guilhem-le-Désert dans l'Hérault (par exemple : Schaefer, 1952, 1961) est formée de peuplements réputés pour

la présence du pin de Salzmann, mais qui présentent aussi des milieux feuillus, arborés davantage que forestiers et quelques ripisylves au bord de l'Hérault et de la Buèche. Les espèces « applicables » en ce lieu sont donc au nombre de $242 = 248$ de plaines et collines + 7 espèces propres aux ripisylves (car « montagnes » \cap « ripisylves » = 0) – 13 espèces de ces milieux présentent seulement dans le nord (car [« que nord » \cap « ripisylves »] \subset [« que nord » \cap « plaines et collines »] : *i.e.* *Leiopus punctulatus*). Il est bien entendu que toutes les combinaisons ne peuvent être obtenues que par des tris successifs sur les données du *Tableau VII*, ce qui est plus aisé directement sur tableur. Une liste potentielle d'espèces bioindicatrices peut donc être proposée pour chaque localité, sous réserve de connaître toutes les composantes de ces sites (facile pour sa position géographique ; à instruire avec ceux qui connaissent les sites pour les autres rubriques). En référence à cette liste potentielle, une perspective intéressante se présente alors : la définition de la richesse relative (bioindicateurs) des sites.

III.1 3 - Forêts françaises de qualité

Une partie seulement des sites bénéficie d'une liste d'espèces pour comparer leur qualité : des forêts feuillues de plaines et collines (*Tableau IX* avec 85 espèces) et des massifs mixtes de montagnes (*Tableau X* avec 59 espèces). **Les sites retenus dans ces tableaux sont ceux où 15 % au moins des espèces illustratives sont représentées** (*i.e.* ≥ 13 espèces en plaines et collines et 9 espèces en Montagne). Les sites Corse sont retenus malgré un déficit de données pour des raisons qui seront développées. D'autres sites de qualité (résineux de plaine, ripisylves ou bocages) sont simplement listés. Parmi les sites de qualité identifiées dans notre inventaire, 24 des 30 « forêts européennes identifiées comme étant d'importance potentielle internationale en raison de leur faune d'invertébrés saproxyliques » (Speight, 1989) sont concernées.

□ Les forêts de plaines et collines

Trente trois forêts d'étendue plus ou moins importante sont identifiées dans le *Tableau IX*, où l'influence bioclimatique sur les sites est évoquée. Il convient de noter la répartition de ces sites au nord (19 forêts) ou au sud (14 forêts) d'une ligne Lyon-La Rochelle. Les départements concernés par ces forêts sont présentés sur la *Figure 10*.

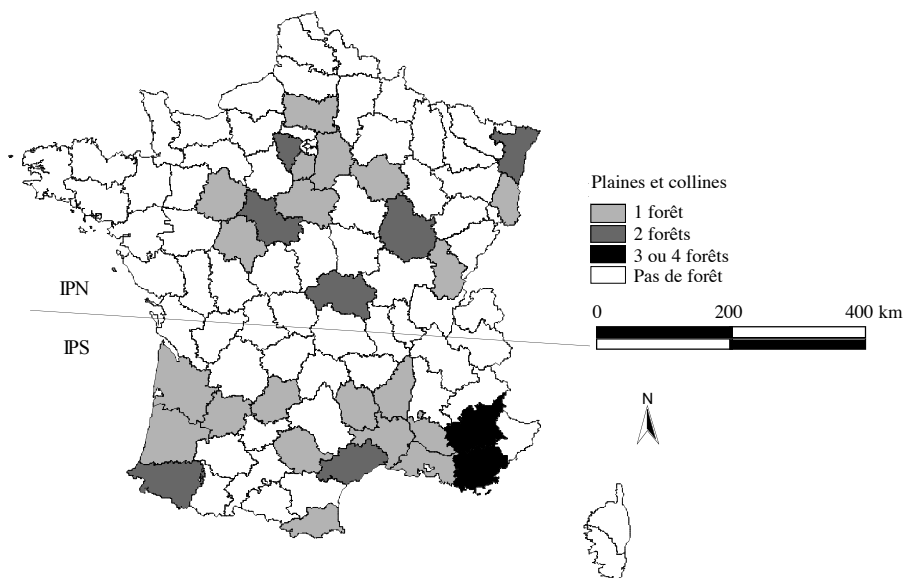


Figure 10 : Départements concernés par les forêts de feuillus de qualité des plaines et collines françaises, identifiées dans le *Tableau IX* suivant.

D'autres forêts feuillues proposées par les entomologistes consultés abritent quelques espèces peu banales mais, faute d'un inventaire suffisant, ces forêts n'ont pu être intégrées dans le tableau. Ce sont les forêts d'Andronne (09), des pentes escarpées de la vallée de la Dordogne et de ses affluents (15, 19, 46, 63), d'Is sur Tille (21), de Poncey sur Igon (21), de Chinon (37), de Montargis (45), de Boucheville (66), d'Haguenau (67), de Barbeau (77), de Jouy (77) et de Rougeau (91). Nous n'avons pas, ou trop peu, collecté de données sur 6 forêts feuillues de plaine retenues par Speight (1989), elles sont donc exclues de notre inventaire des sites français de qualité (« Born (Dordogne) ; Citeau (Bourgogne) ; Montargis (Loiret) ; Morvan, Mont de (Nièvre) ; Othe (Yonne/Aube) et Raisme (Valenciennes) »).

Pour le massif des Landes, le plus important massif forestier français (qui comprend d'intéressantes vieilles chênaies), l'évaluation ne porte donc pas sur ses caractéristiques les plus connues (i.e. pinèdes de pin maritime). Ces types de forêts, où les résineux dominent, comprennent quelques localités, en plaines et collines, dont l'intérêt est avéré, ou potentiel, au regard des quelques 30 espèces de la liste, particulièrement adaptées à cette évaluation (cf. Tableaux VII et VIII : espèces liées au résineux et existant en plaine). Il s'agit :

- ✓ pour des peuplements de pins de Salzmann : de St-Guilhem-le Désert (34), de Carlenas (34) ou du Conflent (66) ;
- ✓ pour du pin sylvestre : du Mont Lachens (83) ;
- ✓ pour des peuplements de pins maritimes mésogéens : de l'Ospédale (Corse), de l'Esterel (06) ou de Fontfroide (11).

☐ Les massifs de montagne

Cette liste (Tableau X) présente 21 massifs « d'altitude » dominés par la hêtraie-sapinière ou les résineux. Ces massifs, d'étendues variables mais souvent très importantes, comprennent 10 massifs des Pyrénées ou de Corse (« sud » suivant notre séparation Nice-Bordeaux) et 11 massifs sur la bordure est du territoire français (des Alpes aux Vosges).

C'est faute de données précises que les vastes massifs compris entre les Hautes-Alpes et les Alpes-Maritimes d'une part, et dans le Massif Central d'autre part, sont si largement définis. Quelques forêts proposées, au caractère montagnard plus ou moins affirmé, n'ont pas été présentées dans ce tableau, faute de données suffisantes. Il s'agit du Mont Ventoux (84), du massif de Bavella (Corse) et peut-être aussi, s'il reste quelques arbres suite au terrible incendie de 2000, de La Restonica (Corse). Les deux autres secteurs Corses (la forêt d'Aitone et le massif qui comprend Vizzavone) montrent, malgré leur incorporation au tableau, une grande faiblesse en données. L'insularité pouvant jouer sur la biodiversité (Frontier et Pichot-Viale, 1998) ces sites demeurent des cas à part, à analyser avec discernement.

La carte suivante (Figure 11) présente les départements concernés par l'inventaire du tableau qui précède.

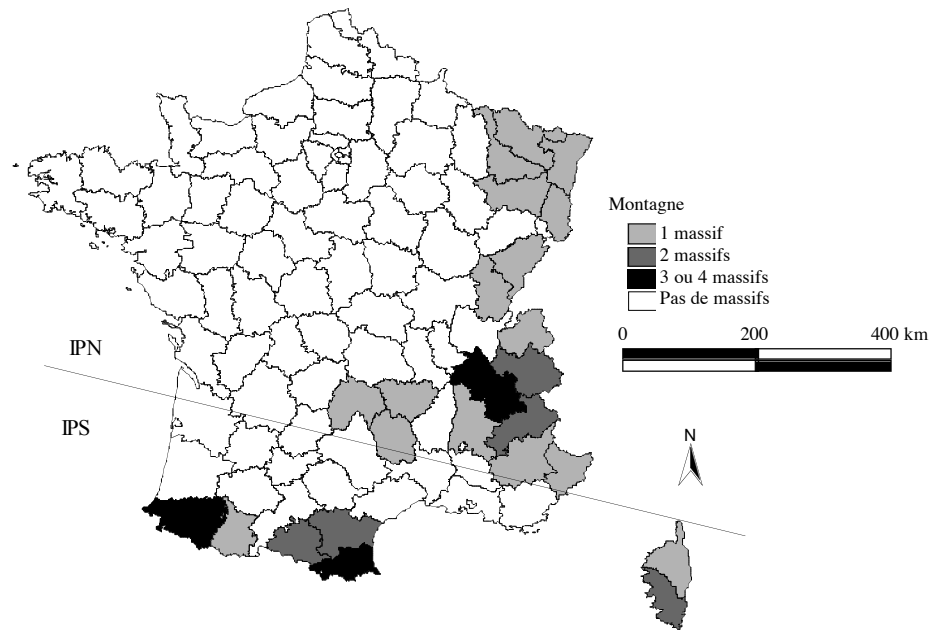


Figure 11 : Départements concernés par les sites de qualité des montagnes françaises, identifiés dans le Tableau X qui précède.

□ Les ripisylves, forêts alluviales et autres milieux arborés

Il nous a paru difficile de réaliser le même travail (sous forme de tableau) pour les ripisylves et forêts alluviales (ou de milieux humides), pour des raisons de définition et de délimitation à l'échelle de la France. Des espèces bioindicatrices de la qualité de ces milieux sont présentes dans le Tableau VII (liste de référence) et les retours de la consultation ont permis d'identifier certains sites tels que le bois de Maillance (01), les vallées de l'Asse et de la Durance (04, 05, 13, 83, 84), la vallée de l'Ibie (07), les ripisylves des Rhônes en Camargue (13, 30), la vallée de la Garonne (31, 82, 47, 33), la vallée de l'Hérault (34), les vallées de Lergue et de la Buège (34), les vallées de l'Adour et des Gaves (40, 64, 65), les vallées du Tech et de la Têt (66), la vallée de l'Argens (83) et les forêts alluviales du Rhin (67, 68) qui présentent « entre autres particularités, celle d'être soumises à des inondations en saison chaude – mai à juillet – ce qui leur impose une dynamique biologique particulière » (Callot, in litt.). Souvent ces zones présentent les quelques rares et derniers espaces « naturels » dans des régions très anthropisées, ce qui en retour présente moins de contraintes administratives et socio-économiques pour faire « passer le progrès » (TGV, voies rapides, centrales ...), mais on peut aussi penser qu'elles seront plus faciles à protéger car uniques. Cependant, y compris pour des peuplements spontanés en ripisylves, la proximité de l'homme (et donc l'atteinte à leur naturalité) est souvent perceptible par la colonisation d'essences allochtones (platane, buddleia, érable negundo ...). Un autre signe d'anthropisation, particulièrement visible par l'explosion des plantes nitrophiles, est l'importante richesse nutritive du milieu, artificielle car liée à l'apport massif d'eaux ayant, soit drainé des cultures, soit dilué les rejets de stations d'épuration.

D'autres milieux boisés, tels certains bocages qui présentent dans leurs haies une grande diversité d'essences et de nombreux arbres vétérans, taillés en têtard ou émondés, existent encore, çà et là, en France, dans un état de conservation acceptable. Nous n'avons pas entrepris leur identification. Il fut beaucoup question ces derniers mois du « scarabée qui arrête les bulldozers » dans les bocages sarthois (Brin, 1999). L'*Osmoderma eremita*, *Cetoniidae* biologiquement exigeant, peut être considérée comme une espèce « drapeau » et aussi « parapluie » car sa présence a obligé à mieux réfléchir aux impacts d'un tel tracé d'autoroute, en particulier au niveau des remembrements connexes à ce projet. Ce type de milieu existe aussi en d'autres rares endroits, comme par exemple dans le Levezou (12) où nous avons retrouvé

cette espèce. A la lecture de la décroissance de ces vieux bocages (Pointereau et Bazile, 1995), l'identification des derniers bocages de qualité est urgente. La longueur du linéaire est une indication de leur évolution, mais les replantations de haies ne pourront compenser les pertes des vieux bocages colonisés par des coléoptères saproxyliques rares et exigeants.

III.2 - Où sont les forêts de qualité ?

Une précaution prise lors du choix de l'échantillon était d'avoir une couverture homogène du territoire. Il s'agissait de répondre à une remarque issue de la consultation préliminaire (Brustel, 1998a, 1998b) et à la non représentation de régions entières dans l'identification des sites de qualité. En raison du bon taux de retour lors de la consultation, la répartition des contributeurs (Encart 5) présente beaucoup de similitudes avec la carte de répartition de l'échantillon (Figure 5), c'est-à-dire une répartition assez harmonieuse sur le territoire.

L'ensemble des sites de qualité présentés sous forme de tableaux (IX et X) est figuré en une seule carte (Figure 12), qui montre une répartition non homogène de tels sites à l'échelle de la France. Le taux de couverture du pays par les forêts (Figure 13) montre une configuration similaire. La corrélation s'avère importante ($r = 0,44$; *significatif à 1 %*) entre les deux séries de données qui sont à la source de ces cartes (nombre de forêts ou massifs distincts présents sur une partie d'un département et taux de couverture départementale par la forêt estimé d'après l'inventaire cartographique *CORINE Land Cover de 1992*). Par contre, les contributeurs ne sont pas là où le boisement est le plus important en France ($r = 0,12$; *non significatif à 10 %*).

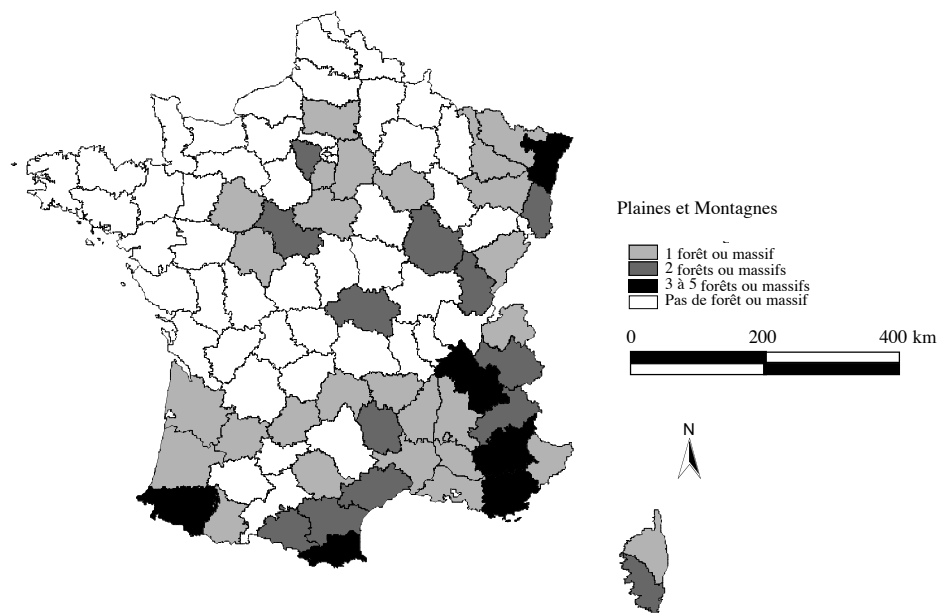


Figure 12 : Départements concernés par les principaux sites de qualité identifiés en France.

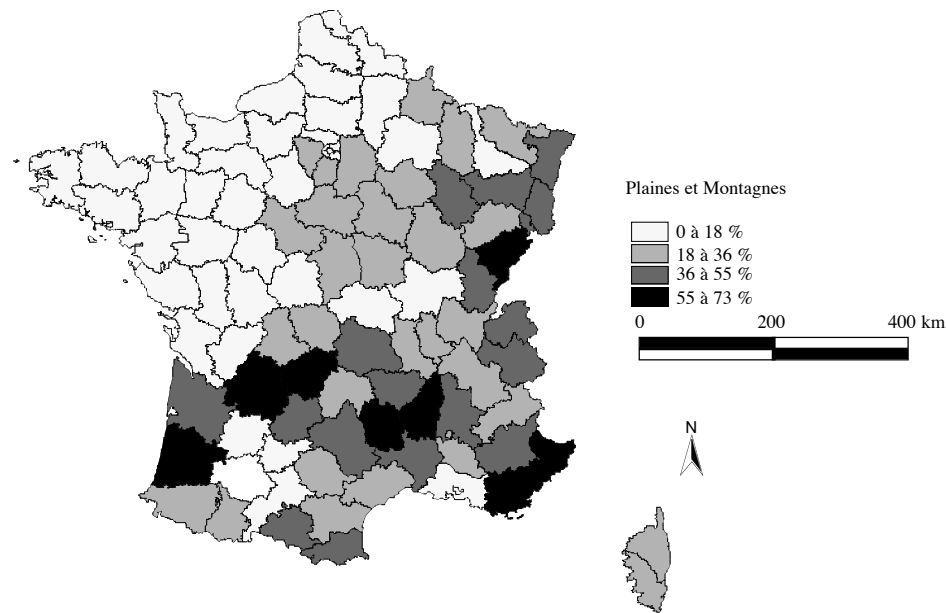


Figure 13 : Taux de couverture forestière des départements français, présenté par classes.

Que les forêts de qualité soient dans les régions boisées n'est pas très surprenant. La forêt a généralement été le dernier rempart de l'anthropisation, face, avant tout, à l'agriculture qui, au cours des siècles, s'est déployée en défrichant en priorité les meilleures terres (Carillon, 1979). Même si la forêt d'aujourd'hui a presque doublé depuis son seuil le plus bas atteint au début du XIX^e siècle (Ministère de l'Agriculture, 2000), ce redéploiement a commencé en priorité là où l'exode rural fut le plus fort, c'est-à-dire là où les terres étaient les plus ingrates et *a priori* aussi là où il restait des forêts anciennes. La position des forêts jugées de qualité aujourd'hui a sans doute hérité de quelques boisements peu anthropisés ayant eu la fonction de refuge dans des secteurs restés globalement forestiers, comme souvent en montagne. Il y a bien sûr nombre d'exceptions, en particulier en plaines et collines du bassin parisien et du bassin de la Loire où des forêts royales ont été maintenues avec plus ou moins de succès, malgré un environnement hostile (agriculture, grande densité de population) dans un état apte à y pratiquer la chasse ou pour y tirer quelques bois de marine ou de construction (Montgolfier et Natali, 1987 ; Luce, 1995). Cette observation n'exclut pas une autre réflexion, en lien cette fois avec la répartition de la source des informations : les forêts de qualité sont plus facilement identifiées sur les lieux de résidence, comme en témoigne au moins le niveau de connaissance des forêts du bassin parisien, et sur les lieux de vacances, dans les parties montagneuses et méditerranéennes de notre pays. De tels biais, liés à l'histoire de la forêt et à l'activité des entomologistes, mériteraient d'être analysés en détail ...

III.3 - La qualité évaluée est-elle en lien avec la biodiversité et la taille des sites ?

III.3.1 - Quatre forêts pour l'analyse

□ Données disponibles

Pour répondre aux questions posées, nous disposons de quatre forêts françaises qui permettent de mobiliser un jeu de données adéquat en terme de biodiversité des coléoptères, ordre qui représente 9600 espèces en France (Martinez et Gauvrit, 1997). Ces forêts, dominées par les feuillus et situées en plaines et collines, sont : la Forêt de la Massane (66) ; la forêt de Grésigne (81) ; le massif de Rambouillet (78) et le massif de Fontainebleau (77). Les inventaires couvrant l'ensemble des familles de coléoptères sont, respectivement, Dajoz (1965) pour la Massane ; Rabil (1992, 1995), Brustel et Clary (2000), Brustel (*sous presse*) pour la Grésigne ; Zagatti et al. (*in litt.* : 2001) pour Rambouillet et Cantonnet et al. (1997) pour Fontainebleau. L'ensemble de ces informations permet d'y dénombrer les espèces de notre liste de

référence (Tableau VII), soit davantage d'espèces que dans le tableau qui présente l'intérêt de ces quatre forêts (Tableau IX). Par la combinaison des différentes données de base, les caractéristiques de ces forêts sont présentées dans le tableau suivant (Tableau XI).

Tableau XI : **Caractéristiques générales et valeurs calculées pour quatre forêts**

		Potentiel sud	Massane	Grésigne	Potentiel nord	Fontainebleau	Rambouillet
Données	Coléoptères (RSC)		1256	2482		3532	879
	Bioindicateurs (RSB)	275	93	122	258	157	46
	Surface en Km ²		15	36		290	220
	RSC / RSB		13,5	20,3		22,5	19,1
Indices d'exigences	total If	624	191	255	624	343	95
	total If / RSB	2,3	2,1	2,1	2,4	2,2	2,1
	% If 1	29,7	29,0	24,6	29,7	23,6	21,7
	% If 2	32,7	36,6	41,8	32,7	34,4	50
	% If 3	37,7	34,4	33,6	37,7	42,0	28,3
Indices patrimoniaux	total Ip	763	223	303	716	403	106
	total Ip / RSB	2,8	2,4	2,5	2,8	2,6	2,3
	% Ip 1	0,7	2,2	1,6	0,4	0,6	2,2
	% Ip 2	37,5	62,4	53,3	37,6	48,4	65,2
	% Ip 3	45,5	29,0	40,2	46,1	44,6	32,6
	% Ip 4	16,4	6,5	4,9	15,9	6,4	0
total Ip /total If		1,22	1,17	1,19	1,15	1,17	1,12

(N.B. : Nous qualifions de « potentiel » la valeur liée au maximum de bioindicateurs que chaque sous-ensemble de forêts des Tableaux IX et X peut potentiellement abriter)

□ Nature des valeurs obtenues

Le premier groupe de données (« données » du Tableau XI) correspond aux informations recueillies au moyen des sources bibliographiques précédentes ou directement auprès des entomologistes locaux (surfaces concernées par les inventaires sources). La combinaison de données (par exemple le ratio « RSC / RSB » mentionné) donne une première idée par rapport aux questions posées : richesse en coléoptères nécessaire à l'occurrence d'un bioindicateur dans ce cas, en émettant l'hypothèse que la relation puisse être linéaire.

L'application des indices « Ip » et « If » est réalisée suivant deux approches : soit en dénombrant l'ensemble des bioindicateurs présents, qui une fois pondérés par leurs valeurs respectives (Ip ou If) sont sommés pour donner une valeur globale à la collection de chaque forêt (« total Ip » et « total If ») ; soit en part relative des classes d'espèces de chaque valeur d'indice par rapport aux potentialités de la liste générale (en tenant compte des différences nord / sud pour l'indice patrimonial) pour obtenir des représentations de chaque classe (% des Ip 1 à 4 et % des If 1 à 3). Quelques ratios sont ensuite donnés pour présenter la valeur moyenne des « Ip » et des « If » des bioindicateurs de chaque forêt qu'il convient de comparer aux « normes » propres au sud ou au nord du pays (« potentiel sud » et « potentiel nord »).

III.3.2 - Les relations entre les bioindicateurs et la qualité des forêts

□ Les mesures de la qualité et le classement des forêts

Pour un niveau croissant de qualité présumée, ces quatre forêts se classent comme suit : Fontainebleau > Grésigne > Massane > Rambouillet ; quelles que soient les données brutes ou les valeurs calculées pour appréhender ces différences (richesse globale connue en coléoptères, nombre de

bioindicateurs représentés, « *total Ip* », « *total If* », ...). Ces variables sont toutes liées à l'effort d'échantillonnage que l'on suppose bon pour ces forêts et ne sont pas indépendantes en raison du mode de calcul. Ainsi, il est normal que des valeurs absolues telles que « nombre de bioindicateurs », « *total Ip* » et « *total If* » soient orientées dans le même sens. Les corrélations très fortes entre ces valeurs le confirment ($0,998 < r < 0,999$). Ceci invite à aborder les niveaux de rareté des bioindicateurs présents sur des valeurs relatives.

Ces quatre forêts sont considérées comme étant de qualité par rapport à notre consultation. Les trois premières classées (Fontainebleau, Grésigne et Massane) sont considérées comme des exemples par la communauté scientifique, et ce depuis des années (Iablokoff, 1951, 1972). Le moindre intérêt de Rambouillet est plus particulièrement perceptible à la lecture du nombre de bioindicateurs représentés (deux fois moins qu'à la Massane et au mieux trois fois moins qu'en Grésigne ou Fontainebleau) avec des niveaux de rareté des espèces représentées plus bas (*total ip* / *B*). Le niveau moyen d'exigence des bioindicateurs est certes légèrement plus important à Rambouillet qu'à la Massane (*total If* / *RSB* = 2,07 contre 2,05), mais la valeur de référence de cet indice est supérieure dans le nord ($2,42 > 2,27$) et cette valeur tient d'avantage à la représentation des espèces moyennement exigeantes (% *If* 2) à Rambouillet, qu'à la bonne représentation d'espèces très exigeantes (% *If* 3), comme dans les trois autres forêts. Les proportions observées au niveau patrimonial (% *Ip* des bioindicateurs présents dans ces forêts) permettent de visualiser des distributions différentes (Figure 14).

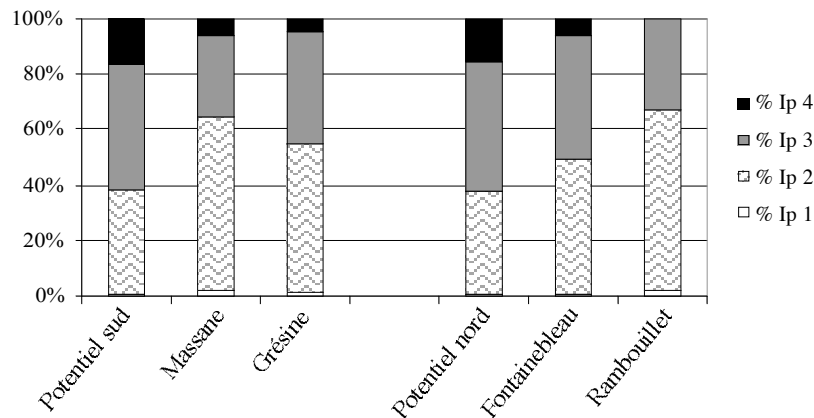


Figure 14 : Parts des valeurs de la rareté des bioindicateurs représentés dans quatre forêts

Ces représentations, à côté en particulier du potentiel global de la liste, évoquent des déficits plus ou moins importants des espèces les plus rares. Rambouillet tranche par la faiblesse de taxons rares : aucune espèce très rare (*niveau Ip* = 4) et part des plus rares inférieure aux autres forêts (% *Ip*3 + % *Ip*4).

Il serait utile de confronter différents inventaires (plus ou moins aboutis) aux différentes valeurs relatives présentées dans les colonnes « potentiels » pour, à terme, pouvoir établir à partir de quelles valeurs une forêt mérite, plus qu'une autre, un effort soutenu de conservation, comme le suggérait Barbalat (1997) au sujet de la liste de Speight (1989).

□ La biodiversité globale (Coléoptères) et les bioindicateurs retenus

Une propriété envisagée de notre liste de bioindicateurs (coléoptères saproxyliques) est d'aller dans le sens global de la biodiversité. Le rôle d'un bioindicateur étant d'atteindre indirectement une information, plus rapidement que l'information elle-même, la problématique soulevée est : le niveau de présence de nos bioindicateurs va-t-il dans le sens de la biodiversité globale des sites où ils ont été dénombrés ? En d'autres termes : les coléoptères saproxyliques retenus pour qualifier la valeur biologique sont-ils aussi des indicateurs de biodiversité ?

Pour dépasser la contrainte de quatre paires de données, il est possible de proposer deux « sites » théoriques supplémentaires : la France entière avec 300 bioindicateurs présents (Tableau VII) et 9600 coléoptères au total (Martinez et Gauvrit, 1997) et un milieu azoïque dont il existe bien des exemples, avec aucun coléoptère donc. La représentation graphique de cette relation supposée est ci-après présentée (Figure 15).

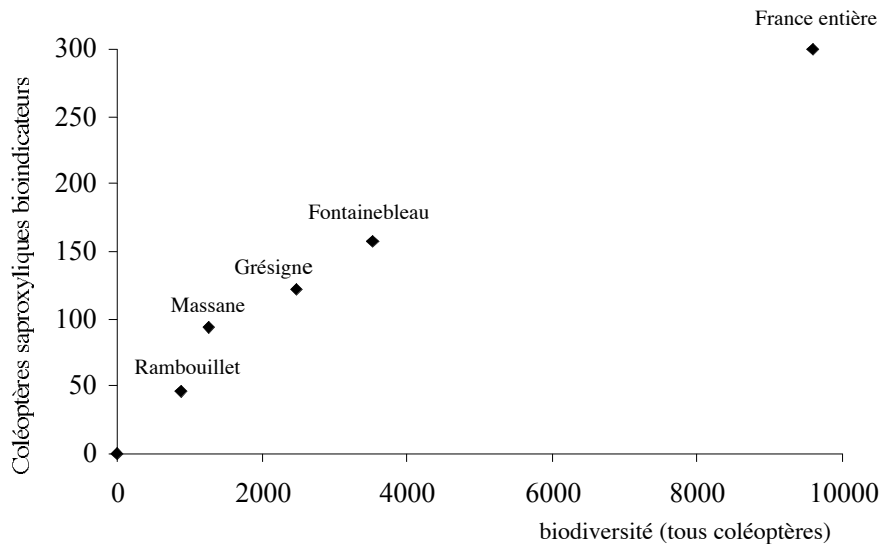


Figure 15 : Relation supposée entre nombre de bioindicateurs et biodiversité en coléoptères

La corrélation entre la biodiversité (vue sous l'angle de l'ensemble des coléoptères) et le nombre de bioindicateurs représentés, calculée à partir des quatre forêts, est positive et significative ($r = 0,96$, *significatif à 5 %*). Cette analyse illustre que les bioindicateurs retenus ont de grandes chances de signifier, par leur plus ou moins grande présence, le niveau de biodiversité globale des forêts (quels que soient les processus fonctionnels en cause, vu la grande diversité des traits de vie de l'ensemble des coléoptères), mais sur quatre forêts, il n'est pas possible de définir une relation précise. D'autre part, les données sur les bioindicateurs sont issues des inventaires globaux de coléoptères, ces deux valeurs sont donc liées à un effort d'échantillonnage équivalent pour une forêt mais qui est différent entre les sites. Il convient donc d'interpréter ce résultat avec prudence.

□ L'influence de la taille des sites

La configuration des sites, incluant la taille et l'hétérogénéité des milieux, peut être un facteur favorable à la biodiversité (Blandin, 1989). Un massif de grande taille aura plus de chance de couvrir une plus large gamme de milieux différents (gradient d'altitude, milieux ouverts ou forestiers, essences, représentation de différentes classes d'âge ...) et donc des communautés différentes. Il aurait donc été plus judicieux de prendre en compte des sites similaires (surfaces boisées et éventail altitudinal), au besoin en ne considérant qu'une partie de certains grands sites (par exemple, la comparaison Fanges / vallées d'Aspe et d'Ossau n'est pas équitable). Ceci n'est pas réalisable aujourd'hui en raison de la structure des données faunistiques disponibles, qui sont trop rarement localisées avec précision à l'intérieur des massifs forestiers.

Toujours dans la limite de nos données sur quatre sites, la taille de leurs zones d'inventaire des coléoptères a été confrontée aux valeurs précédentes (nombre de bioindicateurs et richesse globale en coléoptères). La taille des sites est ci-après visualisée, par rapport à ce jeu de données (Figure 16).

Pour le jeu de données disponibles, aucune relation logique ne peut être visualisée entre la taille des sites et le nombre de bioindicateurs ou entre la taille des sites et la biodiversité. Si les paysages arborés des massifs de Fontainebleau et de Rambouillet (comprenant aussi des zones ouvertes assez sauvages, comme

des marais ou des prairies : Larchant ...) tranchent par rapport aux paysages anthropisés qui les entourent, ce n'est pas le cas pour les forêts de Grésigne et de la Massane. La forêt de la Massane, au sens strict du terme, ne correspond qu'à une partie seulement des 336 ha (3,36 km²) de la réserve qui porte ce nom (Garrigue et Magdalou, 2000). Les données que nous avons utilisées sont celles de Dajoz (1965) qui a associé les hêtraies contiguës de Sorède dans son inventaire. En réalité, la Massane est bordée vers le nord et l'est par des peuplements plus thermophiles, dont la séparation est seulement matérialisée par des lignes de crêtes boisées. Vers l'ouest, il doit être possible, de proche en proche, de trouver des surfaces boisées continues sur l'ensemble des Albères, voire jusqu'en Cerdagne, située à 80 km de là. La circulation de la faune est donc probable, au moins sur la partie orientale des Albères qui couvre près de 160 km² de territoires forestiers. C'est à cette échelle que ce massif a été instruit dans notre liste (Tableau IX, à la colonne « Massane & Albères or. (66) »).

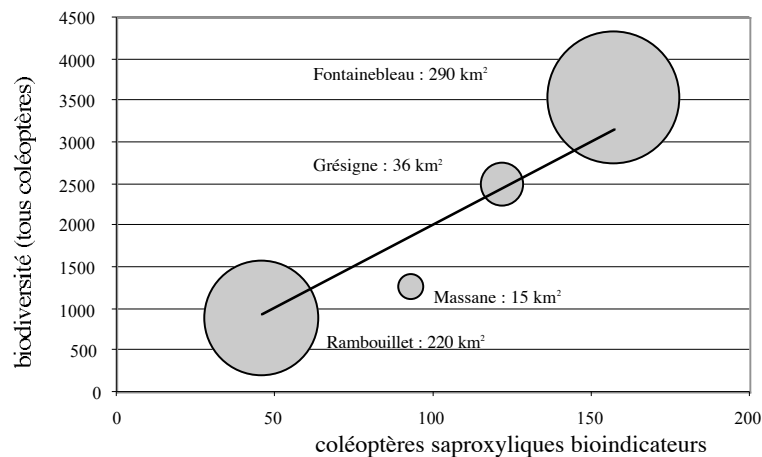


Figure 16 : Taille de quatre sites (diamètre des ronds gris) et la relation « bioindicateurs / biodiversité en coléoptères ».

La réflexion est tout à fait comparable pour la Grésigne. Cette forêt domaniale est une entité d'un peu plus de 3500 ha, assez homogène sur le plan géologique (Permien), des peuplements (chênaies-charmaies dominantes) et de la gestion (forêt soumise), par rapport à son environnement immédiat. Au nord-est, des peuplements dominés par le chêne pubescent s'étendent sur des terrains calcaires. En dehors des vallées de la Vère et de l'Aveyron, toutes proches (dont les boisements sont très variés), les chênaies thermophiles atteignent et occupent le Quercy, sans réelles barrières, naturelles ou anthropiques.

On touche ici au problème de la définition des limites forestières et de la configuration spatiale de la forêt à prendre en compte dans ce type d'évaluation.

III.4 - Essai de typologie des forêts de qualité

III.4.1 - Limites d'interprétation de la qualité des forêts

Plusieurs éléments traduisent l'intérêt des sites qui figurent dans les Tableaux IX et X. Il y a en premier lieu le nombre d'espèces représentées (nombre de « X ») et aussi celles qui potentiellement pourraient y être (« ? »). Globalement, la richesse des sites (somme des « X » et « ? ») permet de visualiser des différences. Dans ces inventaires, les valeurs de chaque espèce sont contrastées (*Ip* de 1 à 4 et *If* de 1 à 3), ce qui permet aussi de calculer des valeurs globales pour chaque forêt. A ce stade, il semble aisé de classer les forêts identifiées sur une échelle de valeur. Pourtant, deux limites principales apparaissent : le problème d'homogénéité des cadres descriptifs pour la comparaison des sites et le problème de la signification des inventaires en espèces indicatrices des différents sites.

□ **Problème d'homogénéité des cadres descriptifs pour la comparaison des sites**

La première limite à une démarche globale de comparaison est bien entendu que les tableaux sur les forêts de plaines et collines et sur les massifs de montagne sont construits différemment (nombre d'espèces et espèces). A l'intérieur même des tableaux, la position au Nord ou au Sud implique également une prudence car les indices sur les espèces et leurs possibles occurrences (« / » pour l'Ip) ne sont pas homogènes. Deux possibilités de comparaison se présentent alors :

- √ soit les forêts sont comparées dans des cadres homogènes (position géographique et altitude),
- √ soit les valeurs attribuées aux forêts sont transformées en valeurs relatives par rapport aux valeurs maximales représentées par l'ensemble des espèces potentielles à chaque grand type de milieux (chaque valeur – Ip, If et le nombre d'espèces - pouvant atteindre un maximum différent suivant le tableau et la position géographique à l'intérieur du tableau considéré) : comme réalisé précédemment pour les forêts de Rambouillet, Massane, Grésigne et Fontainebleau.

Dans le premier cas, il n'y a pas de biais méthodologique pour classer les sites. Il suffit de choisir les critères et de réaliser des simulations successives de classement sur, par exemple : le nombre d'espèces bioindicatrices, la valeur globale des indices ou, si l'on veut donner davantage de poids à la rareté, le nombre d'espèces les plus rares ($Ip = 4$). Ceci a le mérite d'une certaine rigueur (comparer ce qui est comparable) mais ne répond pas pleinement à la volonté d'une comparaison nationale des sites les plus intéressants pour des efforts conservatoires.

Dans le deuxième cas, l'effort d'homogénéisation des valeurs attribuées aux différentes forêts ne comblera sans doute pas toutes les différences des cadres comparatifs, mais l'ensemble des forêts des Tableaux IX et X représentent un échantillon suffisant pour une aide analytique au moyen d'un outil d'analyses multivariées.

□ **Problème de la signification des inventaires en espèces indicatrices des différents sites**

Ce qui semble le plus objectif à la lecture des Tableaux IX et X est le niveau d'inventaire de chaque site. Le nombre de données par site est le fruit d'une méthode de collecte homogène pour toutes les forêts identifiées (bibliographie et contributions). Cette « richesse » est pourtant la traduction de deux informations a priori indépendantes : la richesse réelle des forêts (i.e. sa qualité) et notre niveau de connaissance des espèces présentes dans les différentes forêts du territoire. Par exemple, la forêt de Born (Dordogne), reconnue de qualité par Speight (1989), n'est pas connue pour ses coléoptères saproxyliques, y compris par un collègue coléoptériste chevronné ayant largement contribué à la connaissance des richesses de ce département (Secq, comm. pers). Cette forêt héberge sans doute quelques syrphes intéressants et doit être mieux connue sur ce registre... Plus généralement, il est logique de penser que certaines forêts qui apparaissent avec de nombreuses données dans nos tableaux ne sont en réalité pas plus intéressantes que d'autres, moins bien connues.

Tenter de distinguer le niveau de connaissance des forêts de leurs qualités intrinsèques réelles suggère de réfléchir aux critères qui, seuls ou combinés, pourraient traduire ces différences.

III.4.2 - Critères et valeurs comme variables pour l'analyse typologique

La typologie des forêts doit tenir compte des limites précédemment évoquées. Ayant choisi une assistance par l'analyse multivariée, il sera donc question de données relatives pour un traitement exploratoire sur l'ensemble des forêts des Tableaux IX et X. L'ensemble des données essayées pour atteindre les résultats qui suivent, sont présentées en Annexe 4.

□ **La présence des bioindicateurs**

La première variable que nous considérons est le nombre de bioindicateurs présents (« RSB » : pour richesse spécifique en bioindicateurs), c'est-à-dire, le nombre de « X » auxquels nous avons également choisi d'ajouter les données de « présence probable » (« ? »), pour chaque site. Cette valeur est a

priori et avant toute autre considération une indication de qualité. Elle pourrait aussi traduire d'autres informations comme le niveau de connaissance. Naturellement, la donnée la plus objective pour comparer l'ensemble des sites est la part relative de cette valeur par rapport au potentiel de la liste qui s'applique au milieu considéré (nommée « % *RSB* / potentiel »).

□ Variables traduisant la qualité des forêts

Suite à l'analyse exploratoire de la section précédente (sur quatre sites), les variables à identifier pour traduire spécifiquement la qualité des forêts ne doivent pas être a priori corrélées, par le mode de calcul, à la variable « intégratrice » correspondant à la richesse en bioindicateurs. Pour tendre vers un contraste théorique, nous avons retenu la présence des espèces les plus rares, seulement. Il s'agit donc des valeurs « $I_p = 4$ » et « $I_f = 3$ » représentées dans chaque inventaire. Ces variables sont indépendantes, aussi bien suivant la position de la forêt qui influe sur la valeur « I_p », que sur les espèces elles-mêmes dont les composantes de la rareté (I_p et I_f) sont évaluées distinctement. Les valeurs relatives correspondantes sont nommées « $if3$ / potentiel (%) » et « $ip4$ / potentiel (%) » dont le mode de calcul est similaire à la variable relative calculée pour « *RSB* ».

□ Variables traduisant la connaissance des sites

L'appréciation du niveau de connaissance des sites n'est pas évidente, d'autant que rien n'a été prévu sur ce registre lors de notre collecte de données. A la réflexion, nous n'avons pas trouvé une donnée objective et directe pour traduire ce type d'information. Indirectement par contre, le dénombrement dans la bibliographie des signalements des sites est envisageable, comme nous l'avons vu faire pour évaluer la représentation de taxons, de milieux ou de stratégies méthodologiques (Blandin, 1986 ; Lhonoré, 1999). Cette méthode dont la garantie de succès semblait aléatoire n'a pas été tentée.

Comme nous l'avons évoqué à la présentation de la liste (Tableau VII), la maîtrise taxinomique et l'attrait suscité par les différentes familles de coléoptères varient suivant les entomologistes. Les taxons les plus souvent collectés et étudiés sont en particulier les *Buprestidae*, les *Cerambycidae*, les *Cetoniidae* et les *Lucanidae* (représentants nommés « *TB* + » par la suite, pour taxinomie maîtrisée des bioindicateurs). Les autres familles sont en général connues par un moins grand nombre d'entomologistes (représentants nommés « *TB* - » par la suite, pour taxinomie moins maîtrisée des bioindicateurs). La représentation de ces deux groupes d'espèces est assez équilibrée dans les listes partielles des Tableaux IX et X : respectivement ; 39 et 46 dans le tableau « plaines et collines » ; 27 et 32 dans le tableau « montagnes ». Le rapport entre les taxons « moins maîtrisés » et ceux qui le sont davantage (« *TB* - / *TB* + ») devient alors une illustration indirecte de l'effort de connaissance porté sur les sites, avec une norme commune à l'ensemble des milieux qui s'établit à 1,18. Au-dessus de cette valeur, ceci signifie une meilleure connaissance des taxons les moins usités, que nous interprétons comme un signe de bonne connaissance faunistique générale. En dessous de cette valeur, ce sont les « grosses bêtes » qui sont davantage connues : signe d'un effort de connaissance sans doute plus limité.

Sur un autre registre, l'inventaire des sites avec deux types de données (« *X* » et « ? ») peut renseigner sur un autre niveau de connaissance. Le rapport entre les dénombrements de ces deux valeurs en chaque lieu (dans le sens « ? / *X* ») est aisé à comprendre. Le « ? » signifie une donnée à proximité ou imprécise sur le secteur, la part des « ? » est donc un signe de méconnaissance ou, éventuellement, une connaissance du secteur égale ou supérieure à la forêt elle-même. La part des « *X* » est au contraire signe de données avérées sur la forêt. Une large part de « *X* », voire une représentation unique de ce type de valeur, est signe de bonne connaissance de la forêt ou, dans d'autres cas, de forêt plus ou moins bien connue dans une région sans données complémentaires (très dégradée ou mal étudiée).

III.4.3 -Analyses multivariées

□ Analyse en composantes principales sur variables de « connaissance » et de « qualité ».

Après quelques simulations, pour saisir l'orientation et les liens existants entre les différentes variables calculées pour l'ensemble des forêts, les cinq variables que nous venons de présenter en détail ont été utilisées : « % RSB / potentiel », « if3 / potentiel (%) », « ip4 / potentiel (%) », « ? / X » et « TB - / TB + ». Les deux forêts corses (« Aitone » et « Vivario et Vizzavone »), dont les niveaux d'inventaire étaient nettement plus bas que l'ensemble des autres forêts, n'ont pas été retenues dans les calculs de l'ACP, mais sont ensuite réincorporées au jeu de données dans la suite des analyses. Il s'avère en effet, même si leurs inventaires permettent de calculer l'ensemble des cinq variables, que ces forêts ont toutes les chances d'être de qualité, mais qu'elles sont a priori trop méconnues. Il est possible cependant, dans le cas présent d'une faune insulaire en général plus pauvre en espèces que des milieux continentaux, que le potentiel faunistique (dont bioindicateurs) soit aussi plus limité pour ces forêts.

Deux axes (de valeur propre >1), expliquant à eux seuls 78 % de la variance totale, se dégagent sur le résultat d'analyse présenté en Figure 17. Toutes les variables y sont bien représentées (qualité de représentation > 70 %). L'axe horizontal (premier axe factoriel) porte 55 % de l'information.

La première remarque est la forte corrélation positive de trois variables avec l'axe horizontal. Il s'agit des deux variables synonymes de grande qualité des sites (If3 et Ip4) ainsi que la richesse de l'inventaire en bioindicateurs que nous aurons tendance à accepter maintenant comme étant avant tout une indication de qualité.

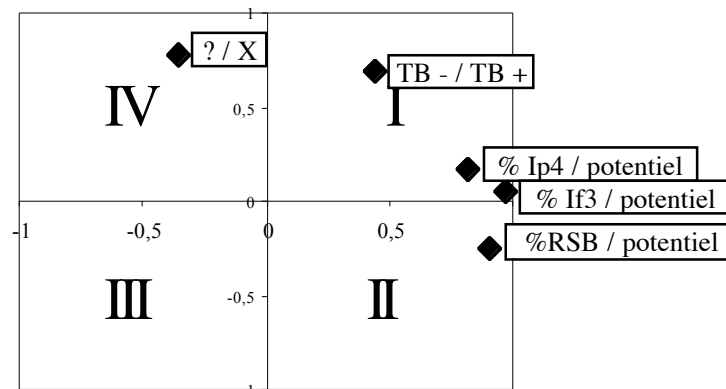


Figure 17 : Projection des 5 variables retenues sur un plan de l'ACP (deux premiers axes).

Le découpage du graphique (Figure 17) en quatre secteurs (« I, II, III et IV ») est l'occasion de qualifier a priori les forêts qui y seront ensuite projetées. La complexité des informations portées par l'axe vertical et le positionnement des variables porteuses d'informations sur la connaissance nous invite « à sortir des axes » et à « raisonner sur les secteurs ».

- ✓ Compte tenu du poids de l'axe horizontal et de la place occupée par les variables « signifiant la qualité », le secteur I+II du plan factoriel concerne une plus grande qualité et le secteur III+IV, une qualité plus faible.
- ✓ En relation avec la position de la variable « TB - / TB + », le secteur I concerne l'effort de connaissance faunistique la plus fine, alors que le secteur III est synonyme de « chasse aux grosses bêtes brillantes ».
- ✓ La variable « ? / X », projetée dans le secteur IV, y marquerait le siège de la moindre connaissance, ou d'une connaissance moins orientée sur une forêt que sur sa région environnante. La proximité de la variable et de l'axe vertical, nous incite à parler d'une connaissance très orientée dans le secteur II+III et plus particulièrement de bonne connaissance en II puisqu'il convient de tenir compte dans ce cas de

l'information « connaissance » contenue dans la richesse en bioindicateurs. Le secteur III concernerait un niveau de connaissance très relatif si l'on tient compte de la variable « $TB - / TB +$ ».

□ Classification hiérarchique des forêts et leur représentation sur l'ACP.

Les deux forêts corses ont été réincorporées dans le jeu de données à ce stade de l'analyse. Le but d'une classification est surtout de confronter la réflexion à une nouvelle organisation des données et de trouver une assistance pour positionner le moins arbitrairement possible la « barre » entre différents sous-ensembles de forêts.

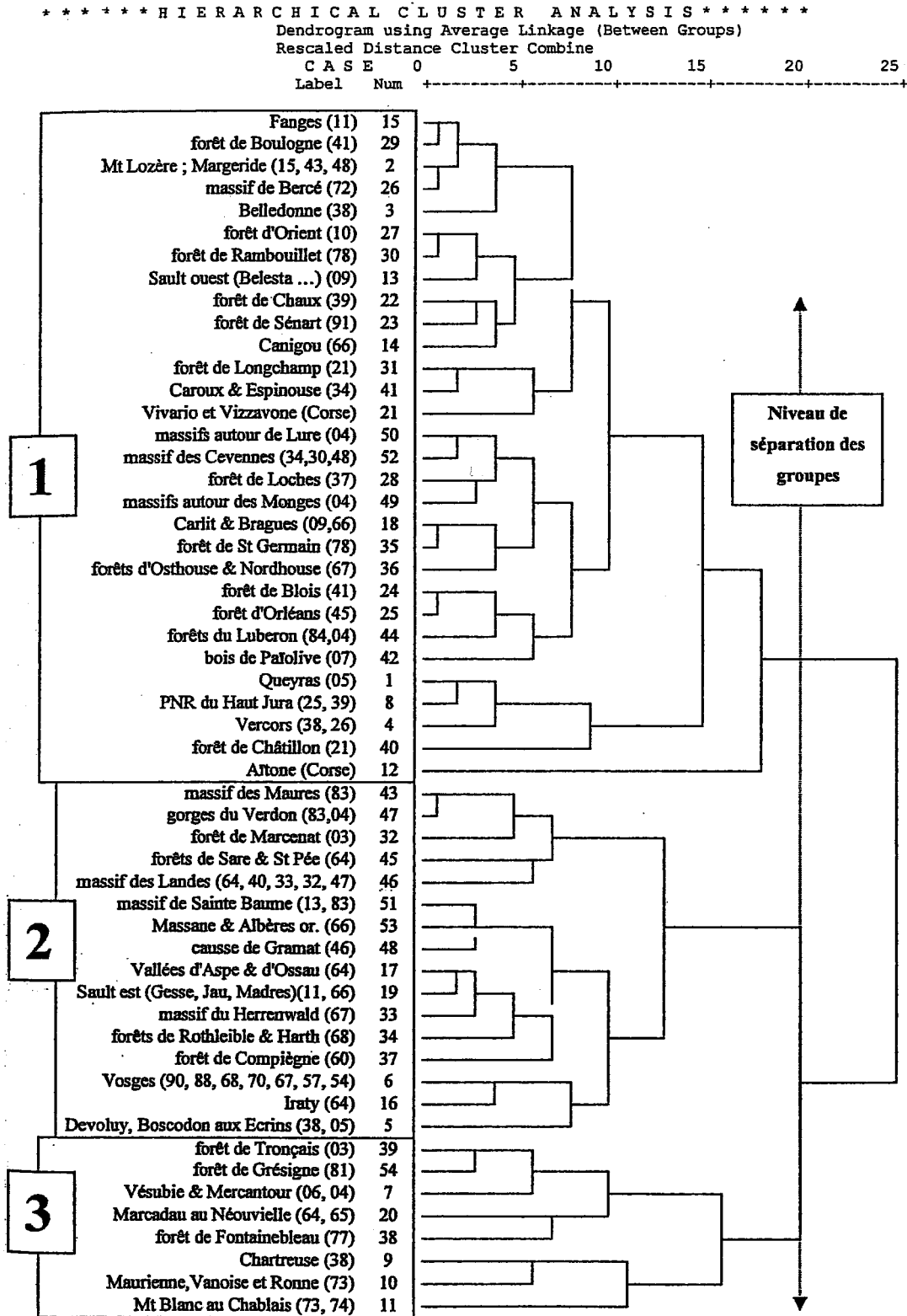


Figure 18 : Classification des sites en trois groupes

La classification a plus particulièrement porté sur le niveau de qualité des sites. La variable « ? / X » a été écartée ponctuellement dans l'analyse de classification en raison de l'information ambivalente qui pouvait lui être associée et, par la même occasion, des résultats peu satisfaisants dus à sa présence. Techniquement, « la distance moyenne entre classes » a été utilisée pour la méthode d'agrégation et la « distance euclidienne » pour la métrique. Sur l'arbre obtenu (Figure 18). Malgré quelques effets de chaîne qui demeurent, la distinction des trois premiers groupes identifiés nous semble logique par rapport aux quelques forêts que nous connaissons le mieux. Aller davantage dans le détail des ramifications est possible, mais le risque d'une trop grande subjectivité dans les appréciations est alors à redouter. Le regroupement obtenu permet une plus grande visibilité dans la projection sur l'ACP de l'ensemble des 54 forêts identifiées (Figure 18 bis) qui, rappelons-le, sont désignées « forêts de qualité en France » suite à notre consultation. La qualification « plus ou moins connues et de qualités variables » peut maintenant être plus clairement précisée.

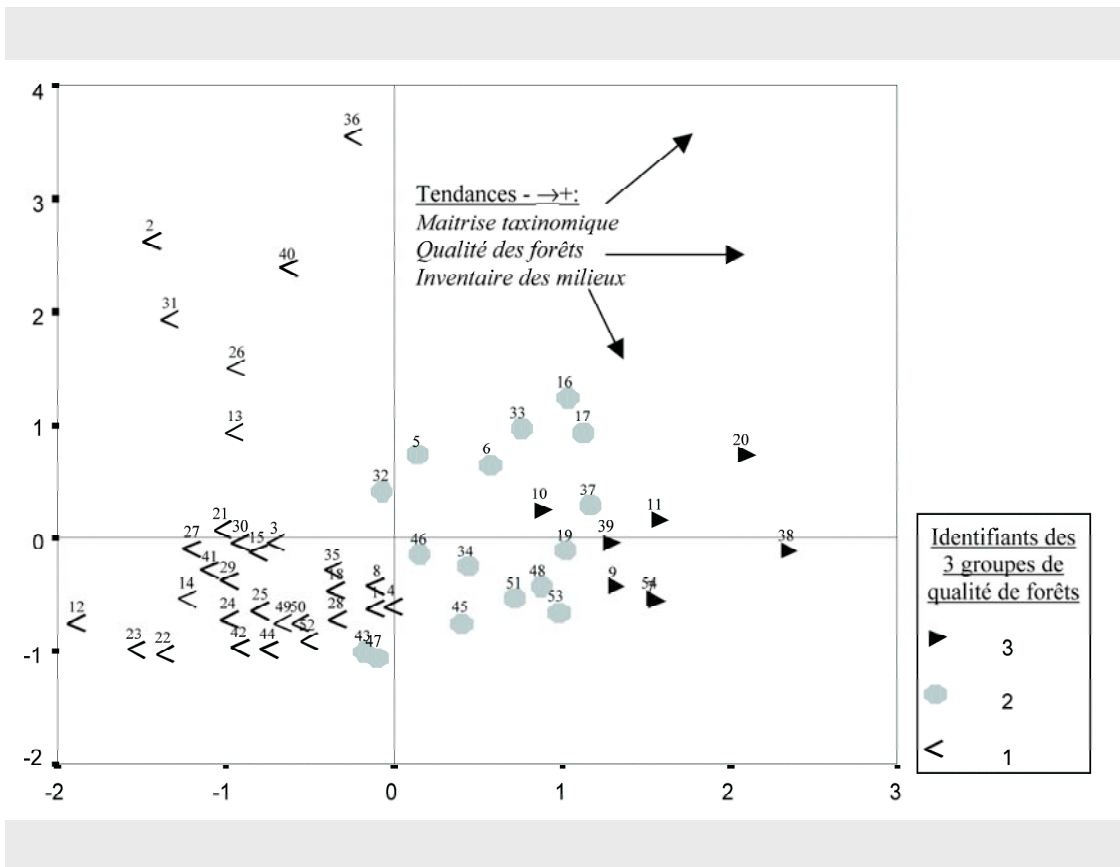


Figure 18 bis : Positions des 54 forêts, en trois groupes de qualité, sur le premier plan factoriel de l'ACP précédente.

(NB Figure 18 bis : Les étiquettes correspondantes aux numéros des forêts feuillues de plaines et collines et des massifs de montagne sont celles de la Figure 18 et de l'annexe 4, et seront reprises dans la typologie. Les identifiants des trois groupes de qualité de ces sites se situent sur un gradient croissant de « 1 = qualité moins bonne ou incertaine » à « 3 » pour les meilleurs niveaux.)

La première remarque est que, de gauche à droite (matérialisé par la séparation des trois groupes de la classification), le gradient de qualité montre des contrastes assez nets.

La majorité des forêts se situe dans la partie basse du plan, ce qui indique un bon effort d'inventaire et une riche collecte de données. Quelques sites du nord-est de la France méritent cependant des explications car leur position dans cette projection pourrait être mal interprétée. Le n°36 (petites forêts alsaciennes d'Osthause et Nordhouse) et également les points n°33 (massif du Herrenwald) et n°6 (Vosges) sont

« pénalisés » par leur rapport « ? / X » qui dans leur cas ne signifie pas une mauvaise connaissance, bien au contraire. La grande quantité d'informations accumulées (listes et cartographies) par les coléoptéristes dynamiques de la Société Alsacienne d'Entomologie dans leurs différents catalogues a permis de mentionner (« ? ») toutes les observations réalisées dans les parages de ces forêts, aussi bien connues que leurs environnements proches.

Au sujet de la maîtrise taxinomique, une observation flagrante est la concentration des forêts dans le secteur III du plan factoriel, et plus généralement, comme nous venons de le dire, dans la partie basse du plan. La faunistique en entomologie, portée surtout par une poignée d'amateurs, trouve peut-être là une illustration. De nombreuses familles de coléoptères sont très peu étudiées (absence de collecte ou problèmes d'identification). Ainsi, l'évaluation des milieux repose davantage sur les « grosses bêtes brillantes » que sur l'ensemble des descripteurs biologiques de la qualité, dont certains représentants sont petits, peu colorés, discrets ...

III.4.4 -Proposition de typologie des forêts françaises sur les registres de la qualité et de la connaissance

☐ Observations préliminaires

A ce stade de l'analyse, une typologie des sites est possible sur le double registre de la qualité (rareté des bioindicateurs qui y sont connus) et du niveau de connaissance (maîtrise taxinomique et niveau d'inventaire). Nous séparerons à nouveau les forêts feuillues de plaines et collines et les massifs forestiers de montagne. En amont de cette typologie, quelques forêts situées sur les marges des groupes de la classification ont été réexaminées au moyen de leurs valeurs calculées (Annexe 4). Trois massifs de montagne de la classe « 1 » méritaient d'être « repêchés » à la lecture de ces seules valeurs : Parc Naturel Régional du Haut Jura, massif du Queyras et massif du Vercors. Plus généralement, et compte tenu du contexte et des listes de référence qui comprennent un niveau moyen de rareté bien plus grand pour les forêts de montagne (cf. Ip des espèces des Tableaux IX et X), un décalage d'une classe de typologie est donc logique entre les forêts de plaines et collines et les massifs de montagne. La typologie que nous pouvons maintenant dresser correspond à l'aboutissement de la démarche (Tableau XII et Tableau XIII).

☐ Aboutissement et synthèse des résultats

Tableau XII : Typologie des forêts feuillues de qualité des plaines et collines françaises

		Qualité (= état de conservation évalué par les coléoptères saproxyliques)					
		n°	très grande qualité	n°	grande qualité avérée	n°	qualité moyenne avérée
Connaissance	bonne	38	forêt de Fontainebleau (77)	32	forêt de Marcenat (03)	22	forêt de Chaux (39)
		39	forêt de Tronçais (03)	33	massif du Herrenwald (67)	23	forêt de Sénart (91)
		54	forêt de Grésigne (81)	34	forêts de Rothleible & Harth (68)	26	massif de Bercé (72)
				37	forêt de Compiègne (60)	27	forêt d'Orient (10)
				46	massif des Landes (64, 40, 33, 32, 47)	30	forêt de Rambouillet (78)
				48	cause de Gramat (46)	35	forêt de St Germain (78)
						36	forêts d'Osthouse & Nordhouse (67)
						40	forêt de Châtillon (21)
				grande qualité avérée (potentiellement très grande)		qualité moyenne avérée (potentiellement plus grande)	
	perfectible			43	massif des Maures (83)	24	forêt de Blois (41)
				45	forêts de Sare & St Pée (64)	25	forêt d'Orléans (45)
				47	gorges du Verdon (83,04)	28	forêt de Loches (37)
				51	massif de Sainte Baume (13, 83)	29	forêt de Boulogne (41)
				53	Massane & Albères or. (66)	31	forêt de Longchamp (21)
						41	Caroux & Espinouse (34)
						42	bois de Païolive (07)
						44	forêts du Luberon (84,04)
						49	massifs autour des Monges (04)
						50	massifs autour de Lure (04)
						52	massif des Cevennes (34,30,48)

Tableau XIII : Typologie des massifs de qualité des montagnes françaises

		Qualité (= état de conservation évalué par les coléoptères saproxyliques)					
		n°	qualité exceptionnelle	n°	très grande qualité avérée	n°	qualité avérée
Connaissance	bonne	7	Vésubie & Mercantour (06, 04)	6	Vosges (90, 88, 68, 70, 67, 57, 54)	13	Sault ouest (Belesta ...) (09)
		9	Chartreuse (38)	16	Iraty (64)		
20		Marcadieu au Néouvielle (64, 65)	17	Vallées d'Aspe & d'Ossau (64)			
Connaissance	perfectible			très grande qualité avérée (potentiellement exceptionnelle)		qualité avérée (potentiellement plus grande)	
		10	Maurienne, Vanoise et Ronne (73)	1	Queyras (05)	2	Mt Lozère ; Margeride (15, 43, 48)
		11	Mt Blanc au Chablais (73, 74)	4	Vercors (38, 26)	3	Belledonne (38)
				5	Devoluy, Boscodon aux Ecrins (38, 05)	12	Aitone (Corse)
				8	PNR du Haut Jura (25, 39)	14	Canigou (66)
						15	Fanges (11)
						18	Carlit & Bragues (09,66)
						21	Vivario et Vizzavone (Corse)

(N.B. : L'ensemble du vocabulaire identifiant les lignes et colonnes des deux tableaux restent des notions très relatives. Une connaissance de la faune jugée « bonne » en cet endroit est, bien entendu, une appréciation signifiant que la connaissance faunistique y semble meilleure que sur les sites des lignes « connaissance perfectible ».)

➤..... IV - DISCUSSION

L'intérêt des résultats qui précèdent porte en premier lieu sur la méthode de collecte et de choix des données, qui nous semble originale par l'emprunt de méthodes d'enquête propres aux sciences sociales. Les causes de la rareté actuelle des espèces et de la valeur biologique des forêts méritent d'être examinées sous les angles biogéographique, paléoécologique et historique. Il s'agit d'apporter des éléments de discussion sur les patrons de rareté des espèces (tels qu'ils ont été admis par l'échantillon enquêté) et l'histoire des forêts retenues.

Les résultats apportent des éléments sérieux de justification pour des actions concrètes de conservation, à négocier avec les gestionnaires des milieux boisés.

IV.1 - Origine des espèces rares et des lambeaux de naturalité

Tous les écosystèmes sont le produit d'une histoire à la fois écologique (climatique, biologique, géologique ...) et humaine. En biogéographie, la répartition des espèces est une traduction de ce vaste ensemble de facteurs. La présence et l'absence avérées des taxons dans certaines forêts sont en lien avec ces facteurs dont les effets propres sont difficiles à isoler. Certaines études paléontologiques et les études comparatives de sites à forte naturalité par rapport à d'autres modifiés par l'homme, permettent cependant de mettre en évidence des facteurs explicatifs de la rareté de certains taxons et de la valeur biologique des forêts qui les hébergent.

IV.1.1 - Distributions d'origine pré-glaciaires

Les coléoptères, si diversifiés et si répandus aujourd'hui, sont le produit d'une lente coévolution entre eux, avec le reste de la faune, mais surtout avec la flore qu'ils exploitent en premier lieu. Leurs premiers ancêtres sont connus du Permien mais leur origine remonte sans doute au Carbonifère où ils ont pu être xylophages dans leurs premiers états, comme ce fut établi pour ceux du début du secondaire (Paulian, 1988). Au Jurassique, les plus importantes familles devaient être établies avant même l'apparition des premières plantes à fleurs, et des genres actuels vivaient au début du tertiaire comme en attestent des fossiles inclus dans les ambres (*ibid.*). Quelques genres et espèces actuels de Buprestidae ont également été reconnus sur des fossiles dans des dépôts lacustres de l'Oligocène dans une carrière de schistes

bitumineux du Puy-de-Dôme (Balazuc et Descarpentries, 1964a, 1964b). Au début du quaternaire, la majorité de la faune actuelle existe, et les fluctuations climatiques, entre glaciations et réchauffements, s'accompagnent de retraits et de redéploiements successifs de nos faunes, des parties sud-européennes aux zones boréales (Paulian, 1988 ; Buckland et Coope, 1991 ; Buckland et Dinnin, 1993 ; Hewitt, 1999).

Dajoz (1977) mentionne deux espèces comme « *des reliques d'une faune chaude préglaciaire (...)* actuellement en voie de disparition » en raison de leur distribution par stations isolées, ce qui ne correspond actuellement à aucune logique biogéographique évidente. *Ogmoderes angusticollis* (Bothrideridae) est présent du Sud de la France à la région du Cap (Afrique du Sud). Nous avons observé l'émergence, du 24/06 au 4/07/98, de 7 exemplaires de cette espèce, à partir de branches mortes de chênes récoltées à Signes (Var) et nous signalons aussi un exemplaire pris à la lumière à Millas (Pyrénées-Orientales) le 21/07/99 (F. Soldati leg.). *Xylolaemus fasciculosus* (Colydiidae) est connu de stations isolées depuis le sud de la Suède jusqu'à l'Afrique du Sud également. Pour ce dernier, après un siècle d'absence de données en France (Dajoz, 1977), de nouvelles observations confirment sa présence en Corse, au col de Larone en 1961 (Schaefer, 1964) et à Solenzara en 1986 (Dauguet, 1994).

Certaines des espèces de coléoptères saproxyliques les plus rares de notre faune (Ip = 4) peuvent avoir une répartition biogéographique de type holarctique, ce qui illustre leur existence ancienne. Quelques espèces sont en effet présentes dans quelques localités d'Europe et également en Amérique du Nord (sans être des cosmopolites déplacés par les activités humaines), comme *Epiphanis cornutus* (d'après Iablokoff, 1951), *Calytis scabra* (d'après Dajoz, 1971), *Tragosoma depsarium* (d'après Villiers, 1978), *Stephanopachys substriatus* (d'après Lesne, 1901) ... Bien que très rares, ces espèces présentent une aire de répartition très grande et il n'est pas exclu qu'elles puissent être des reliques parmi les plus anciennes de notre faune actuelle, au même titre que les représentants isolés appartenant à des familles typiquement tropicales : *Paussidae*, *Rhysodidae* et *Brenthidae*.

IV.1 2 - Reliques glaciaires, rescapées des pressions humaines

Dajoz (1977), au sujet des *Colydiidae* et *Bothrideridae*, souligne que les espèces de fin de processus de saproxylation, liées à de « *vieilles forêts non ou à peine remaniées par l'homme* », sont « *actuellement en voie de raréfaction dans toute l'Europe et leur aire de répartition est de plus en plus fragmentée en raison de la destruction de leur habitat* ». Cette phrase illustre une conviction déjà largement abordée : les stades terminaux de la dégradation du bois, qu'ils se situent à l'intérieur de cavités en partie évidées ou dans des gros volumes très cariés au sol, sont des signes de maturité des milieux, dont la présence continue au cours des siècles est suggérée par les espèces hôtes sténoèces qui y sont encore présentes. Ceci constitue pour nous un signe tangible de naturalité. Ces espèces, aujourd'hui rares et liées aux vestiges de forêts primaires de la sortie du dernier épisode glaciaire, sont appelées « *Urwaldrelikt* » (*auct.*). La question des atteintes à la naturalité des milieux, dont le « comment » a déjà été partiellement discuté lors de la synthèse sur l'écologie des coléoptères saproxyliques, mérite un approfondissement sur le « quand » ces atteintes ont été les plus préjudiciables.

□ « *Urwaldrelikt* » et causes anthropiques

La pression des hommes sur les milieux boisés a été différente suivant les époques et les lieux. En Provence par exemple, dans une étude à Tourves dans le Var, les premiers signes palynologiques d'anthropisation des couverts boisés sont établis à environ 7000 BP (BP = « *before present* » = décompte à partir de 1950) et des signes majeurs de modification et de recul de la faune coléoptérique à 4300 BP (Andrieu-Ponel et Ponel, 1999). Les études paléontologiques portant sur l'Holocène en Grande-Bretagne sont certainement les plus avancées. La synthèse de Buckland et Dinnin (1993) est particulièrement intéressante pour comprendre le rôle joué par les hommes dès le Néolithique dans le recul des forêts et les atteintes aux faunes saproxyliques. La présence passée de certaines espèces et leur disparition aux alentours de 3000 BP (Age de bronze) est établie en Angleterre pour *Bothrideres contractus*, *Cerambyx cerdo*, *Dromeolus barnabita*, *Isorhipis melasoides*, *Platycerus caraboides*,

Porthmadius austriacus, *Pycnomerus terebrans*, *Mycetina cruciata*, *Peltis grossum* et *Rhysodes sulcatus*, pour ne reprendre que les espèces de notre liste de référence (Tableau VII). Il est plausible d'interpréter ces disparitions comme le résultat des incendies volontaires de défrichement qui ont entraîné la régression des milieux forestiers, par le morcellement, les modifications d'essences et les continuités de genèse de certains habitats (comme les gros volumes cariés et humides de bois au sol) (*ibid.*). En raison de l'ancienneté de ces atteintes, et même si la date mesurée sur des restes ne constitue pas une preuve formelle de disparition à cette époque, ces espèces n'existent plus aujourd'hui dans ce pays. La cause anthropique est jugée majeure dans ces extinctions, même s'il est possible que l'atteinte envers les milieux ait pu être plus « douce » et « progressive » que ce que l'homme moderne peut accomplir grâce à la mécanisation. Ces auteurs justifient ces conséquences en reprenant un fondement de biologie des populations : « *Local extinction is the prelude to total extinction* (L'extinction locale est le prélude d'une extinction totale) » (*ibid.*). En France, ces espèces sont encore présentes sous forme de populations morcelées (sans connexions possibles aujourd'hui, dans la majorité des cas). Notre liste de référence n'est donc peut-être qu'une liste d'espèces en sursis ; à 100, 1000 ou 5000 ans (?) suivant les espèces et l'optimisme de chacun.

□ « *Urwaldrelikt* » et combinaison de causes

Dans les changements que les faunes ont pu subir, une autre cause avancée est l'effet probable d'un refroidissement après 5000 BP sur des insectes en général thermophiles (Buckland et Dinnin, 1993 ; Andrieu-Ponel et Ponel, 1999). D'autres causes naturelles, parmi lesquelles de vastes incendies ou des pathologies généralisées (Whitehouse, 1997), ont également porté atteinte au couvert forestier, peut être plus sensible quand il est continu.

Pour les espèces que nous venons de citer, il est vrai que *Cerambyx cerdo* et *Dromeolus barnabita* sont aujourd'hui bien mieux représentées en France dans les boisements de plaine les plus chauds et l'effet d'un refroidissement généralisé, sans possibilité ultérieure de repasser la Manche, paraît très vraisemblable en Angleterre. Le cas de *Temnochila caerulea* discuté par Whitehouse (1997) supporte la même remarque, même si cet auteur montre un intérêt peut-être trop fort pour cet insecte (les données européennes utilisées, anciennes et fragmentaires, expliquent bien des choses) que nous croyons capable de recolonisations spectaculaires, à la lecture de nos captures réalisées dans des contextes très variés de tout le sud de la France (*obs. pers.*).

Des espèces telles *Bothrideres contractus*, *Isorhipis melasoides*, *Platycerus caraboides*, *Porthmadius austriacus*, *Pycnomerus terebrans* ou *Mycetina cruciata* atteignent en France les hêtraies sapinières de montagnes où elles peuvent même être plus fréquentes qu'en plaine. Leur résistance à des climats rigoureux, au même titre que leur large gamme d'essences hôtes, suggèrent une atteinte davantage anthropique que climatique. En France, ces espèces sont très inégalement représentées dans différents massifs, de plaines et collines ou de montagnes, qui en hébergent tantôt certaines, tantôt d'autres, ce qui pourrait illustrer des disparitions locales davantage d'origines artificielles que naturelles. Plus généralement, dans notre inventaire (Tableaux IX et X), aucun site n'héberge l'ensemble des espèces potentielles à son contexte. On pourrait même dire que la biodiversité est tronquée dans toutes les forêts, à hauteur de la différence entre les espèces (bioindicateurs retenus) recensées par rapport à celles qui pourraient y être présentes. En reprenant les valeurs établies en Annexe 4 (« *RSB / potentiel (%)* »), la valeur moyenne des espèces présentes dans les différentes forêts retenues (42,5 % avec un intervalle de confiance de 2,26 %) peut signifier que plus de la moitié des bioindicateurs que l'on pourrait s'attendre à trouver dans ces forêts a disparu. Ce ne sont pas les mêmes espèces qui « manquent » suivant les forêts.

Pour *Peltis grossum* et *Rhysodes sulcatus*, leur répartition européenne actuelle et ce qui peut être lu à leur sujet (Speight, 1989 ; Buckland et Dinnin, 1993) mérite peut-être d'autres interprétations. Même si les insectes, en général, sont volontiers thermophiles, certaines contraintes trophiques ou synécologiques les obligent parfois à se cantonner dans certains secteurs froids et humides. Cette réflexion est sous-jacente dans certaines études (Jonsell et al., 1998 ; Ranius et Jansson, 2000) portant sur les mycétophages ou des saproxylophages des caries humides. Ces derniers, indépendamment de leurs propres exigences thermiques, sont surtout représentés dans les milieux intérieurs forestiers frais, où se situent les exigences

des champignons et une plus grande occurrence de leurs habitats. Au niveau synécologique, il est aussi permis d'autres réflexions par rapport à la distribution de certaines espèces ici évoquées. Elles sont surtout présentes (ou seulement présentes) en montagne, en France, et aussi en plaine, en Europe de l'Est. Cette observation dénote une résistance au froid (longs hivers rigoureux des montagnes et des plaines continentales) mais il ne peut s'agir d'une thermophobie vu le climat estival actuel des plaines continentales, sachant que pour *Peltis grossum* et *Rhysodes sulcatus* par exemple, tous les stades semblent être présents toute l'année (*Obs. pers.* ; Brustel et Van Meer, 1999). Pour ces deux espèces, dans les Pyrénées (en vallée d'Ossau, en forêt d'Iraty ou à proximité de la haute vallée de l'Aude), les stations les plus chaudes (micro ouvertures en milieux forestiers et expositions au sud) sont nettement plus favorables à leur découverte. Leur présence en zones à hivers rigoureux peut correspondre à une tolérance que n'ont pas des espèces concurrentes plus compétitives dans des sites plus chauds, ou des espèces prédatrices thermophiles. Les conditions climatiques post-glaciaires, autant que la pression des hommes sur les forêts, auraient pu, dans ces conditions, défavoriser ce type d'espèces qui habitaient en plaine avant les derniers épisodes glaciaires, et probablement dans toute la France, comme en attestent quelques fossiles (Ponel, 1995 et *comm. pers.*). Par concurrence trophique, même sans l'action de l'homme, ces espèces ont ainsi pu disparaître de leurs plages non-optimales de survie. Dans d'autres lieux où les conditions semblent réunies pour observer ces insectes, en particulier dans la partie centrale des Pyrénées, nous n'avons pas enregistré leur observation. Ceci peut évoquer, davantage que la sous-prospection, de réelles zones d'exclusions liées au passé des pratiques humaines, autant que des effets encore perceptibles des dernières glaciations. Nous reviendrons sur d'autres exemples d'espèces rares qui, à notre connaissance, n'ont pas été révélées dans des études paléontologiques mais qui ont du subir les mêmes atteintes que les espèces ici évoquées, avec un rôle évident des derniers épisodes glaciaires et des évolutions climatiques qui ont suivi, peut-être davantage que l'action de l'homme.

IV.1 3 - Biodiversité et histoires des forêts de qualité

Entre les dernières glaciations et les premières atteintes de l'homme sur la couverture forestière, la forêt a du occuper la plus grande partie du territoire national. Au total, comme partout ailleurs en Europe, l'Atlantique (8000 - 4700 BP) correspond à l'optimum climatique postglaciaire pendant lequel s'observe l'apogée de la chênaie (Reille, 1990). En Aubrac par exemple (Aveyron), il s'agit d'une chênaie diversifiée à ormes et tilleuls (*ibid.*). Un rafraîchissement du climat, dont l'extension du hêtre semble être l'indice, se poursuit dans la seconde moitié de l'Atlantique et est à l'origine de l'extension des hêtraies (*ibid.*).

Nous avons vu que les continuités historiques forestières ou arborées avec de gros arbres (lambeaux de naturalité) sont des facteurs plus importants pour nombre d'organismes saproxyliques que le constat actuel (maturité) d'une ressource exploitable par les plus rares, disparus sans doute dans certains sites lors de perturbations subies plusieurs siècles auparavant (Buckland et Dinnin, 1993 ; Good et Speight, 1996 ; Ranius et Jansson, 2000). Les atteintes ont été la pression de pâturage, la mise en culture après des défrichements et l'exploitation minière ou en taillis du matériau bois. L'exploitation des forêts par l'homme a un impact certain sur l'entomofaune, quelle qu'en ait pu être l'intensité (Grove et Stork, 1999). Globalement, on peut dire que les atteintes significatives de l'homme sur le patrimoine biologique forestier sont établies dès le Néolithique. La situation a perduré durant toute l'antiquité jusqu'à nos jours, avec de probables périodes plus destructrices que d'autres, comme par exemple à l'époque cistercienne où d'intenses défrichements ont duré jusque vers le milieu du XIV^{ème} siècle quand des épisodes de disettes, de la peste noire et de guerres ont enrayé le processus (Carillon, 1979). La croissance des impacts a ensuite connu une nouvelle inflexion au début du XVI^{ème} siècle jusqu'à son apogée au début du XIX^{ème} (*ibid.*). La situation s'améliore relativement depuis, par l'accroissement des surfaces forestières qui a masqué néanmoins, ces 40 dernières années, une intensification agricole et forestière portant atteinte aux vieux arbres et à la diversité des essences, aussi bien par la suppression des haies que par une rationalisation économique de la gestion forestière, par des plantations industrielles en particulier (Pointereau et Bazile, 1995 ; Ministère de l'Agriculture, 2000).

IV.1 4 - Interprétations contrastées de la qualité des forêts

☐ Qualité et connaissance

La première explication des différences de qualité observées porte évidemment sur les différences dans le niveau de connaissance de la faune, biais que nous avons en partie mis en évidence lors de l'analyse typologique. Si l'on prend l'exemple des gorges du Verdon, les forêts qui composent cet ensemble sont d'une part des peuplements thermophiles peu denses avec de très vieux chênes (qui connaissent encore un pastoralisme extensif), et d'autre part des peuplements beaucoup plus variés sur les versants escarpés et difficiles d'accès des gorges. Tous les paramètres semblent réunis pour espérer observer en ce lieu la majorité des espèces indicatrices retenues (impacts humains obligatoirement limités par la topographie, position géographique, contrastes altitudinaux et micro-climatiques, grande taille de l'ensemble, connexions multiples avec les vastes ensembles boisés alentours ...). La connaissance du secteur, qui est récente, est surtout limitée par le mode de prospection, réalisé à la belle saison lors des vacances studieuses des entomologistes amateurs (données de notre consultation).

Globalement, et même si l'exemple des gorges du Verdon est des plus frappant, la typologie établie (Tableaux XII et XIII) montre que la connaissance compte pour beaucoup dans notre diagnostic actuel de la qualité des forêts.

☐ Différences des atteintes de l'homme sur la qualité

Pour revenir à la comparaison entre Fontainebleau (où existent de très gros vieux arbres) et la forêt de Grésigne (où les diamètres moyens se situent sur des registres bien plus bas), il est intéressant de noter l'absence d'*Osmoderma eremita* en Grésigne dont la disparition est ancienne (à la lecture de l'histoire des peuplements : ONF, 1995b, 1995c) et qui aujourd'hui encore ne trouverait pas son habitat dans cette forêt, comme cela lui est encore possible à Fontainebleau. Dans cette forêt, en revanche, que penser de l'absence de populations autochtones de *Gnorimus variabilis*, de l'absence de *Prostomis mandibularis* et de l'étonnante unique donnée d'*Aesalus scarabaeoides* (Cantonnet *et al.*, 1997 ; Luce, *comm. pers.*) ? Les continuités des gros volumes de caries rouges au sol, caries qui correspondent à l'habitat de ces espèces, bien représentées par contre en Grésigne (maintien de ces caries au niveau des souches de taillis ?), ont du connaître des troubles à Fontainebleau (affouage sous futaie ?). Dans des contextes qui pourraient paraître comparables, des atteintes liées à des actions humaines variées semblent donc traduites par le type de faune actuelle de différentes forêts.

☐ Des anthropisations bénéfiques à la qualité ?

Les forêts de Sare et St-Pée-sur-Nivelle (Pays basque) sont moins des forêts que d'anciens vergers plantés et renouvelés par l'homme, où subsistent des chênes pédonculés vétérans de plus de cinq siècles (Van Meer, 1999). Le régime du têtard, ou taillis « sur-futaie » présentait, pour les populations locales d'autrefois, l'avantage d'une récolte de bois sans compromettre la survie des arbres nourriciers pour les animaux domestiques, amateurs de glands et de semis, mais qui auraient apprécié aussi les rejets d'un taillis classique. Ces arbres aux multiples blessures de taille présentent presque tous des cavités et caries perchées dont tirent bénéfice de très dynamiques populations d'*Osmoderma eremita*. La faune présente (*ibid.*) se révèle a priori (l'inventaire de ces localités ne faisant que commencer) bien plus pauvre au niveau des faunes microcavernicoles liées aux bases d'arbres (*Limoniscus violaceus*, *Ischnodes sanguinicollis* et *Anchastus acuticornis* pour ne citer que les plus rares). Ces espèces des cavités basses sont par contre bien représentées en forêts de Grésigne où les vieux peuplements sont essentiellement des taillis vieillissants, c'est-à-dire des troncs qui croissent sur de vieilles souches génératrices de nécroses. Dans un cas comme dans l'autre, les activités humaines du passé sont perçues ponctuellement comme ayant non seulement préservé, mais aussi généré, des formes d'habitats dans des proportions supérieures à ce qu'une dynamique naturelle doit généralement permettre.

Comme à Sare et St-Pée, le même phénomène s'observe sur les vergers de châtaigniers où subsistent fréquemment de très gros sujets en partie cariés (piedmont Pyrénéen, Corrèze, Montagne Noire, Cévennes,

Corse ...). C'est également le cas des suberaies, mieux connues dans les Maures, l'Estérel ou la Corse qu'en Gascogne, où de riches cortèges saproxyliques qui furent jadis signalés ont toutes les chances d'exister aujourd'hui (Brustel, 2001b)

La qualité, suivant ces exemples, n'est donc pas linéairement une traduction de la naturalité, mais bien davantage liée à l'ancienneté et à la maturité de peuplements plantés par l'homme.

IV.2 - Des « listes de référence » à la conservation : hiérarchiser pour choisir et conserver

Les parcs nationaux français de montagne apparaissent dans la typologie précédente (Tableau XIII) en bonnes places, même si le patrimoine naturel intéressant qui a déterminé la constitution de telles zones protégées n'a peut-être pas tenu compte des coléoptères saproxyliques. Les autres sites, de qualité comparable (Tableaux XII et XIII), méritent donc une réflexion de fond en matière de conservation.

IV.2 1 - Etat des lieux de la qualité des forêts : base de hiérarchisation pour la conservation

Les résultats obtenus correspondent à un diagnostic « état des lieux ». La simple évocation de différences dans le niveau d'inventaire des sites incite à soulever aussi l'actualisation de l'état des connaissances entomologiques des forêts et à envisager quelques voies de progrès dans ce domaine et dans celui des échelles de cotation.

□ Les sites de références et les données disponibles

Les données « douteuses » n'ont pas été retenues dans l'inventaire ayant précédé ou accompagné notre consultation. Seules les données imprécises ou réalisées avec certitude dans les abords des forêts identifiées l'ont été. Parmi ces données, nombre de captures remontent à quelques dizaines d'années, voire à plus d'un siècle, lorsque toutes les garanties étaient *a priori* réunies pour justifier une telle décision. Dans certains cas, il s'agit de preuves anciennes (publications) qui n'ont pas fait l'objet de réactualisations car la littérature faunistique privilégie les données inédites plutôt que les redites. L'intérêt de solliciter directement des entomologistes de terrain a justement été de « faire le point » sur cette actualité faunistique. Vu de Toulouse, la présence d'une espèce signalée il y a 50 ans à Compiègne peut laisser planer un doute, mais quand cette même espèce a été revue par quelques-uns depuis la dernière donnée publiée, l'information peut être reçue avec confiance. La problématique est autre dans les zones telles les réserves de la Ste-Baume et de la Massane, ou les parcs nationaux de la Vanoise, du Mercantour et des Pyrénées, où la disponibilité de données récentes fait davantage défaut. Par déontologie ou discrétion, les observations n'y sont plus réalisées ou sont volontairement tues. Comme l'écrit Descimon (2001), « *des entomologistes honnêtes sont confrontés à un problème très sérieux par la législation actuelle (...), un contexte particulièrement dissuasif.* ». (dans ce texte, les termes « *délit* », « *malfaiteurs* », « *dénonciation* » ou encore « *délation* » sont même cités).

Il pourra toujours être dit que le sort des forêts des réserves et des parcs nationaux est réglé et qu'il vaut mieux instruire le cas de sites plus menacés. Ce n'est pourtant pas une réflexion satisfaisante. D'une part, un tel label ne signifie pas automatiquement une bonne gestion (l'état des forêts du Mercantour et « l'acharnement » productiviste qui y perdure malgré le label « Parc » en est un triste exemple), en particulier envers des espèces qui n'y sont pas connues. D'autre part, la connaissance est la seule voie tangible pour rendre compte de la valeur biologique des sites. Nos références de « meilleure qualité » peuvent être illustrées dans ce travail par quelques forêts isolées de plaines et collines ou quelques vastes ensembles forestiers en montagne (« très grande qualité » ou « qualité exceptionnelle » des Tableaux XII et XIII). Il se trouve que les sites aujourd'hui protégés y sont bien positionnés, mais ce sont justement ceux pour lesquels les données utilisées sont les plus anciennes. Si ce type de données (par exemple celles d'avant 1970) avait été écarté, ces massifs seraient exclus du présent travail. Outre l'absence de réactualisations des inventaires sur les sites actuellement en réserve, nous déplorons un niveau de connaissance des coléoptères saproxyliques très peu poussé en ces lieux exemplaires, comme à la Ste-Baume (seules

quelques notes éparses lui sont consacrées) ou dans le Marcadau (qui profite dans notre inventaire des connaissances acquises sur le Néouvielle).

□ Échelles de cotation et critères descriptifs utilisés

Les échelles de cotations utilisées sur les espèces (« If » et « Ip ») sont peu contrastées. Ceci entraîne des bilans où le poids du nombre de bioindicateurs recensés (« RSB ») reste prédominant dans la cotation de la qualité des sites au moyen de ces indices (« Total If », « Total Ip », « Moy.Ip / potentiel », ... : Annexe 4).

Au niveau de l'indice d'exigence (If), l'autécologie de chaque espèce, notamment son régime alimentaire, pourrait permettre d'envisager des contrastes supérieurs dans les valeurs utilisées (1, 2 ou 3). S'il est possible de situer la position de certains organismes foreurs sur le schéma global de la dégradation des bois, en fonction des diamètres et des essences concernés, des exigences plus fines conditionnent probablement davantage la colonisation du matériau. Par exemple, les champignons lignicoles présents comptent sûrement davantage que l'essence ou le diamètre dans les choix de ponte des « Xylophiles » et saproxylophages supposés (Jonsell *et al.*, 1998 ; Rejzek et Vlasák, 2000). Pour la rareté biogéographique (Ip), un énorme travail de recensement et de gestion des données s'impose pour spatialiser et interpréter les connaissances acquises. Sans cet investissement, nous ne pouvons passer à plus de contrastes sans aboutir à ce que Blandin (1986) nomme péjorativement une échelle de cotation « empirico-subjective ».

Notre approche se base seulement sur quelques espèces, mais il n'est pas interdit d'appliquer l'échelle de cotation à davantage d'espèces inventoriées dans des forêts ou des parties de forêts. Il y a bien sûr des espèces méconnues pour lesquelles des approximations sont inévitables et des espèces banales (Ip = 1), peu exigeantes ou non-saproxyliques (If = 1 ou 0) qui baisseront les scores exprimés en pourcentage d'espèces rares. Ceci reste raisonnable par rapport aux travaux appliqués en Angleterre (Harding et Alexander, 1994 ; Lott, 1999 ; Fowles *et al.*, 1999), où de forts contrastes sont donnés à des espèces qui nous semblent méconnues, pour pondérer des inventaires et répondre, quantités mesurées à l'appui, à des questions ambitieuses sur le niveau d'intérêt de telle ou telle composante de la valeur biologique des sites (cf. cette partie : § II.2 2 b).

Une définition plus précise des sites est aussi nécessaire, en particulier au niveau de la délimitation des forêts ou massifs concernés par notre travail. Davantage que la taille des sites dont l'effet sur les faunes présentes a seulement été évoqué, plusieurs facteurs méritent une approche descriptive plus fine et une quantification (milieux ouverts, essences, classes d'âge, histoire, mode de gestion, altitude et climat ...).

IV.2 2 - Responsabilités patrimoniales

□ Les espèces très rares

Ce sont paradoxalement les espèces les plus rares qui sont les mieux connues (bibliographie) et qui ont fait connaître les forêts. Quelques espèces très rares (Ip = 4) sont révélatrices à elles seules de la qualité de certains sites. Comme le sont les endémiques, c'est dans la signification biogéographique que réside le principal intérêt scientifique de telles populations relictuelles et des zones refuges concernées. Ces données renvoient, aux yeux du scientifique, une grande responsabilité patrimoniale aux gestionnaires de tels sites. Malheureusement, ceux-ci n'y voient pas des espèces à statut patrimonial établi puisqu'elles sont absentes des listes officielles et des textes de loi.

Les exemples les plus flagrants sont sans aucun doute liés à des espèces connues dans une localité ou une zone isolée en France. Les nouvelles données pour ces espèces constituent des événements très suivis par la communauté entomologique. C'est le cas par exemple pour *Isorhipis nigriceps* (Eucnemidae) découvert récemment dans deux localités de l'ouest des Pyrénées (Iraty et Sare) alors qu'il était connu seulement des Balkans (Lucht et Chassain, 1998) ; *Ampedus quadrisignatus* (Elateridae) dont la seule localité française aujourd'hui confirmée est la forêt de la Massane (Est des Pyrénées) et qui est connu au plus près en Europe centrale (Dajoz, 1965 ; Brustel et Van Meer, 1999) ou encore *Platydemus dejeani* (Tenebrionidae) répandu dans quelques localités des Pyrénées-Atlantiques mais qui ne se retrouve au plus près qu'en Europe centrale (Freeman, 1998). La découverte récente en forêt de Grésigne de *Dermestoides sanguinicollis*

(*Cleridae*), espèce centre-européenne très rare, et de *Phaenops sumptuosa* (*Buprestidae*) à distribution ibérique, a relancé l'intérêt de ce carrefour biogéographique et les réflexions sur le passé des peuplements présents (Brustel et Clary, 2000).

Pour *Phryganophilus ruficollis* (*Melandryidae*) connu d'Europe septentrionale et *Tetratoma baudueri* (*Tetratomidae*) possible endémique du Sud-Ouest de la France, leur grande rareté n'a, semble-t-il, pas permis de nouvelles captures en France depuis plus de 70 ans (Houlbert et Barthe, 1935). Certains pourraient y voir un signe d'extinction, nous pensons surtout que la recherche de tels insectes n'a pas motivé les foules. La réflexion est identique pour *Bius thoracicus* (*Tenebrionidae*), relique boréo-alpine dont nous avons déjà parlé, connu au moins du Marcadau dans les Pyrénées centrales et de Savoie (Sainte-Claire-Deville, 1935-1938) et dont les données, semble-t-il les plus récentes et les plus proches, situent des populations dans le Tyrol autrichien (4 ex. en 1999 sous écorces d'une chandelle d'épicéa : M. Egger *leg.*, *in litt.*), sinon dans les pays scandinaves, les Tatras ou en Russie.

Il y a aussi des insectes très rares mais récemment reconnus et signalés qui vont probablement être retrouvés ailleurs, comme *Corticus longulus* (*Tenebrionidae*) (Callot, 2001) que nous venons de piéger dans les Pyrénées-Orientales (2 ex. en forêt de La Matte à Matemale, du 16 au 30/06/2000 : Brustel et Noblecourt *leg.*) ou *Ectamenogonus montandoni* (*Elateridae*) connu actuellement de trois localités chaudes situées dans le Lot, le Gard et la Corse (Chassain, 1992b), région où nous venons de trouver un nouvel exemplaire (Piccovaggia, le 16/08/2000, au piège à vin)... De tels taxons sont peut-être moins rares que ce qu'il paraît aujourd'hui.

□ Usage de nos listes de référence

Les listes proposées sont destinées aux entomologistes autant qu'aux forestiers. La référence « espèce », utilisée comme indicateur intégrant des traits de vie particuliers, est source de diagnostic, quels que soient les moyens utilisés pour obtenir les données. La liste d'espèces (Tableau VII) et le système de cotation (Encarts 2, 3 et 6) représentent donc des références pour l'analyse de tous les inventaires locaux.

Signaler des forêts de qualité réparties sur l'ensemble du territoire (Tableaux IX et X) a l'intérêt de présenter des repères. La révélation de nouvelles forêts de qualité et les progrès dans la connaissance des forêts retenues sont souhaitées. Elle passe par des contrastes dans les habitudes de récolte des amateurs et par des investissements publics pour « professionnaliser » cet effort de connaissance et aller au-delà de l'ordre aujourd'hui établi (Tableaux XII et XIII).

Le terme de liste d'espèces est un vocabulaire aujourd'hui délicat à manier en France, en raison de la traduction de « listes rouges » en listes d'espèces protégées. Le détournement de l'outil en question, pour autre chose que la caractérisation d'inventaires et l'évaluation de sites, irait à l'encontre des objectifs de ce travail et du respect des contributeurs qui ont travaillé en confiance sur ces objectifs partagés.

□ La responsabilité des gestionnaires et celle des naturalistes

L'acquisition des connaissances faunistiques est affaire de spécialistes, en particulier pour la détermination du matériel collecté et sa valorisation (gestion des données, publications ...). Cette recommandation n'est pas exclusive, en particulier au niveau de la mise en œuvre de techniques de récoltes, pour lesquelles la participation des gestionnaires est autant un signe d'intérêt qu'une sensibilisation à l'usage des insectes dans l'analyse des sites.

La première difficulté dans l'attention que peuvent porter les gestionnaires à la valeur biologique des sites (vue sous l'angle des coléoptères saproxyliques) est justement que les forestiers ne sont pas tous des entomologistes. Cependant, l'énergie déployée pour une gestion des milieux en faveur de *Lucanus cervus* (Annexe II de la Directive Habitat) est bien inutile et dérisoire si elle ne sert pas avant tout à s'interroger sur l'entomofaune en général, qui contribue plus que tout autre groupe à la biodiversité des milieux. Des coupes sévères correspondent certainement à la gestion la plus rationnelle pour *Lucanus cervus*, qui colonise les souches et est relativement thermophile. Vu la durée du cycle de l'espèce (4 à 5 ans suivant Paulian et Baraud, 1982), le suivi des populations demandé par la directive Habitat s'annonce difficile,

long et sûrement coûteux. Cette énergie et ces moyens ne seraient-ils pas plus utiles à l'acquisition d'autres connaissances faunistiques et écologiques ? Les zones de présence du seul *Lucanus cervus* sont-elles si rares pour qu'elles n'incitent pas la politique forestière à plus de discernement dans la hiérarchisation de la qualité des forêts et dans les efforts de conservation qui s'y imposent ?

La première responsabilité de ceux qui savent, entomologistes et forestiers acquis à ces réflexions, est avant tout de diffuser les connaissances et de rechercher les progrès dans la gestion des milieux et la mobilisation de nouvelles données.

IV.3 - Problème des inventaires

Les principales limites de ce travail se situent au niveau de différents déficits de connaissances. Ces limites ont joué sur le choix des espèces indicatrices et sur la cotation de leurs exigences écologiques (If) ou celle regroupant l'appréciation de la rareté biogéographique autant que la facilité d'observation (Ip). Certaines forêts de qualité ne sont peut-être pas du tout connues, d'autres méritent un effort d'inventaire (forêts citées hors tableaux) et la typologie révèle la perfectibilité de l'inventaire d'une grande part de forêts dont dépend le classement sur le registre de la qualité.

IV.3 1 - L'inventaire des sites

Certains voudraient passer outre le contact avec les insectes, difficiles à échantillonner et à déterminer, pour accéder directement aux potentialités des sites à accueillir les espèces rares au moyen par exemple de l'inventaire des arbres morts debouts ou à terre, d'indices de classes de diamètres des arbres (Grove et Stork, 1999). Cette prospection est plus facile à réaliser par des non-spécialistes de l'entomologie, des forestiers par exemple ... Éventuellement, cette phase peut être envisagée pour sérier les priorités d'inventaires des coléoptères saproxyliques, sur une base de potentialités : zones de « *large old trees* » (Harding et Alexander, 1994). Il convient de manier avec précautions de tels diagnostics qui ne doivent pas être seulement « *extent and quality of the habitat potentially available for saproxylic fauna* » visibles aujourd'hui (*ibid.*).

L'exemple de la forêt d'Iraty (Pyrénées-Atlantiques) est sur ce point intéressant. Il y existe des espèces très rares qui en font une forêt de grande qualité : *Rhysodes sulcatus*, *Eurythyrea austriaca*, *Bolitophagus interruptus*, *Benibotarus alternatus*, *Isorhipis nigriceps*, *Peltis grossum* ou *Neomida haemorrhoidalis* (Allemand et al., 1999 ; Brustel et Van Meer, 1999 ; Freeman et Van Meer, 2000). Leur présence actuelle va dans le sens des continuités d'habitats de cette forêt restée longtemps inaccessible et qui n'a connu que de modestes modifications par les populations pastorales qui l'ont fréquentée au cours des siècles : l'exploitation « *resta longtemps très limitée et artisanale* » (Pées et Laquet-Fiau, 1998). Les premières grandes coupes sont autorisées, sur un tiers de la forêt, pour alimenter le charbonnage durant une courte période au milieu du XIX^{ème}. Ce n'est qu'en 1927 que les coupes débutent sérieusement au moyen du débardage par câble. Cette exploitation qui a dû sérieusement modifier le visage de la forêt est stoppée en 1953. Une route a été construite en 1964, rompant l'isolement de la partie française de la forêt (2310 ha) sachant que près de 18 000 ha, apparemment très sauvages, s'étendent sur le versant espagnol (*ibid.*). Côté français, cette forêt présente aujourd'hui des peuplements intensivement exploités dont le potentiel à accueillir une riche faune saproxylique semble peu plausible. Il suffit en général d'une seule prospection entomologique pour se convaincre du contraire.

Par contre, de belles sapinières ariégeoises matures peuvent être observées aujourd'hui, telle par exemple Belestia qui est gérée intensivement depuis des siècles (ONF, *comm. pers.*) mais dont le régime actuel en « futaie jardinée » la fait ressembler à une forêt « vierge » (tant les arbres sont imposants et le couvert du sous-bois continu ; les souches après exploitation sont recouvertes d'une mousse épaisse en quelques mois). Il y a du bois mort, mais les observations faunistiques y sont ingrates, peu variées et ne semblent pas receler les éléments de grande valeur biologique que l'on trouve assez facilement à Iraty (cf. Tableau X : « *Iraty* » et « *Sault ouest (Belestia...)* »).

Iraty est de qualité dans un aspect de boisements dégradés et Bélesta est pauvre avec un aspect de vieille forêt : l'observation des arbres ne traduit pas le résultat obtenu en observant la faune. Ces exemples pris dans les Pyrénées (Iraty et Belesta) montrent que les atteintes aux faunes saproxyliques sont très probablement moins dépendantes des gestions qu'ont connu ces forêts durant le siècle écoulé, que ce qui a pu se passer bien avant.

Baser un diagnostic sur les boisements observés aujourd'hui semble constituer une démarche dangereuse pour estimer un quelconque signe de naturalité. Les travaux de Kirby et *al.* (1984) dressent l'inventaire en Grande-Bretagne des « *ancient woods* » (territoires forestiers depuis au moins quatre siècles) et des « *semi-natural woods* » (peuplements spontanés issus de régénération naturelle). Dans une perspective comparable, Ponthus (1996) dresse l'inventaire des forêts subnaturelles des Pyrénées françaises où les critères typologiques utilisés croisent les registres de la maturité des peuplements (âge des plus vieux arbres en place) avec l'ancienneté de l'arrêt de l'exploitation. Selon ces critères, la mesure depuis le présent peut aller jusqu'à un peu plus de 300 ans pour les arbres et de 20 à « > *au moins, à 50 ans* » en matière d'arrêt des coupes (*ibid.*). Dans un cas comme dans l'autre, la notion de continuité pour laquelle les cortèges saproxyliques semblent sensibles n'est pas réellement prise en compte. Un accroissement spontané des ligneux sur des zones pastorales abandonnées a bien entendu un caractère naturel, mais sa valeur biologique est généralement minime.

IV.3 2 - L'inventaire des espèces

Les recherches directes d'entomologistes sont peu reproductibles (savoir-faire propre aux personnes), mais elles ont permis sur le temps, d'une part de se faire une idée sur les forêts les plus intéressantes aujourd'hui connues en Europe, et d'autre part d'accumuler des informations sur la chorologie ou l'écologie des espèces. La logique voudrait que l'on dispose de jeux de données dans des cadres méthodologiques mieux maîtrisés. Cette perspective demande une réflexion sur de possibles standards d'échantillonnages, soit sur la base de techniques « éprouvées », soit sur des techniques à inventer. Il faut reconnaître que ce qui s'applique au niveau des récoltes de données faunistiques ressemble souvent à de « l'artisanat ». Les techniques d'inventaire des invertébrés dans le cadre actuel de la biologie de la conservation sont rarement issues des technologies de pointe. L'effet de l'expérimentateur, sa grande présence sur le terrain et éventuellement la dégradation des habitats des espèces lors des prospections sont des constantes dans le milieu entomologique.

La sylviculture et l'agriculture intensives usent de technologies souvent condamnées en biologie de la conservation. Certaines techniques sont pourtant des ressources à connaître. Le rapport entre l'homme et les insectes a toujours été pour le moins conflictuel. Les insectes forestiers, au même titre que ceux connus en agriculture, sont bien souvent classés en espèces nuisibles, utiles ou indifférentes. Cette vision réductrice de la biodiversité entomologique a alimenté la recherche sur le registre des biocides chimiques et, plus récemment, sur des voies moins brutales donnant un certain crédit aux connaissances éthologiques, biologiques ... Certaines contributions dans ces domaines apportent des éléments intéressants pour l'inventaire des insectes. C'est sur cette voie originale que nous abordons nos expériences de la partie suivante.

CHAPITRE 4

TECHNIQUES POUR L'INVENTAIRE DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

“ Pour protéger la faune et la flore, il est indispensable d’en dresser un inventaire aussi précis que possible ” (...). “ L’inventaire est un processus sans fin qui s’inscrit dans la durée, tourné vers la poursuite de l’impossible exhaustivité.”

(Rémy, 2001).

Comme le signale Noss (1990), les outils et les techniques pour la surveillance de la biodiversité au niveau des communautés présentes dans un écosystème sont à peu près aussi diverses que les espèces et les systèmes concernés. Nous serions tentés de rajouter que dans le cadre d'un objectif et d'un contexte d'étude semblables, les démarches des auteurs sont également très diverses. Dans les études utilisant la diversité spécifique comme source d'information, les méthodes de collecte des données sont loin des standards que l'on pourrait s'attendre à trouver, en particulier pour les coléoptères saproxyliques. Ceci tend aussi à montrer que « l'idéal » en terme de méthode de collecte n'existe pas et qu'un grand champ de créativité existe encore dans ce domaine. La variété des traits de vie de ces insectes compte pour beaucoup dans ce constat.

Face à l'obstacle taxinomique déjà évoqué, l'obstacle méthodologique est un vaste problème sur le chemin de la connaissance faunistique. Quel que soit en effet l'usage d'une donnée entomologique collectée, il y a en amont une activité à part entière : la collecte de matériel, avant de pouvoir travailler. Cette collecte qui permet de dresser une liste d'espèces dont les populations composent une part du système écologique étudié, est la seule approche réellement objective de la biodiversité (Blandin et Luce, 1994). En d'autres termes, conserver c'est avant tout hiérarchiser des données, or hiérarchiser c'est connaître, c'est-à-dire disposer de suffisamment de données. Les contributions de la présente partie ont pour objet les techniques de collecte de ces données.

➤..... **PRINCIPES ET TECHNIQUES D'INVENTAIRE**

L'évaluation de la valeur biologique des forêts telle que menée dans la partie précédente a été nourrie de données d'origines disparates au moyen d'investigations souvent indirectes (bibliographie, consultation d'entomologistes et observations personnelles). Il peut être envisagé, sur le long terme, que l'activité de quelques entomologistes de terrain, en général amateurs, complète l'état des connaissances actuelles.

Cette démarche attentiste n'est pas adaptée à la situation actuelle des sites pour lesquels tout semble s'accélérer : d'une part une rationalisation toujours plus perceptible de la production de bois, dont les actes sont par principe antagonistes à la pérennité des cortèges saproxyliques (concurrents naturels dans l'usage de la matière première ligneuse), et d'autre part une politique devenue pressée de statuer sur les affectations patrimoniales des territoires. Entre production de biens et production de services, l'exploitation de bois, les « cloches » de la conservation et les bancs publics associés à une sécurisation des sites (nettoyage de la nature « sale » de ses épineux et de ses « arbres dangereux ») pourraient s'opérer, définitivement peut-être, sur des critères très discutables, car trop sommairement établis. L'inventaire de la faune et de la flore en général, ou des coléoptères saproxyliques en particulier, se pose comme la base incontournable de la connaissance nécessaire à une politique de conservation rationnelle.

1.1 - Objectifs d'inventaires pour la bioévaluation des forêts

1.1.1 - Données recherchées

- ✓ Dans le cadre de l'évaluation des milieux, deux types de données sont nécessaires.
- ✓ Des données sur les traits de vie et la chorologie des espèces qui seront utilisées pour justifier la valeur biologique des sites.

Des listes d'espèces actualisées et aussi riches que possible pour un maximum de forêts françaises.

☐ Connaissance des espèces

La lacune principale se situe en terme de régime alimentaire des larves, davantage que sur les habitats occupés. Le rôle et l'identification des micro-organismes, en particulier les champignons, comme déterminants de la colonisation de certains bois reste un vaste domaine à décrypter.

Au niveau des connaissances biologiques, cette situation ne semble pas si délicate à résoudre.

- ✓ Des informations existent déjà dans la littérature et ne se périment pas.
- ✓ Par l'expérience des entomologistes de terrain, de nombreuses informations existent aussi et gagneraient à être consignées.
- ✓ Les coléoptères saproxyliques présentent souvent de larges aires de répartition. Dans ce contexte, toute contribution en un lieu donné est utilisable ailleurs, avec un minimum de précaution. Des limites existent comme par exemple, l'*Ampedus elegantulus* (*Elateridae*) qui est lié aux caries de feuillus, en zones humides, dans le Nord et l'Est de la France, alors qu'il s'agit d'une espèce d'altitude des caries de sapin, dans les Pyrénées (Brustel et Van Meer, 1999). Par contre, sur le plan trophique, l'espèce est partout un prédateur polyphage.
- ✓ Pour nombre de groupes, les élevages ex. larva dans le substrat d'origine sont réalisables avec peu de moyens matériels, simplement avec un peu de rigueur et du temps. L'accès à de riches informations est donc à la portée de nombreux naturalistes. Par exemple, une grande part de la connaissance sur les *Elateridae* microcavernicoles repose sur les travaux de Iablokoff (1943), durant les années de guerre, sans grands moyens.

Au niveau de la distribution des espèces, la problématique est différente.

- ✓ Sur une échelle de temps, les espèces régressent, se maintiennent ou connaissent des expansions. L'actualisation des données est donc indispensable, en particulier lorsqu'il s'agit de déterminer des espèces menacées d'extinction.
- ✓ La bibliographie est moins sommaire sur le sujet (des « notes de chasses » aux synthèses faunistiques comme les catalogues ...), mais pour approcher une première image de la réalité, la connaissance chorologique des espèces nécessite une plus grande compilation de données qu'il n'est nécessaire d'en mobiliser pour se faire une idée de leur biologie.
- ✓ Une synthèse sur la distribution des espèces oblige une couverture globale d'un territoire. Pour la France, l'atlas qu'il serait utile de construire sur les invertébrés n'atteindra jamais l'investissement qui est actuellement réalisé sur les vertébrés (Maurin, 1994). Par exemple, Jay-Robert (1997) affirme que les 4/5 du territoire ne sont pas connus à l'occasion de l'analyse de l'atlas français d'un groupe de coléoptères (Scarabéides *Laparosticti*). Outre ce constat, les données disponibles sur les coléoptères saproxyliques ne sont pas enregistrées ni disponibles dans un cadre apte à une gestion et une interprétation de cette connaissance (base de données).

Toute activité de terrain est l'occasion de progresser sur la connaissance des espèces à condition que les informations biologiques et chorologiques soient ensuite diffusées et gérées, à l'exemple de l'investissement réalisé sur les syrphes (Castella et Speight, 1996 ; Speight, 1997), afin d'envisager plus sérieusement des analyses faunistiques et des prises de position sur la valeur patrimoniale des espèces et des milieux. Si le déploiement des entomologistes sur le terrain, pour défendre une telle cause commune, est un vœux pieux, d'autres voies doivent être mises en œuvre pour corriger les déficits actuels de la connaissance faunistique.

☐ Connaissance faunistique des forêts

La difficulté évoquée pour une identification, sur des bases homogènes, des forêts à forte valeur biologique est une des conséquences du constat précédent sur le déficit général de la connaissance faunistique. Cette connaissance est uniquement basée sur les données de détermination des adultes de coléoptères, compte tenu de l'extrême difficulté et des incertitudes qui demeurent sur la détermination des larves.

Un inventaire entomologique est d'autant plus complet qu'il cumule les données d'auteurs, de périodes et de méthodes d'échantillonnage variées. Si l'on tient compte de l'inventaire de la forêt de Fontainebleau (Cantonnet *et al.*, 1997), qui peut faire aujourd'hui figure d'exemple, le résultat tient à un échantillonnage diversifié dans le temps, dans l'espace et suivant aussi les méthodes et les compétences variées de nombreux entomologistes. Dans la pratique, même quand l'inventaire des coléoptères saproxyliques est

demandé et facilité par les gestionnaires, il a donc toutes les chances de rester très partiel, faute de moyens. Il est en effet illusoire de prétendre à une exhaustivité acceptable à partir d'une étude ponctuelle de quelques mois. Ceci est dû à l'impossibilité de croiser, sur un laps de temps aussi court, une grande richesse d'expériences personnelles, de méthodes ou de contextes climatiques (« effet année »).

Pour une surveillance de la biodiversité généralisée à un pays, Marshall et al. (1994) concèdent qu'il faut minimiser les choix taxinomiques et n'avoir recours aux spécialistes que pour les seules phases de détermination. La faisabilité d'un tel projet passe **par une standardisation des méthodes d'inventaire au moyen de techniques d'échantillonnage** des imagos de coléoptères saproxyliques (*ibid.* ; New, 1998). Cette approche a l'intérêt de réduire l'effet expérimentateur et, également, de mobiliser d'autres personnes, comme par exemple les forestiers (*a priori* plus nombreux et mieux répartis que les entomologistes), pour appliquer de telles techniques. Il s'agit de compléter les méthodes « actives » (*i. e.* mises en œuvre par les entomologistes) avec des techniques dites « passives », où un appareillage particulier, en général des pièges, capturent les échantillons de manière plus ou moins autonome (Marshall et al., 1994 ; Fraval, 1997).

I.1.2 - Éléments d'appréciation de l'échantillonnage des coléoptères saproxyliques

La connaissance des espèces et l'inventaire de la richesse spécifique des milieux sont les données de base en biologie de la conservation. Il semble que ce soit les inventaires qui demandent le plus grand effort de recherche en matière de fondements méthodologiques. Une fois défini le matériel qui doit être collecté, les méthodes adaptées à l'inventaire des forêts doivent répondre à des critères d'efficacité, de sélectivité, de déontologie, de facilité de mise en œuvre et de reproductibilité en d'autres lieux et par d'autres personnes.

□ Délimitation taxinomique du matériel cible

Une limitation du matériel à étudier est recommandée pour des raisons de faisabilité (par exemple : Disney, 1986 ; Blandin, 1986, 1989 ; Marshall et al., 1994 ; New, 1995, 1998). Notre objectif est de progresser sur des techniques de collectes des coléoptères saproxyliques qui permettraient la capture des espèces de notre liste de référence (Tableau VII). Ces espèces étant rares, notre matériel d'étude a été étendu à l'ensemble des représentants des familles concernées dans la liste de référence (Tableau VII) pour disposer de suffisamment de données, aussi bien lors de choix de techniques, qu'à l'occasion des analyses de nos propres collectes.

□ Notions d'efficacité

Disney (1986) distingue, d'une part, la notion de succès d'une collecte (« *collecting-success* ») qui est la quantité de données par rapport à l'effort déployé, et d'autre part, la notion d'efficacité d'une collecte (« *collecting-efficiency* »), qui est le rapport entre les données récoltées et les données potentielles du site étudié. Dans l'absolu, le « succès » (*sensu* Disney, 1986) est donc une notion de rendement de la méthode après une quantité donnée d'effort. Nous assimilerons cette notion à celle d'efficacité (d'une expérimentation) par la suite. L'efficacité est un autre concept qui traduit le gain de résultat en relation avec une unité d'effort.

C'est en terme de richesse spécifique au sein de notre matériel cible que nous parlerons d'efficacité. Les courbes de raréfaction du nombre d'espèces nouvelles en fonction de l'effort d'échantillonnage ou courbes de richesse cumulée (*sensu* Colwell et Coddington, 1994) sont classiques pour rendre compte de résultats de collectes (par exemple : Økland, 1996 ; Schiegg et al., 1999). Différentes formes de courbes permettent d'illustrer le présent vocabulaire (Figure 19).

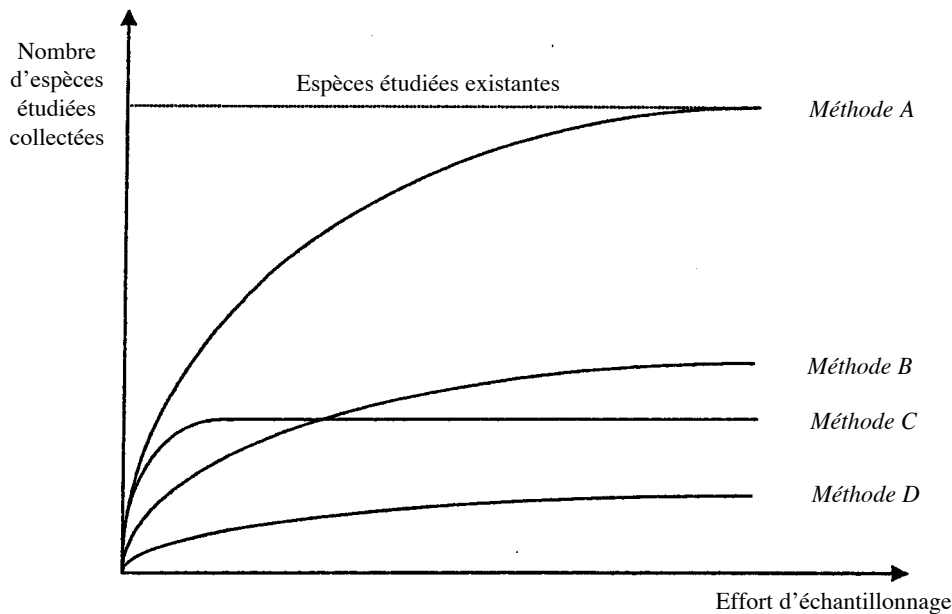


Figure 19 : Illustration théorique des résultats de différentes méthodes d'inventaire.

L'efficacité correspond à la pente des courbes à un niveau donné d'effort et l'efficacit , selon notre terminologie, est le niveau d'inventaire atteint en fin d'exp rience. En outre, cette figure illustre les cas o  :

- √ la « m thode A » se montre la plus efficace et d'une efficacit  maximale ;
- √ la « m thode C » est d'abord plus efficace que la « m thode B » ;
- √ la « m thode B » est finalement plus efficace que la « m thode C » qui atteint tr s vite un palier d'efficacit  maximale assez faible ;
- √ la « m thode D » est moins efficace et moins efficace que les autres m thodes.

En prenant le temps pour unit  d'effort d' chantillonnage, la « m thode A » pourrait  tre la combinaison r ussie des trois autres m thodes, toutes utiles car tr s compl mentaires dans cet exemple.

□ S lectivit  de l' chantillonnage

En lien avec l'efficacit  et l'efficience d'une m thode de collecte, Disney (1986) introduit la notion de s lectivit  d'une collecte. Tr s pragmatiques, Marshall *et al.* (1994)  voquent la s lectivit  en terme de faisabilit . Il s'agit en effet de maximiser la r colte du mat riel cible aux d pens du mat riel qu'il n'est pas utile de capturer et qui engendrera une plus grande quantit  de travail pour les sp cialistes,   l'occasion des d pouillements et de l' tude du mat riel. Dans un objectif d'inventaire en biologie de la conservation, c'est la richesse sp cifique qui est recherch e. Des effectifs importants des diff rentes esp ces sont davantage un inconv nient (pression sur les populations et travail plus important sans information suppl mentaire) qu'un int r t, comme cela est le cas dans la recherche quantitative en  cologie (Disney, 1986).

En dehors de la s lectivit  en terme d'efficience (temps de travail sur le mat riel cible), c'est aussi sur le plan d ontologique que cette propri t  de l' chantillonnage doit  tre recherch e. Dans les contextes d'inventaires commandit s par les forestiers ou r alis s pour opposer une autre vision du patrimoine biologique   une position productiviste des for ts, la collecte d'insectes tu s volontairement, y compris ceux qui ne sont pas utiles pour l' tude, ne manquera pas d' tre remarqu e. Le gestionnaire ne d truit pas volontairement et directement les insectes. La le on sur la conservation du patrimoine biologique des for ts par des naturalistes qui agissent ainsi, peut naturellement  tre discr dit e.

Toute  valuation de technique d' chantillonnage se doit donc de mesurer sa s lectivit  vis- -vis des autres groupes zoologiques, autant pour des raisons de faisabilit  que de d ontologie.

Au sein du matériel cible, la recherche des espèces rares entraîne, le plus souvent, la capture d'effectifs importants d'espèces plus faciles à observer. Lors de l'usage de techniques destructives, l'impact sur les populations locales mérite d'être évalué. Ces techniques destructives, dont on ne peut prévoir exactement les résultats (quelle que soit la connaissance faunistique des sites inventoriés), sont également susceptibles de conduire à la capture d'espèces protégées. A ce stade, peu importe la pertinence de ce statut pour les espèces concernées, la généralisation des inventaires est compromise face à des représentants de la police locale (i.e. les forestiers). Cette limite mériterait réflexion, bien que nous soyons convaincus qu'il est plus urgent de revoir les listes existantes en France que de tenter de trouver les techniques d'échantillonnage efficaces sur la majorité du matériel recherché et sélectives vis-à-vis des espèces protégées.

□ **Reproductibilité de l'échantillonnage**

Disney (1986) affirme que les différences de résultats liés à des techniques passives (à condition toutefois de se situer dans des contextes de milieux comparables) sont davantage le fait des caractéristiques différentes des sites, car tout site est unique, que du comportement fluctuant d'une même technique. Ce n'est, par contre, pas le cas avec les méthodes actives d'entomologistes sur le terrain, où l'effet expérimentateur est évident, effet qui s'ajoute aux potentialités faunistiques différentes des sites ou les compense. L'application de techniques passives par des personnes différentes peut aussi jouer sur les résultats, car l'écart d'échelle entre un piège et une forêt en dit long sur les positionnements possibles. Cette source de variabilité, non désirée dans les résultats, implique de porter une attention particulière au protocole d'échantillonnage. Une méthode sera d'autant plus robuste que les résultats attendus ne laissent pas suspecter d'éventuels biais méthodologiques quand un site se révèle moins riche qu'un autre. Le cahier des charges stipulant les conditions d'application d'une technique d'échantillonnage (protocole) fait donc entièrement partie de la méthode de collecte et doit être aussi précis et peu ambigu que possible, en particulier lorsque l'application est déléguée à des non-entomologistes.

I.2 - Techniques d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques

Quelques synthèses générales existent sur les méthodes courantes de l'échantillonnage entomologique (Colas, 1974 ; Southwood, 1978 ; Basset, 1985 ; Robert, 1991 ; Mora, 1994 ; Marshall *et al.*, 1994). Outre ces synthèses, des contributions plus précises nous orienteront sur une présentation des méthodes jugées les plus intéressantes et/ou les plus utilisées pour la capture des coléoptères saproxyliques.

I.2.1 - Caractérisation des méthodes les plus usitées

□ **Caractéristiques et propriétés générales des méthodes**

Le choix d'un vocabulaire ad hoc, comme recommandé par Fraval (1997), invite à classer les méthodes suivant différentes caractéristiques portant sur la nature de l'action ou sur celle des résultats (Tableau XIV : reprenant une partie du vocabulaire déjà utilisé et complétant les propos de Fraval par d'autres notions).

Tableau XIV : **Dénominations et caractéristiques des méthodes de collectes entomologiques**

<ul style="list-style-type: none"> • Méthode active • ... ou passive 	<ul style="list-style-type: none"> • La récolte est effectuée in situ par les entomologistes au moyen d'outils variés. • La prise d'échantillon est déléguée in situ à des pièges autonomes agissant sur des périodes variables, entre une " pose " et un relevé.
<ul style="list-style-type: none"> • Méthode ponctuelle • ... ou cumulative 	<ul style="list-style-type: none"> • Chaque donnée (datée) est fonction d'une action à réitérer. • Les données sont produites sur une période.
<ul style="list-style-type: none"> • Méthode par unité d'effort • ... ou libre 	<ul style="list-style-type: none"> • La collecte est cadrée dans le temps, sur une distance, à hauteur d'un résultat ... • La collecte est soumise au bon vouloir de l'opérateur.
<ul style="list-style-type: none"> • Méthode exhaustive • ... ou par échantillon 	<ul style="list-style-type: none"> • Tous les individus de la population sont pris en compte • On dénombre les individus d'un ou plusieurs échantillons de la population
<ul style="list-style-type: none"> • Méthode directe • ... ou indirecte 	<ul style="list-style-type: none"> • On compte les individus et/ou les espèces • On compte ou mesure des phénomènes liés à l'activité ou la présence des individus et/ou d'espèces différentes
<ul style="list-style-type: none"> • Méthode absolue, • ... ou relative 	<ul style="list-style-type: none"> • Le nombre d'individus peut être rapporté à une unité d'analyse (surface, volume, habitat ...) : on peut estimer une densité • Le nombre d'individus ne peut pas être rapporté à une telle unité et ne peut servir qu'à être comparé avec un autre nombre obtenu dans les mêmes conditions
<ul style="list-style-type: none"> • Méthode destructive • ... ou non destructive 	<ul style="list-style-type: none"> • Les insectes dénombrés sont tués ou retirés de la population • Les insectes ne sont pas perturbés

(sources : Southwood, 1978 ; Marshall *et al.*, 1994 ; Fraval,1997)

□ Choix des méthodes d'échantillonnage

Si toute étude ou recherche sur la faune est précédée d'une phase d'inventaire, la nature de celui-ci, notamment les méthodes employées, ne privilégie pas les mêmes formes de données. Dans le seul registre de la collecte de coléoptères, la grande majorité des documents utilisés dans nos travaux porte sur des approches écologiques, comme par exemple l'influence de certains facteurs sur les entomocénoses (par exemple : Pfeffer et Zurr, 1983 ; Sippola *et al.*, 1995 ; Økland *et al.*, 1996 ; Kaila *et al.*, 1997 ; Martikainen *et al.*, 2000 ...). On trouve également d'intéressantes contributions pour la capture de tels coléoptères dans des études en lien avec la protection des plantes, pour l'agriculture ou la sylviculture (par exemple : Donaldson *et al.*, 1986, 1990 ; Canaday, 1987 ; Byers, 1992, 1999 ; Williams *et al.*, 1993 ; Babuder *et al.*, 1996 ...). Si dans le premier cas les méthodes utilisées privilégient l'accès à un large spectre de faune, les études à visées sanitaires se focalisent au contraire sur un taxon. Les données quantitatives de la grande majorité des recherches écologiques portant sur les coléoptères saproxyliques, sont moins la recherche d'une image de la biodiversité locale que l'obtention d'un jeu de données suffisant, apte aux traitements statistiques. Il est ainsi régulier de ne voir appliquée qu'une seule technique, avec une forte pression locale pour répondre à ces objectifs particuliers (par exemple 300 pièges vitre suivis en une saison par Martikainen *et al.*, 1999). Dans ces contributions, les méthodes sont en général passives (pièges), cumulatives, par unité d'effort (en général une saison et un nombre défini de sites), par échantillon, directes, relatives et destructives. Dans certaines études écologiques, les méthodes actives ne sont pas pour autant ignorées (par exemple : Gutowski, 1986 ; Barbalat, 1995b ; Siitonen *et al.*, 1996), mais alors, une définition précise de l'unité d'effort s'impose pour que les analyses relatives soient possibles.

Malgré les objectifs de telles recherches (approche quantitative des structures de populations), différents de ceux poursuivis pour l'évaluation des forêts (approche qualitative par la nature des espèces présentes), les techniques d'échantillonnage adaptées aux coléoptères saproxyliques restent les mêmes.

I.2.2 - Les récoltes actives : « la chasse aux coléoptères »

La recherche directe des coléoptères saproxyliques *in situ* sous-entend de connaître les traits de vie des espèces recherchées, car cette chasse est d'autant plus efficace que l'entomologiste sera allé au devant des lieux de présence des différentes espèces. Pour tendre vers un maximum de rencontres d'espèces de notre liste de référence, dont les traits de vie sont très variés, l'expérience est certainement le principal facteur de réussite. Opportuniste, cette pratique implique donc un tropisme du chasseur, comme par exemple sur un arbre dépérissant ou des bois fraîchement coupés pour la recherche des xylophiles primaires et de leurs prédateurs, ou vers des fleurs ou d'autres sources nutritives naturelles des adultes, vers leurs lieux d'appariement ou de ponte, comme des écoulements de sèves, des champignons ... Pour provoquer les chances de rencontres, l'entomologiste a régulièrement recours à des pratiques modificatrices du milieu. Quand le déplacement, la concentration, voire la création de divers supports attractifs sont pratiqués, il s'agit là d'une orientation vers des méthodes passives comme le piégeage attractif. L'écorçage ou la fouille par décorticage de bois cariés et de champignons, voire l'abattage, sont des méthodes destructives d'habitats qui modifient brutalement et définitivement le milieu.

Techniquement, les outils de chasse demeurent très simples (Colas, 1974). Ils représentent des moyens mieux adaptés que la main et les yeux et en sont donc un prolongement et une assistance, soit pour déloger des insectes cachés (piochon, écorçoir, brosse, nappe montée pour le battage, filet fauchoir, lampe de poche ou tamis), soit lors de la capture (filet léger, aspirateur à bouche, pinces ou pinceau).

L'échantillonnage basé sur une intervention essentiellement manuelle donne des résultats difficilement comparables d'un récolteur à un autre. Il est souvent sciemment incomplet, ne concernant que la fraction du peuplement susceptible d'être récoltée par la technique employée. De telles méthodes fournissent donc des données surtout qualitatives avec une appréciation grossière de l'abondance, ce qui est moins un problème pour dresser l'inventaire d'un site que pour des études nécessitant une méthodologie davantage cadrée. Certaines méthodes peuvent devenir semi-exhaustives pour corrélérer l'échantillon à une surface ou un volume estimé, quand une unité d'effort est rigoureusement établie.

- ✓ Le fauchage fait partie de ces techniques, consistant en une exploration méthodique du support végétal des basses strates, en le frappant suivant de brefs mouvements d'aller-retour (Colas, 1974 ; Mora, 1994).
- ✓ Le battage consiste à frapper ou secouer énergiquement les branchages vivants ou de petits bois morts à l'aide d'un bâton, de façon à faire choir les insectes sur une toile (dite nappe montée ou « parapluie japonais », en général blanche ou verte) ou dans un entonnoir (Colas, 1974 ; Basset, 1985 ; Callot, 1995).
- ✓ L'écorçage consiste à décoller des surfaces ou des volumes déterminés d'écorces d'arbres morts, sur différents types et parties de bois (niveau de dégradation et essence ; tronc, branches ou souches). Les insectes sont alors capturés dans cette interface, avec éventuellement un examen supplémentaire en laboratoire sur chaque matériau prélevé (Crepin, 1979 ; Basset, 1985 ; Dajoz, 1990 ; Siitonen, 1994)

Les techniques de récolte par thermonébulisation insecticide (« *Canopy fogging* ») pourraient tendre vers des méthodes exhaustives et absolues (Southwood, 1978), mais elles sont trop contestables au niveau des impacts sur le milieu pour être envisagées.

La chasse directe est donc affaire de spécialiste et ne semble pas pouvoir être efficacement promise à une généralisation, en dehors de la communauté étroite qu'elle concerne déjà. Les progrès techniques seront sans doute davantage des « trucs » et « astuces » qu'une révolution des pratiques. Il n'y a donc pas beaucoup à attendre de la recherche dans ce contexte. Si l'expérience compte beaucoup dans les résultats, la confrontation des pratiques est toujours profitable aux personnes qui se rencontrent et l'accompagnement des débutants par des « maîtres » (Colas, 1974) doit continuer sur le terrain.

I.2.3 - Les enceintes à émergence

À la charnière entre la vie larvaire et la vie adulte, l'émergence est l'occasion d'observer des espèces déterminables (imagos) et pour lesquelles il est possible d'affirmer l'origine exacte (habitat et localité de développement). Outre l'obtention de données phénologiques et chorologiques, des éléments autécologiques et synécologiques (mesures cénotiques ou de densité d'une espèce rapportée au volume du substrat) peuvent être estimés. L'observation directe de tels phénomènes est rare et incertaine sans recours aux techniques permettant ces observations. Il s'agit de méthodes semi-exhaustives à l'échelle d'un site car on ne connaît pas la proportion des insectes recueillis par rapport à la fraction présente dans ce type de substrat à l'échelle locale (Mora, 1994), des bois pouvant être en effet plus colonisés que d'autres. Il s'agit par contre de méthodes exhaustives à l'échelle du substrat enfermé.

La technique utilise des enceintes hermétiques et opaques qui coiffent ou entourent, in situ, le substrat déjà colonisé par les larves des espèces qui seront dénombrées (tronc, champignon,...). Les captures sont basées sur le phototropisme positif des insectes, qui, après émergence, se dirigent vers une ouverture lumineuse équipée d'un système collecteur (Basset, 1985). L'obturation d'une cavité avec ajout d'un récipient de collecte est un principe similaire (« piège Lecomte » : Colas, 1974) qui dans ce cas utilise l'arbre creux comme partie intégrante de l'enceinte. Outre ces systèmes appelés « nasse » (Basset, 1985), « photoelector » (*ibid.*), « elector » (Schiegg *et al.*, 1999) ou « extraction cylinder » (Økland, 1996) suivant quelques variantes de forme du dispositif, il est également possible de déplacer avec succès certains substrats ex situ, dans différents types de récipients, souvent appelés cages ou caisses d'élevage. Dans ce cas, les conditions microclimatiques peuvent éventuellement être contrôlées (Kletecka, 1996).

Les résultats de ces dispositifs dépendent fortement du substrat étudié et en particulier du degré et de la nature de la décomposition du bois choisi (Basset, 1985 ; Økland, 1996). Les études d'écologie qui basent des comparaisons de milieux sur de tels principes (par exemple : Kletecka, 1996 ; Økland, 1996 ; Schiegg *et al.*, 1999 ; Schiegg, 2000) ont à leur crédit des données biologiques objectives sur les espèces (environnement local, quantité, surface extérieure ou nature des substrats). Cependant, même si les données sont de qualité, elles sont en général peu nombreuses et il paraît délicat d'interpréter autre chose que des différences liées aux substrats inventoriés, dont le choix sur une station est trop souvent limité, et qui sont très variés et évolutifs d'un lieu à un autre (Økland, 1996).

Les extracteurs liés au comportement (« Behavioural extractors ») représentent des techniques exhaustives voisines des enceintes d'émergence, à la différence que la capture n'intervient pas à l'occasion de la dissémination d'adultes frais éclos mais sur des spécimens se situant en différentes phases de leur cycle de vie. Les arthropodes récoltés sont ceux à mouvements limités qui habitent dans un substrat type ou d'autres qui y sont simplement cachés, ponctuellement ou pour leur diapause. Techniquement, le substrat prélevé est soumis à une dessiccation naturelle ou par l'utilisation d'une source de chaleur (ampoule) dans un appareil dit de Berlèse ou extracteur (Colas, 1974 ; Southwood, 1978 ; Marshall *et al.*, 1994). Comme il s'agit souvent d'espèces lucifuges et à géotactisme positif, le récipient de collecte est situé en partie basse du dispositif, lui-même surmonté de la source de chaleur lumineuse. L'identification d'insectes immatures, souvent pris dans ces dispositifs, pose un problème, par contre, la capture d'espèces « résidentes » en nombre bien plus important que les espèces « touristes » en constitue un des principaux avantages (Marshall *et al.*, 1994).

L'isolement de divers substrats est une technique très utile pour capturer des espèces souvent cryptiques, à période d'apparition très courte dans la nature, nocturnes ... Il s'agit de méthodes très complémentaires des récoltes directes, incontournables dans les inventaires. Si les temps de travaux sont relativement modestes, les faunes étant spécifiques aux substrats visés, il convient de répéter les opérations autant que les sites présentent des ressources différentes. L'encombrement généré par la recherche, l'équipement, voire le déplacement de tant de substrats peuvent devenir des facteurs limitants dans l'usage adéquat de telles méthodes, d'autant qu'un suivi aussi long que possible est à respecter (2 à 4 ans pour observer les espèces à cycle long).

I.2.4 - Le piégeage d'interception

Les pièges d'interception capturent des insectes durant leur déplacement, par la marche ou par le vol. Le piège fosse (« *Pitfall trap* ») capture des insectes, en général aptères, se déplaçant à la surface du sol, qui chutent dans un récipient enterré, dont l'ouverture affleure. L'interception en vol est opérée par un filet stationnaire ou une plaque (verre ou matière plastique). Outre un récipient de collecte, le dispositif d'interception peut être recouvert de glue destinée à retenir les insectes qui tentent de le traverser, s'y posent ou les percutent (plaques engluées suspendues, filet crildé ou bandes adhésives sur des passages déterminés : troncs par exemple) (Southwood, 1978 ; Mora, 1994).

Le piège Malaise (interception et système de nasse contraignant les insectes bons voliers à se concentrer vers un flacon récepteur en partie haute du dispositif) et le piège vitre (intercepte au moyen d'une barrière physique les insectes au vol qui sous le choc, tombent dans un récipient collecteur) représentent les techniques les plus usitées.

□ Le piège Malaise

Cette technique est réservée aux insectes au vol adroit qui présentent un géotropisme négatif (l'insecte monte le long d'un obstacle par « réflexe d'évasion » : Mora, 1994). Cette structure stationnaire en forme de tente est faite d'un tissu finement maillé, avec des côtés ouverts et un plan central vertical orientant les insectes vers un toit conique muni d'un dispositif de récolte. La majorité des insectes capturés par cette méthode est constituée de diptères et d'hyménoptères (Southwood, 1978). L'efficacité des pièges Malaise est très dépendante de la forme du piège, de sa taille et de sa couleur (Marshall *et al.*, 1994), facteurs résolus avec l'utilisation de pièges standards éprouvés, disponibles dans le commerce.

Les coléoptères ont tendance à se laisser chuter au sol lorsqu'ils heurtent un obstacle en vol et l'utilisation de cette technique pour leur capture semblerait peu conseillée. Pourtant, l'utilisation d'une seule tente Malaise en Andorre durant 17 mois a permis la capture de 3 000 spécimens de coléoptères, avec 41 familles représentées (Vazquez et Pujade, 1995). Des résultats intéressants sur les coléoptères sont affirmés par Marshall *et al.* (1994), des études sur les coléoptères forestiers sont entièrement axées sur cette technique en Nouvelle-Zélande (Hutcheson et Jones, 1999 ; Hutcheson et Kimberley, 1999) et à l'occasion d'une expédition du « radeau des cimes » au Gabon, l'usage de cette technique a révélé des espèces nouvelles d'*Agrilus* (Curletti, 1999).

Basset (1985) a réduit les dimensions du piège pour le suspendre à la couronne des arbres. Dans cette étude, les taxons les plus capturés avec ce piège ont été des nématocères, des brachycères et des coléoptères, mais pour cet ordre, les résultats restent très modestes. Des mini-tentes Malaise, munies d'un récipient collecteur fixé à la base et placées sous la canopée ont aussi été testées par Barbalat (1995b). Les résultats concernant les coléoptères saproxyliques y ont été décevants.

Nous ne croyons pas à l'intérêt de développer cette technique onéreuse, semble-t-il très aléatoire pour les coléoptères saproxyliques, si l'on en croit divers dépouillements que nous avons menés sur de tels piégeages réalisés dans le Sud-Ouest et les Pyrénées (T. Noblecourt *leg.*).

□ Les pièges vitres

Dans les dispositifs les plus usités, un récipient de collecte est disposé sous les plans d'interception en vol, pour des insectes qui présentent un géotactisme négatif (chute involontaire après choc sur l'obstacle). Avec ces pièges, les captures résultent d'un phénomène plus ou moins aléatoire pour des individus d'espèces particulièrement mobiles, en déplacement dans l'habitat échantillonné (Southwood, 1978). Pour ces pièges d'interception, la probabilité de capture des différentes espèces est affectée par de nombreux facteurs qui leurs sont propres, comme par exemple la hauteur et la durée de vol, ce qui invite à la prudence pour des comparaisons faunistiques fines (Martikainen *et al.*, 1999). Même si la technique est des plus efficaces, certaines espèces ne s'y laissent pas prendre (Økland, 1996). Les dénominations sont nombreuses : piège vitre ou « *glass barrier trap* » ; piège fenêtre ou « *window trap* » ; piège d'interception en vol ou « *flight interception trap* » et « *collision trap* » ; piège barrière ou « *barrier trap* » ... bien que les dispositifs se

distinguent surtout par l'usage d'un obstacle plan pour une interception unidirectionnelle ou d'un dispositif formé de plaques perpendiculaires adapté à une interception multidirectionnelle. Ces deux formes sont jugées d'une efficacité équivalente par Chénier et Philogène (1989).

Les pièges vitre plans (unidirectionnels) sont régulièrement utilisés pour l'inventaire des coléoptères saproxyliques pour lesquels ils donnent d'excellents résultats (Coudroy, 1979 ; Pfeffer et Zumr, 1983 ; Sippola *et al.*, 1995 ; Dajoz, 1998). Barbalat (1995b), par exemple, a obtenu les meilleurs résultats pour les coléoptères à l'occasion d'une comparaison de quatre techniques (dont plateaux colorés, mini-tentes Malaise et pièges à bière). L'usage de plaques limite les surfaces possibles pour de tels pièges (prise au vent), ce qui n'est plus un problème avec une toile tendue dont les dimensions peuvent être bien supérieures (Peck et Davies, 1980 ; Marshall *et al.*, 1994 ; Degallier et Arnaud, 1995).

Les pièges vitre multidirectionnels sont composés de deux panneaux transparents (n'excédant pas en général plus de 250 cm \approx), assemblés perpendiculairement et placés au-dessus d'un entonnoir de plastique auquel est fixé un récipient de collecte. Les pièges sont en général disposés de 0,7 à 1 mètre du niveau de sol (Siitonen, 1994 ; Økland, 1996 ; Martikainen *et al.*, 1999). Ce piège est plus compact qu'une vitre pour une surface d'interception équivalente et il présente en outre l'intérêt d'utiliser un récipient de collecte qui réduit l'usage du liquide collecteur par rapport aux gouttières des pièges plans : il peut ainsi être hissé dans les houppiers (Pfeffer et Zumr, 1983).

Les pièges vitre sont les plus utilisés en écologie forestière quand le matériel d'étude correspond aux coléoptères saproxyliques. Dans les comparaisons de milieux, le positionnement doit être le plus neutre possible, même si les trouées sont en général favorisées. Cependant, le principe du piège vitre peut être associé à une source attractive naturelle, comme des carpophores de champignons lignicoles ou des arbres morts. Près d'un chablis ou d'un entrepôt de bois, la faune xylophile primaire et ses prédateurs se concentrent et gagnent donc à être interceptée en ces lieux (Coudroy, 1979 ; Pfeffer et Zumr, 1983). C'est aussi suivant ce principe que Kaila (1993) propose d'accoler la vitre directement contre une chandelle (« *trunk window trap* ») et de la faire traverser un carpophore pour cibler les récoltes sur les visiteurs réguliers ou occasionnels de tels substrats (coléoptères saproxyliques variés dont nombre de mycétophiles, diptères *Mycetophilidae* et *Keroplastidae* et quelques hétéroptères *Aradidae*). Cette technique, adoptée avec d'éventuelles adaptations (Jonsell et Nordlander, 1995 ; Økland, 1996 ; Jonsson *et al.*, 1997 ; Schiegg *et al.*, 1999), constitue aussi une alternative intéressante au prélèvement réitéré de nombreux champignons lors d'études nécessitant des données quantitatives (par exemple : Thunes et Willassen, 1997 ; Sippola et Renvall, 1999). Dans la famille des pièges d'interception disposés sur ou à proximité d'un substrat naturel attractif, Marshall *et al.* (1994) proposent le « *pan trap* » ou « *water trap* » qui ne sont autres que des récipients contenant de l'eau et dans lesquels les insectes concentrés sur la source attractive finissent par chuter. Se rapprochant des spectres de faune recherchés avec les nasses à émergence, ces dispositifs se montrent plus efficaces (Schiegg *et al.*, 1999), apportent d'intéressantes données biologiques et constituent aussi une première étape vers des dispositifs avec des attractifs artificiels.

Les pièges vitre, largement éprouvés, sont à retenir pour l'inventaire des coléoptères saproxyliques, quelle que soit la nature du milieu forestier. L'encombrement du dispositif pourrait cependant constituer un frein à son développement et c'est sans doute pour cette raison que cette technique n'est pas utilisée par les entomologistes amateurs (qui pratiquent pourtant le piégeage).

I.2.5 - Les pièges attractifs

Les pièges attractifs ont pour caractéristique commune de fonctionner comme des leurres vis-à-vis d'insectes répondant à différents stimuli. Il s'agit donc de techniques actives (les insectes se déplacent vers le piège) et de méthodes relatives car chaque espèce a ses propres traits de vie et répond à un ensemble de stimuli qui lui est propre. Les leurres utilisés correspondent en général à des éléments visuels et olfactifs, et parfois aussi tactiles (cas de l'abri artificiel). Ils sont reconnus par les espèces capturées comme une source alimentaire, des conditions micro climatiques meilleures, la présence d'un partenaire, leur habitat ...

□ Pièges lumineux

Nombre d'insectes à activité crépusculaire ou nocturne sont sensibles aux rayonnements lumineux, en particulier les UV (Colas, 1974 ; Mora, 1994). En général, cette technique est au registre des chasses actives, soit par utilisation d'une source autonome d'énergie et une collecte manuelle sur le « drap blanc » éclairé par la lampe, soit par la prospection des abords des sources lumineuses artificielles comme les éclairages publics. Il est possible de faire appel à des dispositifs automatiques de piégeage électrique lumineux, qui conjuguent une source lumineuse à un système de capture et de rétention. Canaday (1987) ou Kato *et al.* (1995) utilisent des pièges lumineux sur batteries, munis d'un système d'interception autour d'une ampoule. L'ensemble surmonte un récipient de collecte. Comme le matériel est coûteux, il est délicat d'imaginer des dispositifs cumulatifs laissés sans surveillance. D'autre part, les coléoptères saproxyliques sont peu nombreux à être spécifiquement capturés par ce seul système, bien que quelques *Cerambycidae* par exemple, comme certains *Prioninae* et *Hesperophanini*, soient nettement attirés par les lumières (*obs. pers.*).

□ Pièges chromo-attractifs

Ces techniques se déclinent en deux ensembles vis-à-vis des coléoptères saproxyliques. Il y a d'une part les pièges qui leurrent les floricoles et d'autre part les pièges qui agissent sur la reconnaissance des supports de ponte par certains xylophiles.

L'effet attractif visuel de plateaux colorés sur les floricoles est la base d'une technique très utilisée par les entomologistes. Il s'agit de récipients de couleur (assiettes, bacs...) remplis d'eau additionnée de quelques gouttes d'un produit mouillant qui provoque la noyade immédiate des insectes attirés, et d'éventuels produits de conservation si le dispositif reste installé plusieurs jours (Southwood, 1978 ; Noblecourt, 1993 ...). Contrairement au piège lumineux, le piège à plateau coloré a un faible rayon d'action et le signal ne semble perçu qu'à quelques mètres seulement du piège (Roth, 1966).

Le jaune est souvent utilisé (Roth, 1966 ; Basset, 1985 ; Donaldson *et al.* 1986, 1990 ; Canaday, 1987 ; Noblecourt, 1993 ; Barbalat, 1995b ; Andreï-Ruiz, 1996), mais présente, selon nous, l'inconvénient d'attirer un grand nombre de diptères et d'hyménoptères (Roth, 1966 ; Noblecourt, 1993), tout comme une faune en coléoptères largement dominée par les hôtes des fleurs jaunes : *Anthaxia* spp., *Phalacridae*, *Oedemera* spp., *Bythurus* spp. ... Le blanc est par contre la couleur de nombreuses fleurs attractives pour davantage d'espèces de coléoptères saproxyliques, comme les ombellifères par exemple. Cette couleur est parfois utilisée pour des pièges qui jouent également sur l'attraction olfactive et qui sont éventuellement munis d'un système d'interception, également blanc, fixé sur le récipient de collecte (Maetô *et al.*, 1995 ; Shibata *et al.*, 1996 ; Imai *et al.*, 1998). Si les plateaux colorés sont en général installés au ras du sol ou à faible hauteur dans des secteurs plus ou moins dégagés (zones les plus souvent fleuries), certains (Basset, 1985 ; Andreï-Ruiz, 1996) ont également utilisé des assiettes jaunes pour échantillonner les houppiers. L'efficacité s'y est révélée très faible (Basset, 1985).

Sur un autre registre, les insectes xylophages répondent à une attraction primaire liée à des substances émises par les arbres dépérissants ou morts et semblent ensuite reconnaître visuellement le support recherché : une forme sombre et souvent verticale (Chénier et Philogène, 1989). C'est sur le test de différentes formes de pièges que ces auteurs forgent leur interprétation. Les couleurs sombres (noir ou marron) sont ainsi régulièrement utilisées en complément de différents attractifs chimiques pour la capture de certains xylophiles et de leurs prédateurs (Chénier et Philogène, 1989 ; Shibata *et al.*, 1996 ; Zach, 1997).

Les pièges chromo-attractifs, ou combinant cette attraction à d'autres principes (chimio-attraction et interception) sont actuellement très étudiés pour quelques ravageurs des cultures. Il semble que l'inventaire de nombreux coléoptères saproxyliques ait à progresser significativement à la lumière de telles expériences.

□ Chimio-attraction et pièges à kairomones

Le rôle des substances sémio-chimiques est prépondérant dans la biologie et l'éthologie des insectes (Strebler *et al.*, 1989). En effet, ces médiateurs chimiques interviennent dans différentes phases du comportement des individus, en particulier dans la prospection alimentaire, la recherche d'un partenaire, l'accouplement, la ponte, la signature d'un substrat déjà colonisé ... Parmi les composés chimiques en jeu, dont certains agissent en synergie pour former un « bouquet » odorant, les substances dites allélochimiques, qui régissent une communication entre espèces différentes (par exemple une relation insecte-plante), se distinguent des phéromones, dont l'effet est intraspécifique (*ibid.*). L'attraction secondaire de certains scolytes sur des arbres favorables, repérés par des éclaireurs, fait partie de ces phéromones (dites incitatrices et plus précisément d'agrégation), dont l'usage est très intéressant dans les recherches ciblées sur des « ravageurs », mais inapproprié pour des inventaires multi-espèces. Les substances allélochimiques se divisent également en deux groupes : les allomones qui apportent un bénéfice à l'organisme qui les émet (répulsifs sécrétés pour dissuader un prédateur par exemple), et les kairomones qui apportent un bénéfice à celui qui les reçoit (*ibid.*). Les inventaires faunistiques ont certainement beaucoup à retenir des recherches sur ces substances attractives (par exemple : composés phénoliques, alcools, acétates ou terpènes). Pour la capture des insectes floricoles et des complexes saproxyliques des résineux, le piégeage a déjà profité des recherches sur les anthophages qui affectent certaines récoltes fruitières et de celles sur les xylophiles pionniers des conifères.

Les attractifs des plantes envers leurs pollinisateurs sont des allo-kairomones, molécules apportant un avantage à la fois à l'émetteur et au récepteur (souvent en jeu dans de nombreuses associations symbiotiques) (*ibid.*). De nombreuses références font état d'expériences avec différents attractifs de la sorte, mais les résultats sont généralement focalisés sur un groupe ou une seule espèce de coléoptère prédateur, sans qu'il ne soit fait mention des autres espèces capturées (Alm *et al.*, 1986 ; Donaldson *et al.*, 1986, 1990 ; Ikeda *et al.*, 1993 ; Imai *et al.*, 1998), ce qui est pourtant probable. Ces recherches commencent à servir les progrès des inventaires plus larges de coléoptères, en particulier par l'usage du benzyl-acétate (Maetô *et al.*, 1995 ; Shibata *et al.*, 1996).

En parallèle aux études sur certains *Scolytidae* et *Curculionidae* posant problème à la sylviculture des résineux (Chararas et Berton, 1961 ; Byers, 1992 ; Babuder *et al.*, 1996 ; Zach, 1997 ; Fettig *et al.*, 1998 ; Czokajlo et Teale, 1999 ; ...), d'autres coléoptères saproxyliques attirés ont été remarqués par des entomologistes (Keith, 1990 ; Zach, 1997). Aujourd'hui, les progrès enregistrés sur la réponse des ravageurs aux kairomones sont des contributions précieuses pour les inventaires en forêts de résineux, techniques qui, associant terpènes et éthanol, sont déjà très efficaces, efficientes et sélectives (Valladares, 2000 ; Brustel, 2000, 2001c ; Ibanez-Justicia, 2001). Des techniques équivalentes adaptées aux cortèges des feuillus (xylophiles et leurs prédateurs) restent par contre à inventer.

□ « Pièges à bière »

Cette technique de piégeage fait intervenir une attraction par un appât dont la composition est complexe et évolutive. Nous supposons que le milieu fermentescible utilisé puisse à la fois être senti comme une source alimentaire et également comme un message de stress d'un arbre à coloniser (au même titre qu'une plaie suintante de sève sucrée qui va évoluer au contact de différents micro-organismes autochtones et qui signale une faiblesse de son hôte).

Cette interprétation d'une attraction par un bouquet kairomonal est à la source de l'invention de la technique. Döring (1955) a utilisé *Cerambyx cerdo* (très attiré par les pièges à bière) pour tester l'appétance (perçue par le léchage labial de la source) et la réaction de ponte (recherche de la source par l'oviscape en érection) sur 41 composés présents dans le chêne. Si 18 composés sont détectés par l'insecte (mouvement des palpes au minimum), les alcools simples sont tous appétants et trois composés provoquent une réaction « complète » de l'insecte (volonté de s'alimenter et de pondre) : la sève de chêne (« *Einchensaft* » : *i.e.* jus de chêne), l'éthanol et l'acétate d'éthyle. L'éthanol est produit par une fermentation alcoolique, au même titre, mais dans des proportions supérieures, à différents autres alcools et l'acétate d'éthyle, ce

dernier étant surtout synthétisé, par la suite, à l'occasion d'une mauvaise conservation (Ribéreau-Gayon et Peynaud, 1966 ; Ribéreau-Gayon *et al.*, 1998). Ces composés doivent donc exister dans un piège contenant des appâts sucrés qui fermentent et évoluent au contact de différentes levures et bactéries locales.

Les fruits sucrés, les « miellées » (sirop et alcool) badigeonnées sur les arbres et la recherche sur les plaies d'arbres suintantes sont utilisés avec succès pour certains lépidoptères et coléoptères saproxyliques (Simon, 1954 ; Du Chatenet, 1967 ; Colas, 1974 ; Rabil, 1985, 1987). Simon (1954) est sans doute le premier à fabriquer un piège accroché en hauteur dans les arbres et contenant de la bière sucrée, mélange attractif dans lequel viennent directement se noyer les captures. Pierre Berger améliore ensuite la recette avec : 1 demi-litre de bière, 500 g de sucre, 50 g de miel, 1 g d'acide salicylique, et de l'eau pour compléter à 1 litre (Leseigneur, 1972). Cette composition sera ensuite largement reprise à peu de changements près : le vin étant parfois préféré à la bière et pour les piégeages sur de longues périodes (2 à 4 semaines), 10 % de chlorure de sodium sont ajoutés au mélange afin d'éviter la décomposition des individus capturés (Allemand, 1981 ; Allemand et Aberlenc, 1991 ; Leplat, 1994 ; Dauguet, 1996, 1997). Ce type de piège, simple et de faible coût, montre un grand intérêt pour la capture de nombreux coléoptères saproxyliques réputés rares, en particulier dans les secteurs les plus chauds du territoire (*ibid.*). Dauguet (1997) met en doute l'efficacité du piégeage alimentaire en régions fraîches et humides. En effet, il remarque que le nombre de coléoptères capturés augmente fortement lorsqu'on se déplace du nord vers le sud et que les zones montagneuses donnent de maigres résultats en comparaison aux chênaies thermophiles particulièrement productives. Cette observation est à mettre en relation avec les résultats décevants que Barbalat (1995b) a obtenu en Suisse. La fermentation de l'appât est peut-être en cause. Cette hypothèse nous a incités à ajouter 10 % d'éthanol au mélange dans une expérience récente en haute Vallée d'Ossau (Hautes-Pyrénées), avec des résultats globalement très positifs, notamment la capture d'une espèce inattendue et très rare : *Cyrtoclytus capra* (Brustel *et al.*, 2001).

En forêts feuillues de plaines et collines, ce type de piège ne peut être écarté. Largement employée par les entomologistes amateurs français, cette technique est simple, assez facile à mettre en place et permet la capture de nombreux coléoptères saproxyliques.

1.3 - Projet de recherche sur les méthodes d'échantillonnage

La simplicité et la facilité d'utilisation correspondent aux premiers critères de choix des techniques de piégeage qui doivent être retenues dans la perspective d'un développement de méthodes avec l'assistance sur le terrain par des non-spécialistes (forestiers).

Les éléments qui nous intéressent plus particulièrement, dans l'usage de techniques connues pour être a priori les plus efficaces sur différents coléoptères saproxyliques, se résument comme suit :

- √ l'efficacité et l'efficience des différentes techniques vis-à-vis des familles de coléoptères que nous ciblons ;
- √ la sélectivité des pièges par rapport aux groupes d'insectes non étudiés (en terme d'abondance) ;
- √ la complémentarité éventuelle de différentes techniques ;
- √ le protocole de piégeage à mettre en œuvre pour une efficacité et une efficience maximales.

Cette démarche correspond à une préoccupation constante dans différentes études appliquées que nous avons pu entreprendre (Brustel, 1998a, 2000, 2001a, 2001c ; Valladares, 2000 ; Ibanez-Justicia, 2001). Dans ce travail, nous présentons deux expériences originales qui contribuent à améliorer les méthodes d'inventaire des coléoptères saproxyliques. Nous ne reviendrons pas sur le principe des pièges utilisés, mais nous insisterons sur la description des modalités appliquées et en particulier sur les explorations menées sur de nouvelles formes de pièges ou d'attractifs.

Le piégeage attractif est une voie privilégiée lorsqu'un matériel cible est défini. La recherche d'une efficacité et d'une sélectivité accrue de ces techniques, ciblant le matériel biologique recherché et écartant

les biais liés au récolteur ou à l'expérimentateur, mérite d'être développée. Nous soupçonnons que des substances allélochimiques (kairomones) actuellement à l'étude ou distribuées en protection des cultures ont quelques propriétés attractives sur d'autres groupes de coléoptères. L'objectif de notre première expérience est donc une évaluation de la qualité de quelques uns de ces attractifs pour le piégeage des coléoptères saproxyliques recherchés.

Notre deuxième expérience a été conçue pour comparer entre elles différentes techniques connues (pièges). Les résultats exploratoires de la première expérience nous ont incités à inclure dans ce protocole des pièges chromo-attractifs amorcés avec des kairomones.

Les conditions expérimentales adaptées à cet objectif comparatif sont différentes d'un protocole d'inventaire classique. Le choix des supports de nos expériences répond à deux déterminants majeurs : la nature des peuplements forestiers et la faisabilité des expériences. Nous avons besoin comme support, d'éléments représentatifs de notre contexte forestier régional (support des activités de recherche, développement et expertises naturalistes) dans un contexte de forêts feuillues de plaine. Le contexte de forêts résineuses ou mixtes a aussi été choisi dans d'autres expériences, dans les Pyrénées et dans le Tarn (Brustel, 2000, 2001c ; Valladares, 2000 ; Ibanez-Justicia, 2001). Le piège alimentaire est surtout utilisé dans les feuillus (leurre des propriétés des écoulements de sève) mais les autres modalités de piégeage, axées sur des stimuli *a priori* indépendants des essences forestières en place (pièges chromo-attractifs amorcés destinés aux floricoles et interception simple) peuvent donc être utilisées dans tous les contextes. Les forêts feuillues ont été choisies à proximité de Toulouse (Haute-Garonne), dans des propriétés privées accessibles.

➤…………II - DES ATTRACTIFS POUR LES PIEGES : QUELLES KAIROMONES POUR L'INVENTAIRE DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES ?

II.1 - Objectif

L'objectif est de trouver des kairomones attractives pour différents coléoptères saproxyliques, parmi les attractifs utilisés par les spécialistes de la protection des cultures.

II.2 - Matériel et méthodes

II.2 1 - Protocole expérimental

☐ Le site de piégeage

Cette première expérience s'est déroulée durant l'été 1997 dans le bois du « Candelé », situé à Bonrepos-sur-Aussonnelle (Haute-Garonne : 43°32'12''Nord – 1°08'59''Est), dans un paysage agricole des coteaux de Gascogne présentant des milieux forestiers très fragmentés. Ce bois sans exploitation depuis au moins 50 ans correspond à un taillis-sous-futaie vieilli où *Quercus pubescens* Willd. domine. Ce site a déjà fait l'objet de recherches entomologiques sur les syrphes et s'est révélé particulièrement intéressant pour ce groupe, en particulier pour quelques espèces saproxyliques exigeantes et rares (Sarhou, 1996, *comm. pers.*).

☐ Choix des pièges

Le choix des attractifs est inspiré des expériences privées de la société *Natural Plant Protection*® (ou N.P.P.), spécialisée dans la lutte biologique, en particulier le piégeage de masse de coléoptères ravageurs sur diverses cultures pérennes tropicales (N.P.P., sans date). A l'occasion de notre projet, le responsable scientifique de cette structure nous a communiqué une série de composés pour lesquels différents coléoptères avaient été observés en dehors des ravageurs pour lesquels ils avaient été prévus. La qualité de ces attractifs pour le piégeage des coléoptères saproxyliques recherchés méritait donc d'être évaluée.

Le piège à bière, ou le piège à vin, représente notre référence en terme de piégeage attractif des coléoptères

saproxyliques (Allemand et Aberlenc, 1991 ; Leplat, 1994 ; Dauguet, 1997). Son efficacité connue est probablement liée à un bouquet kairomonal complexe et évolutif. Son usage à côté d'attractifs simples (une molécule en jeu) constitue donc une source de comparaison intéressante, tant sur le plan de l'efficacité que sur celui de la sélectivité.

En dehors de la chimio-attraction, le positionnement et la forme des pièges représentent d'autres paramètres pris en compte. Une partie des pièges a été modifiée pour mesurer l'incidence d'un criblage préventif des « grosses espèces » (dont certaines sont protégées) sur la qualité générale du piégeage.

Le piège blanc utilisé n'est pas un contenant neutre vis-à-vis des captures car il agit comme un plateau coloré. Dans cette expérience, nous postulons que c'est l'attractif (kairomones testées ou bière) et les obstacles du criblage qui jouent sur les différences de résultats entre les modalités testées.

□ Les pièges et les attractifs

Toutes les matières testées lors de cette expérience sont diffusées à l'intérieur d'un seau blanc de 10 litres en matière plastique (Figure 20), percé de 4 ouvertures sur le couvercle et de 3 sur le côté. Les côtés sont dépolis par des lacérations pour faciliter l'atterrissage des espèces volantes. Les ouvertures mesurent 5 cm de diamètre. Chacun de ces récipients est rempli de 2 litres d'un mélange d'eau salée à 10 %, additionné d'un mouillant, sauf pour les pièges à bière où le liquide récepteur correspond à l'appât.

L'amorçage de ces pièges (Tableau XV) se décline suivant :

- √ - 9 composés attractifs, dans des diffuseurs *Picodrop*TM accrochés au couvercle, mis à disposition par la société N.P.P.® et amorcés par leurs soins avec un taux d'émission indicatif, pour une durée d'un mois et demi maximum ;
- √ - 4 pièges amorcés suivant le principe du « piège à bière » avec un mélange fermentescible composé, pour 10 litres, de 2 litres de bière (bouquet odorant et alcoolique initial), 2 kg de sucre (le sucre ajouté à la bière, fournit aux levures déjà présentes dans le milieu, le substrat nécessaire au processus de fermentation alcoolique), 1 kg de sel (qui augmente la tonicité du milieu, évite le gonflement et la dégradation par putréfaction des insectes capturés en limitant le développement des bactéries et des moisissures ainsi que l'évaporation), le tout complété à 10 litres avec de l'eau ;
- √ - 2 des 4 modalités de « pièges à bière » (« PB1 » et « PB2 ») sont représentées par des seaux percés d'ouvertures plus petites (41 ouvertures de 1 cm de diamètre, groupées en lieu et place des trous de 5 cm des autres modalités : Figure 20), cette modification est opérée comme un crible à grandes espèces dont certaines sont protégées (*Cerambyx cerdo* L.) dont l'impact sur l'efficacité générale ne nous est pas connu ;
- √ - 2 témoins ; les récipients sont remplis d'eau uniquement.

Tableau XV (A & B) : Amorçage des 15 pièges testés au « Candelé »

A	N°	Attractif	Taux d'émission	B	N°	Attractif	observations
	1	Benzaldéhyde	10 mg/j		PB1	Bière, sucre	
	2	4-Méthyl-5-Novanol	5 mg/j		PB2	Bière, sucre	
	3	Béta Pinène	30 mg/j		GB1	Bière, sucre	
	4	Isoamyl acétate	50 mg/j		GB2	Bière, sucre	
	5	Phényl acétate	20 mg/j		T1	/	témoin
	6	Butyl butyrate	40 mg/j		T2	/	témoin
	7	Phénéthyl propionate	10 mg/j				
	8	Phénéthyl acétate	80 mg/j				
	9	Benzyl cinnamate	50 mg/j				

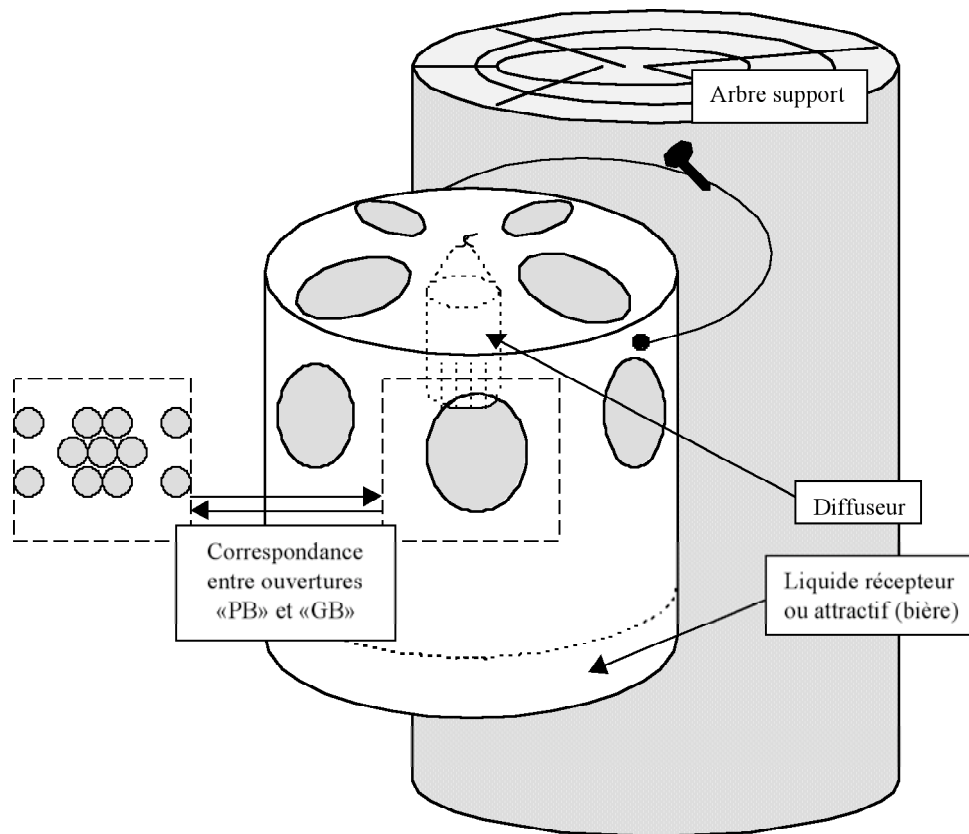


Figure 20 : Schéma des pièges utilisés au « Candelé »

□ Mise en place du protocole sur le terrain :

Les 15 pièges sont disposés sous couvert forestier à l'intérieur du bois, un par arbre, en transect linéaire sur arbres dominants successifs (soit 1 piège tous les 5 m environ et un transect de près de 70 m), à hauteur d'homme. La position sur les troncs, à hauteur d'homme, a été obligatoire pour ne pas cacher les pièges dans les strates basses de la végétation dont la couverture est totale (fort embroussaillage par les ronces). Chaque position est repérée par un numéro. La séquence est aléatoire à l'exception des attractifs identiques, volontairement séparés. Les pièges installés le 24/6/97 sont définitivement retirés le 5/8/97. Ils sont relevés tous les 6 jours, soit au total 7 relevés. En l'absence d'un dispositif suffisant pour répéter chaque modalité attractive et pour éviter un effet position, les récipients sont déplacés de 3 arbres à chaque relevé, chaque attractif ayant ainsi été appliqué à tous les niveaux du transect. Cette astuce prétend pallier une véritable réplification des attractifs.

II.2 2 - Dépouillement, saisie et analyse des résultats

□ Relevés et dépouillements

Le relevé des pièges est en général l'occasion du réamorçage, ce qui a été le cas, dans cette expérience, pour les seuls pièges à bière (« BP » et « GB »). Les autres pièges attractifs sont amorcés pour la durée prévue de l'expérience. Lors des relevés, le liquide collecteur du fond des seaux est filtré à l'aide d'une passoire. La totalité des insectes piégés est ramassée, ensachée (avec identifiant : piège, position, date). Ces sachets sont ensuite conservés au congélateur, dans l'attente de leur étude. Tous les dépouillements sont effectués au laboratoire dans des bacs, le matériel étant observé et décompté dans une lame d'eau. Ils concernent 105 modalités dépouillées séparément dans cette expérience (7 dates x 15 pièges).

□ Matériel cible et identifications

Tous les individus sont comptabilisés, à l'ordre pour l'ensemble des arthropodes et au moins au niveau de la famille pour l'ensemble des coléoptères. Pour ces derniers, la détermination était prévue jusqu'à l'espèce pour 25 familles, pour approcher au mieux notre liste de référence (Tableau VII). *Alleculidae*, *Biphylidae*, *Bothrideridae*, *Buprestidae*, *Cerambycidae*, *Cetoniinae*, *Cleridae*, *Colydiidae*, *Elateridae*, *Erotylidae*, *Eucnemidae*, *Lissomidae*, *Lucanidae*, *Lycidae*, *Lymexylidae*, *Melandryidae*, *Mycetophagidae*, *Oedemeridae*, *Prostomidae*, *Pyrochroidae*, *Rhysodidae*, *Tenebrionidae*, *Tetratomidae*, *Throscidae* et *Trogossitidae* représentent ces 25 familles pour lesquelles la détermination de l'ensemble de leur représentant était possible. Le recours aux spécialistes n'a été requis que pour l'unique *Throscidae* capturé (L. Leseigneur *det.*), parmi les familles initialement retenues. Compte tenu de la nature des résultats (familles représentées et faiblesse de données sur celles qu'il était prévu d'étudier), nous avons également déterminé les *Nitidulidae* jusqu'au genre et l'ensemble des *Scraptiidae* et *Mordellidae* a été confié pour détermination à P. Leblanc (Museum de Troyes, Aube), spécialiste de ces familles comprenant une majorité d'espèces saproxyliques.

□ Gestion et analyses des données

L'ensemble des observations a été saisi, géré, trié, analysé et mis en forme sur tableur (Excel™). Les données ont été analysées qualitativement et par quelques analyses statistiques. Pour comparer les jeux de données relatifs au plan d'expérience et aux différents attractifs, nous avons privilégié différentes analyses de variance, sur des effectifs, à un ou plusieurs facteurs, avec répétitions, ou non, suivant les questions traitées. Les seuils de signification (Snedecor et Cochran, 1980) sont classiquement symbolisés par les signets « n.s. » (pour des différences non-significatives au seuil $\alpha = 5\%$) ; « * » (pour : $0,01 < p. < 0,05$) ; « ** » (pour : $0,005 < p. < 0,01$) et « *** » pour des différences hautement significatives ($p. < 0,005$).

Les statistiques à plat enrichies de supports visuels (graphiques, courbes, tableaux) permettent de visualiser les résultats. L'efficacité des différents attractifs a été évaluée par le nombre d'espèces contactées : la richesse spécifique est donc la seule mesure de diversité présentée. La variabilité temporelle liée aux 7 relevés successifs a été utilisée pour les tests sur le plan d'expérience. Les effectifs de chaque taxon sont ensuite sommés pour l'ensemble de la période d'étude et mis en relation avec les modalités de piégeage dans la présentation des résultats.

La courbe de raréfaction du nombre d'espèces nouvelles en fonction du matériel collecté permet de situer l'efficacité des différents attractifs. Elle rend également compte de la sélectivité lorsque la richesse spécifique est mise en relation avec la totalité des arthropodes capturés. Nous utiliserons cette forme de présentation pour interpréter « l'intensité attractive » de chaque modalité, au moyen d'une courbe de tendance (logarithmique) ajustée aux données obtenues.

II.3 - Résultats

Les tableaux suivants (Tableaux XVI, XVII et XVIII) présentent l'ensemble des captures, suivant les différents pièges utilisés au Candelé.

Au total, ce sont 18754 arthropodes (18539 insectes) qui ont été dénombrés, dont 2522 coléoptères. 1701 spécimens de 28 espèces de coléoptères « saproxyliques » sont utilisés pour l'interprétation de l'efficacité générale des attractifs et de la forme des pièges. Aucune des espèces n'est réellement rare à l'échelle de notre pays, sinon peut-être *Xylotrechus antilope* (Ip = 2), *Strangalia attenuata* (Ip = 3) et *Mordellochroa milleri* (Ip = 3 ?) qui ont une valeur patrimoniale supérieure à toutes les autres espèces, banales en plaine (Tableau VII ; *obs. pers.* ; Leblanc, *in litteris*).

Tableau XVI : Arthropodes piégés au « Candelé » (effectifs par type de piège)

Ordre \ Méthodes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	GB1	GB2	PB1	PB2	T1	T2	Σ
COLEOPTERA	34	19	25	33	50	23	32	31	29	540	713	375	503	59	56	2522
DIPTERA	19	21	19	41	35	94	50	25	32	2193	2675	3124	3216	71	72	11687
HEMIPTEROIDEA		1	2	3	2	5	1	4	3	7	3	2		3	1	37
HYMENOPTERA	20	18	20	33	45	31	50	31	22	476	350	453	374	61	31	2015
LEPIDOPTERA	29	22	42	14	129	25	22	46	19	435	441	337	403	55	16	2035
MECOPTERA							1			82	44	41	29	1		198
NEUROPTERA										2		1	1			4
ORTHOPTERA	1		2								1		1			5
Autres insectes	1	1	3	3	2	3		4	4	7	2	1		4	1	36
Arthropodes autres	11	10	14	18	23	13	12	10	7	22	19	16	17	13	10	215
Σ	115	92	127	145	286	194	168	151	116	3764	4248	4350	4544	267	187	18754

Tableau XVII : Coléoptères représentés dans les différents pièges

Coleoptera \ Méthodes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	GB1	GB2	PB1	PB2	T1	T2	Σ
ANOBIIDE											4			1		5
BIPHYLLIDAE		2	1	1		1				49	20	23	27			124
BRUCHIDAE					1						1		1		1	4
CANTHARIDAE	1			1		1	1			2			1	1		8
CARABIDAE									2							2
CERAMBYCIDAE	1			2	3					6	3	2	1			18
CHRYSOMELIDAE										1			1			2
CIIDAE	1													1		2
COCCINELLIDAE	1	2				1	1		1		1	2				9
COLYDIIDAE					1											1
CRYPTOPHAGIDAE										1	4	1			1	7
CUCUJIDAE										1						1
CURCULIONIDAE								1		3	2	5				11
LAMPYRIDAE									1							1
LATRIDIIDAE			1	1	3		1		1		1			1	1	10
LEIODIDAE					1											1
LYCIDAE											1	1				2
MELYRIDAE			1					1		1	1					4
MORDELLIDAE		1	1	2	4	1	3	3	3	11	25	4	4	1	2	65
MYCETOPHAGIDAE	1	1								1	1					4
NITIDULIDAE (autres)					2	1	2	1	0	49	138	65	126	2	1	387
NITIDULIDAE (Meligethes)	21	5	10	13	10	7	6	10	9	61	16	50	20	16	16	270
OEDEMERIDAE		1			5	1	2	1	1	19	37	13	16	2	1	99
SALPINGIDAE							1		1	1			1			4
SCOLYTIDAE										7	5	5	5	1		23
SCRAPTIIDAE	5	7	9	13	20	9	14	12	10	310	441	188	284	33	32	1387
STAPHYLINIDAE	3		2			1	1	2		17	12	16	16			70
THROSCIDAE															1	1
effectifs Coléoptères	34	19	25	33	50	23	32	31	29	540	713	375	503	59	56	2522
effectifs étudiés	7	12	11	18	33	12	19	16	14	396	528	231	332	36	36	1701

Tableau XVIII : Coléoptères saproxyliques identifiés par types de pièges

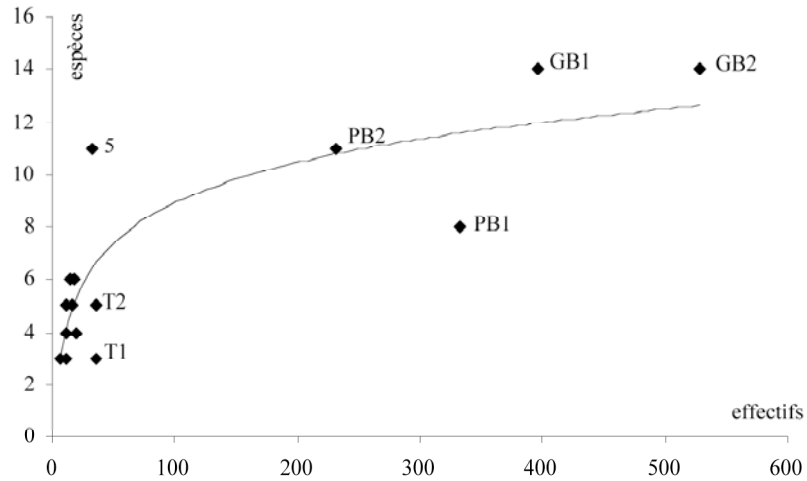
Espèces \ Méthodes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	GB1	GB2	PB1	PB2	T1	T2
THROSCIDAE															
<i>Trixagus gracilis</i> Wollaston															1
BIPHYLLIDAE															
<i>Diplocoelus fagi</i> Guérin-Ménéville		2	1	1		1				49	20	23	27		
MYCETOPHAGIDAE															
<i>Mycetophagus 4-pustulatus</i> (L.)											1				
<i>Litargus connexus</i> (Fourcroy)	1	1								1					
OEDEMERIDAE															
<i>Xanthochroa carniolica</i> (Gistl)						1				17	35	11	12		
<i>Oedemera podagrariae</i> (L.)					4	1		1	1	1	2	2	4	2	1
<i>Oedemera flavipes</i> (F.)							2								
<i>Oedemera nobilis</i> (Scopoli)		1								1					
CERAMBYCIDAE															
<i>Corymbia rubra</i> (L.)				1							1				
<i>Leptura aurulenta</i> F.	1									1	2	2	1		
<i>Leptura maculata</i> (Poda)										3					
<i>Stenurella melanura</i> (L.)						1				1					
<i>Strangalia attenuata</i> (L.)						1									
<i>Xylotrechus antilope</i> (Schönherr)				1	1										
<i>Xylotrechus arvicola</i> (Olivier)										1					
SCRAPTIIDAE															
<i>Anaspis pulicaria</i> Costa	5	7	9	13	19	9	14	12	9	307	437	186	278	33	32
<i>Anaspis frontalis</i> (L.)					1				1						
<i>Anaspis lurida</i> Stephens										3	4	2	6		
MORDELLIDAE															
<i>Mordellistena neuwaldeggiana</i> (Panzer)				1			1	1	1	3	13	1	1		
<i>Mordellistena variegata</i> (F.)				1			2				2	1			
<i>Mordellistena humeralis</i> (L.)			1					1			2				
<i>Mordellochroa milleri</i> Emery					2	1		1	1	7	7	1	3	1	1
<i>Tolida artemisiae</i> Mulsant & Rey												1			
<i>Mordella brachyura</i> Mulsant					1				1						
<i>Mordella holomelaena</i> Apfelbeck		1			1					1	1				1
LYCIDAE															
<i>Lygistopterus sanguineus</i> (L.)											1	1			
COLYDIIDAE															
<i>Bitoma crenata</i> (F.)					1										
espèces	3	5	3	6	11	4	4	5	6	14	13	11	8	3	5
effectifs	7	12	11	18	33	12	19	16	14	396	528	231	332	36	36

□ Analyse du plan d'expérience

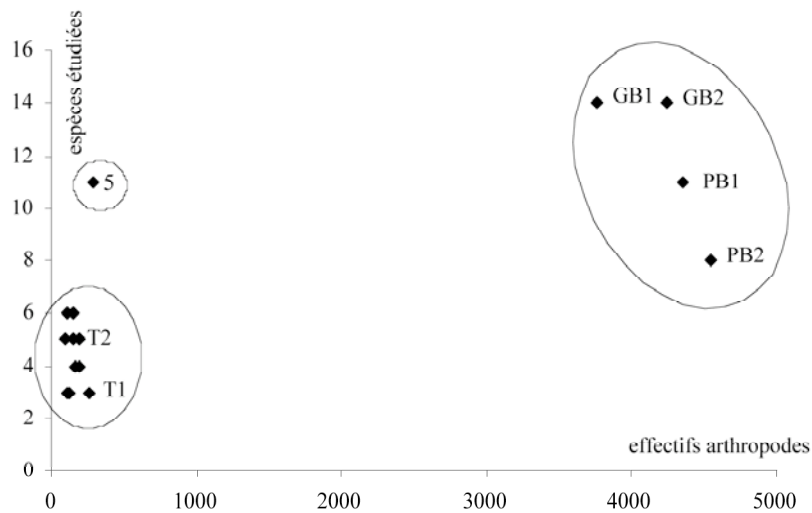
L'effet des types de piège, apparent sur les résultats bruts, est confirmé statistiquement par analyses de variance ($p = 0,012 : **$). Il existe naturellement un effet date ($p = 0,036 : **$) lié à la phénologie des différentes espèces, y compris sur cette courte période d'un mois et demi. Par contre, aucun effet position n'a pu être mis en évidence ($p > 0,05 : n.s.$), il n'y a donc pas de biais significatif dû au plan d'expérience. Le déplacement des pièges à chaque relevé se révèle être une bonne alternative aux répétitions.

□ L'efficacité et la sélectivité globales des pièges

Globalement, cette expérience se présente comme un échec. La richesse spécifique des groupes qui nous intéressent est faible pour un volume de captures « inutiles » très important. Les brefs temps de présence sur le site, à l'occasion des relevés, ont permis d'observer beaucoup plus d'espèces que celles qui ont été piégées, en particulier sur les ronces fleuries qui bordent le site. Cette observation générale et une analyse qualitative plus fine des résultats apportent cependant de nombreux enseignements.



Figures 21 : Distribution « espèces / effectifs » des coléoptères étudiés par type de pièges



Figures 22 : Distribution « espèces étudiées / effectifs arthropodes » par type de pièges.

Ces figures (Figures 21 et 22) permettent d'évaluer qualitativement l'efficacité et la sélectivité d'attractifs ou de groupes de pièges, en terme de richesse spécifique, en fonction des volumes de captures (effectifs à différentes échelles taxinomiques). C'est par rapport au tracé de la courbe de tendance logarithmique indicative (Figure 21 où $y = 2,2174 \ln(x) - 1,2893$ et $R^2 = 0,71$), ou par simple distance entre les résultats des pièges (Figure 22), que ces ensembles se détachent.

Il apparaît que les différents types de pièges à bière (« PB » et « GB »), le phényl acétate (« 5 »), les témoins (« T ») et l'ensemble des autres composés attractifs testés (« 1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 6 ; 7 ; 8 et 9 ») constituent 5 ensembles distincts sur ces graphiques. Une moyenne des effectifs par groupes d'arthropodes est réalisée pour chacun de ces ensembles et des analyses confirment quelques différences significatives entre ces 5 ensembles (Tableau XIX).

Tableau XIX : Comparaisons et significations des moyennes des effectifs d'arthropodes, par groupes de pièges

Pièges analysés	Effectifs moyens considérés							Comparaisons et significations				
	les 15 Kairomones pures	14 Kairomones (hors n°5)	kairomone n°5 seule	2 pièges Bière Grands trous	2 pièges Bière Petits trous	Les 4 pièges bière	Les 2 témoins	<i>Kai</i> - 5 / <i>n</i> °5	<i>n</i> °5 / <i>T</i>	<i>B</i> / <i>T</i>	<i>GB</i> / <i>PB</i>	<i>Kai</i> / <i>B</i>
Identifiant	<i>Kai</i> .	<i>Kai</i> .-5	<i>n</i> °5	<i>GB</i>	<i>PB</i>	<i>B</i>	<i>T</i>					
Autres Arthropodes	14,3	13,3	23	20,5	16,5	18,5	11,5	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
Autres insectes	5,3	5,5	4	74	38	56	5	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	***	<i>n.s.</i>	***
DIPTERA	39,1	39,6	35	2434	3170	2802	71,5	<i>n.s.</i>	***	***	<i>n.s.</i>	***
HYMENOPTERA	31,7	30	45	413	413,5	413,3	46	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	*	<i>n.s.</i>	*
LEPIDOPTERA	41,9	31	129	438	370	404	35,5	***	*	***	<i>n.s.</i>	***
COLEOPTERA (étudiés)	15,8	13,9	31	450,5	280,5	365,5	36,5	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	**	<i>n.s.</i>	**
COLEOPTERA (non det.)	17,2	17,3	17	164,5	157,5	161	21,5	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	*	<i>n.s.</i>	*
Tous les Arthropodes	165,3	150,5	284	3994,5	4446	4220,3	227,5	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	***	<i>n.s.</i>	***

Tous les groupes d'arthropodes ne réagissent donc pas de la même manière aux différents attractifs ou formes des pièges. Ainsi, les « autres arthropodes » (surtout Arachnides dans ce cas) représentent, dans des proportions comparables, une faune non-recherchée que l'on doit s'attendre à attraper accidentellement, quel que soit l'attractif utilisé. Par contre, tous les autres arthropodes réagissent significativement à l'attraction des pièges à bière, dans des proportions de « 100 : 1 » pour les effectifs de diptères et de « 10 : 1 » pour les autres ordres, dont les coléoptères. Les kairomones attirent moitié moins de diptères que le témoin (ou sont répulsives pour la moitié) et le phényl acétate capture deux fois plus de lépidoptères que les autres kairomones ou les témoins.

□ L'efficacité et la sélectivité abordées par sous-ensembles de pièges

Les données précédentes (Figures 21 et 22 ; Tableau XIX) nous permettent de dire, compte tenu de nos objectifs, que :

- ✓ les pièges les plus efficaces sont les pièges à bière et celui amorcé au phényl acétate (kairomone n°5).
Les autres pièges ne sont pas efficaces ;
- ✓ le seul piège réellement efficace (par rapport aux autres) est celui amorcé au phényl acétate (compte tenu de la définition donnée au terme au § I.1 2 b, et dans ce cas, sur le registre du temps passé plutôt que de la durée d'application qui est la même pour tous les pièges) ;
- ✓ les pièges à kairomones et les témoins sont sélectifs, alors que les pièges à bière ne le sont pas.

Les différents pièges ou groupes de pièges présentent aussi quelques singularités intéressantes à retenir dans une démarche globale d'amélioration de telles techniques.

Les témoins sans attractifs (« T1 » et « T2 » ou « T ») ont enregistré des captures. C'est l'effet du contenant blanc, agissant comme la technique du plateau coloré, qui est certainement à l'origine de ces captures (Southwood, 1978). Ceci est très net au niveau de certains groupes floricoles particulièrement bien représentés dans cette étude : *Oedemera* spp., *Meligethes* spp., *Scraptiidae* et *Mordellidae* en particulier. Outre la couleur, la simple présence d'un milieu aqueux peut également être à l'origine de captures pour l'ensemble des pièges (James *et al.*, 1996).

Tous les attractifs, à l'exception du phényl acétate (« Kai. – n°5 »), ont une efficacité médiocre et parfois même inférieure à celles des témoins. Ils ont permis de capturer autant d'espèces et moins de spécimens que les témoins et l'on peut légitimement se demander s'ils n'ont pas été des répulsifs, soit en lien avec

la nature même des molécules en jeux, soit en raison de leurs taux d'émission. Littéralement, ce seraient de vrais kairomones (bénéfice pour le récepteur) alertant les insectes de ne pas se faire piéger !

Tous les pièges à bière (« GB1 ; GB2 ; PB1 ; PB2 » : mentionnés « GB », « PB » ou « B » suivant les regroupements) semblent avoir une efficacité comparable entre eux et très sensiblement supérieure aux autres pièges. Le nombre d'espèces obtenu doit tout de même être mis en relation avec les très forts effectifs de matériel non-cible capturé (Figures 21 et 22 ou Tableau XIX). Dans le détail, nous avons remarqué une similarité apparente pour l'ensemble des pièges au niveau des arthropodes en général, mais les pièges à bière capturent, en plus et en dehors des espèces étudiées, des groupes d'espèces attirés par les appâts sucrés (opophages en général) comme les *Epurea* spp., *Cryptarcha* spp., *Soronia* spp. (Coléoptères *Nitidulidae*) ; des *Noctuidae* (Lepidoptères) ; des *Muscidae*, *Otitidae*, *Platystomatidae* ... (Diptères déterminés à la famille avec doute, mais espèces reconnues parmi les hôtes des plaies d'arbres et fruits avariés : *obs. pers.*) ... La sélectivité de ces pièges est donc faible.

Des différences existent (Figures 21 et 22) entre les résultats obtenus avec les pièges à bière à grandes ouvertures (« GB1 ; GB2 » ou « GB ») et ceux à petites ouvertures destinées à empêcher la capture de grosses espèces (« PB1 ; PB2 » ou « PB »). Même si ces différences ne sont pas significatives (au seuil $\alpha = 5\%$: cf. Tableau XIX : « GB / PB »), nous pouvons tout de même constater que le criblage a un effet global, tant sur le volume des captures (surtout les effectifs de coléoptères), que sur l'information recherchée (espèces de coléoptères).

Le phényl acétate (kairomone n°5) se démarque des autres substances. Il a en effet permis de capturer certaines espèces ou des représentants de familles que l'on ne retrouve dans aucun autre piège. Le plus intéressant est sa position sur les présentations graphiques (Figures 21 et 22) où pour des niveaux d'effectifs comparables aux autres composés purs (« 1, 2, 4, 6, 7, 8 et 9 ») et aux témoins, le nombre d'espèces observées est comparable à celui enregistré avec les pièges à bière.

II.4 - Discussion

Les pièges à bière (« GB » et « PB ») permettent la capture d'un matériel nettement plus abondant que les autres attractifs testés mais manquent de sélectivité. Il n'est pas étonnant qu'il en soit ainsi, les composés attractifs émis par le mélange fermentescible utilisé dans ces pièges est un bouquet plus complexe et plus diversifié que ce qui est émis par tous les autres pièges (composés purs).

Le phényl acétate se démarque des autres substances. Bien que les effectifs soient peu élevés, ces résultats présentent un certain intérêt car la richesse spécifique est plus de deux fois supérieure aux autres attractifs, avec une sélectivité pour les échantillons étudiés supérieure aux pièges à bière. Cet attractif, qui ne nous était pas connu dans la littérature comme un attractif adapté aux coléoptères, sera réutilisé dans un contexte plus favorable, en comparaison avec d'autres matières attractives déjà utilisées pour ces types d'inventaire, par exemple le benzyl acétate ou le méthyl benzoate (Ikeda *et al.*, 1993 ; Maetô *et al.*, 1995 ; Shibata *et al.*, 1996), mais dont on ne connaît pas l'intérêt exact par rapport à nos objectifs d'inventaire.

En dehors du phényl acétate, les autres composés testés ne donnent pas de résultats intéressants pour les familles de coléoptères cibles dans cette expérience. Il est prématuré d'écarter définitivement ces composés qui pourraient avoir un intérêt s'ils étaient utilisés différemment. Le β -pinène par exemple est un des attractifs primaires de certains xylophiles vers leur milieu hôte représenté par des résineux déperissants ou morts (Chararas et Berton, 1961). Il n'est pas étonnant que ce type de substance n'enregistre pas de bons résultats dans des récipients blancs, adaptés aux stimuli alimentaires des floricoles, dans une forêt de feuillus. L'utilisation de ce type d'attractif en forêt de résineux au moyen de pièges incolores ou sombres est en effet plus adaptée (Zach, 1997). Toute une réflexion est à mener sur la synergie (ou les antagonismes) : entre les éléments physiques constitutifs des pièges (système d'interception, ouvertures, taille, couleur) ; entre ces éléments et les attractifs ; ou entre attractifs (associations en bouquets kairomonaux). Cette réflexion est naturellement liée aux espèces recherchées et aux milieux échantillonnés.

En l'absence absolue de toute grosse espèce sur l'ensemble de l'expérience, toute interprétation sur l'incidence d'un crible par réduction des ouvertures sur les pièges pourrait sembler sans objet. Pourtant, les différences d'effectifs sont sensibles au niveau des coléoptères et les diptères sont davantage capturés par les pièges à petites ouvertures (« PB ») que dans ceux à larges ouvertures (« GB »). Ceci reste difficile à interpréter, mais nous avons souvent observé que quelques petits représentants de cet ordre répondent bien aux ambiances humides dans d'autres expériences (début de saison pluvieuse, milieux frais par rapport aux milieux mieux exposés ...) et il est possible que l'humidité relative soit supérieure à l'intérieur, confiné, des pièges à petites ouvertures que dans les autres. Si les hyménoptères et les insectes autres que ceux appartenant aux ordres dénombrés (« autres insectes ») se situent à des niveaux très comparables, les effectifs de coléoptères, d'orthoptères, de mécoptères, d'hémiptéroïdes et d'arthropodes (non-insectes) sont à l'avantage des grosses ouvertures. Ceci s'explique assez bien par la maladresse au vol des coléoptères, des orthoptères et des hémiptéroïdes qui sont contraints par la taille de l'ouverture des pièges, et pénètrent donc plus facilement lorsque les ouvertures sont plus importantes. Nous sommes convaincus que ce crible affecte la capture des espèces recherchées et pénalise globalement la sélectivité du dispositif à la lecture des captures d'arthropodes. Ces résultats incitent à réduire les handicaps physiques dans la conception des pièges (taille des ouvertures, entonnoirs additionnels, ...).

Il faut relativiser l'intérêt de nos observations en raison des modestes résultats de cette expérience (nombre d'espèces) par rapport au potentiel de la région. Une plus longue période de piégeage (d'avril à septembre) et un positionnement dans des ouvertures du peuplement forestier (Barbalat, 1995b, 1997) apporteraient sûrement autant que les progrès dans le choix des attractifs.

Barbalat (1995a, 1995b, 1997) a clairement démontré l'influence de l'anthophilie sur le résultat de capture au moyen de différentes techniques, dont les plateaux colorés. Cette information va de pair avec de meilleurs résultats en zones ouvertes ou en bordure des peuplements forestiers, que dans les zones fermées. Dans ces conditions et à la vue des résultats enregistrés lors de notre expérience, le choix d'un positionnement en sous-bois a assurément constitué un handicap, et tout inventaire d'espèces forestières visant les floricoles (ce qui fut le cas avec des seaux blancs) doit naturellement « sortir des bois », comme le font elles-mêmes les espèces pour se nourrir !

➤..... **III - PIÈGES EProuVES ET NOUVEAUX PIÈGES : COMPARATIF DANS UN BOIS DE FEUILLUS DU SUD-OUEST DE LA FRANCE**

III.1 - Objectif

Les résultats de l'expérience exploratoire précédente nous ont incités à tester l'efficacité, l'efficience et la sélectivité de pièges chromo-attractifs amorcés avec des kairomones, comparés à d'autres pièges mieux connus pour les coléoptères saproxyliques (pièges à bière et piège vitre). Cette approche, nouvelle à notre connaissance dans ce contexte géographique, est mise en œuvre pour six pièges différents.

Le protocole a également été conçu pour évaluer l'effet d'un positionnement en lisière ou au cœur du bois sur les captures des différentes techniques.

III.2 - Matériel et méthodes

III.2 1 - Protocole expérimental

☐ Le site de piégeage

Cette expérience s'est déroulée durant la saison 1998 dans le bois de « Doumerc », situé à Clermont-le-Fort (Haute-Garonne : 43°27'Nord – 1°26'50''Est). Il s'agit d'un bois de 4 hectares entouré de parcelles agricoles comme il en existe beaucoup à proximité des corps de fermes, réparties sur cette région de

coteaux du Lauragais. Sur ces sols profonds et riches, certaines essences se développent bien comme le frêne ou certains fruitiers, mais les stress hydriques réguliers de l'été favorisent le chêne pubescent, essence dominante dans le secteur, et le robinier. Pour plus de précision, des relevés floristiques, réalisés par Jean-Marie Savoie en août 1998, sont présentés en Annexe 5.

Une particularité de ce bois est qu'il concerne trois propriétaires différents, possédant environ 1/3 de la surface chacun. Malgré les potentialités sylvicoles identiques de ce petit bois exposé sur une pente d'environ 10 % et orientée au nord, il apparaît des différences dans les types de peuplements forestiers. Celles-ci sont liées à la gestion passée et actuelle de ces patrimoines : d'est en ouest (Figure 23), on remarque d'abord (« parcelle 3 ») un taillis fureté pour le bois de chauffage, où des vaches étaient parquées jusque dans les années 1980 (faible recouvrement de la strate arbustive et strate herbacée dominée par les ronces), puis (« parcelle 2 ») une parcelle exploitée en taillis il y a 10 ans où des « réserves » ont été maintenues (faible recouvrement de la strate arborescente et dominance de la strate arbustive composée de rejets des feuillus, de ronces, de cornouillers...), enfin, dans le premier secteur (« parcelle 1 »), anciennement exploitée en taillis sous futaie, les réserves dominant (futaie sur souche) et le sous-bois est régulièrement nettoyé (aspect de parc, avec présence d'herbacées au sol : brachypodes, véronique, violette ...).

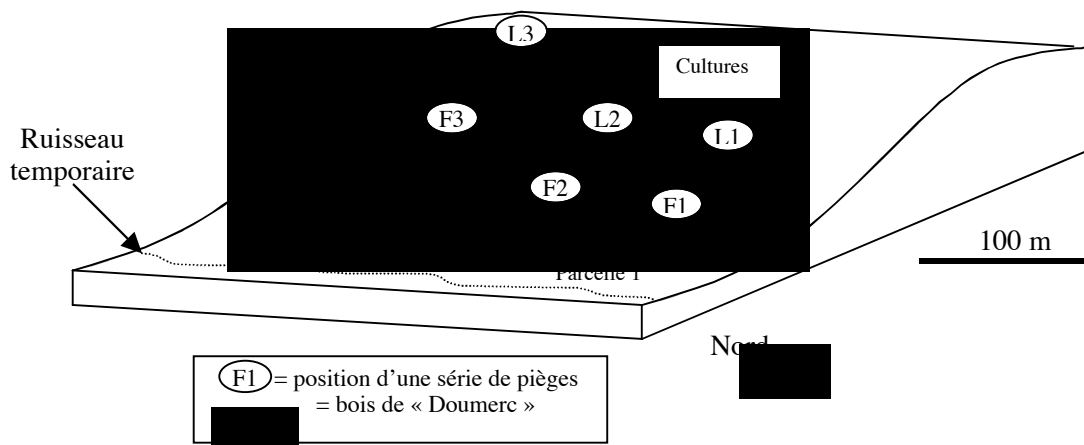


Figure 23 : Plan schématique du site de « Doumerc » et découpage utilisé pour positionner les pièges

□ Les pièges et les attractifs

Trois familles de pièges ont été utilisées, correspondant à six pièges différents en fonction du type, de l'attractif ou du positionnement vertical sur le terrain (Figure 24).

- Le « piège à bière »

C'est une demi-bouteille cylindrique en PET (= polyéthylène : matière plastique translucide résistante aux UV), amorcée au 1/3 avec un mélange liquide. Le système d'entonnoir, utilisé par de nombreux entomologistes, a été abandonné car jugé inutile. Il est censé éviter les fuites des dernières captures, lorsque le piège est « plein d'insectes » (Allemand et Aberlenc, 1991 ; Leplat, 1994 ; Dauguet, 1997), dans le cadre en particulier de pièges laissés très longtemps en place (plus de trois semaines). Le mélange est composé, comme au Candelé, d'un mélange fermentescible à base de bière et de sucre dilués à 20 %, additionné de sel à 10 % pour la conservation. Trois minuscules trous servent de trop-plein en cas de fortes orages. Ceci simplifie au maximum le dispositif et évite la mise en place de système de toit (« parapluie ») ou encore de fenêtre latérale tel que le décrit Leplat (1994), même si de fortes pluies risquent de diluer l'appât et d'atténuer le pouvoir attractif du piège (Allemand et Aberlenc, 1991 ; Dauguet, 1997). Les manipulations difficiles lors des relevés et de la mise en place dans le feuillage, nous ont confortés dans le choix de la simplicité, y compris au niveau du système d'attache permettant la fixation dans les branchages ou directement sur les troncs.

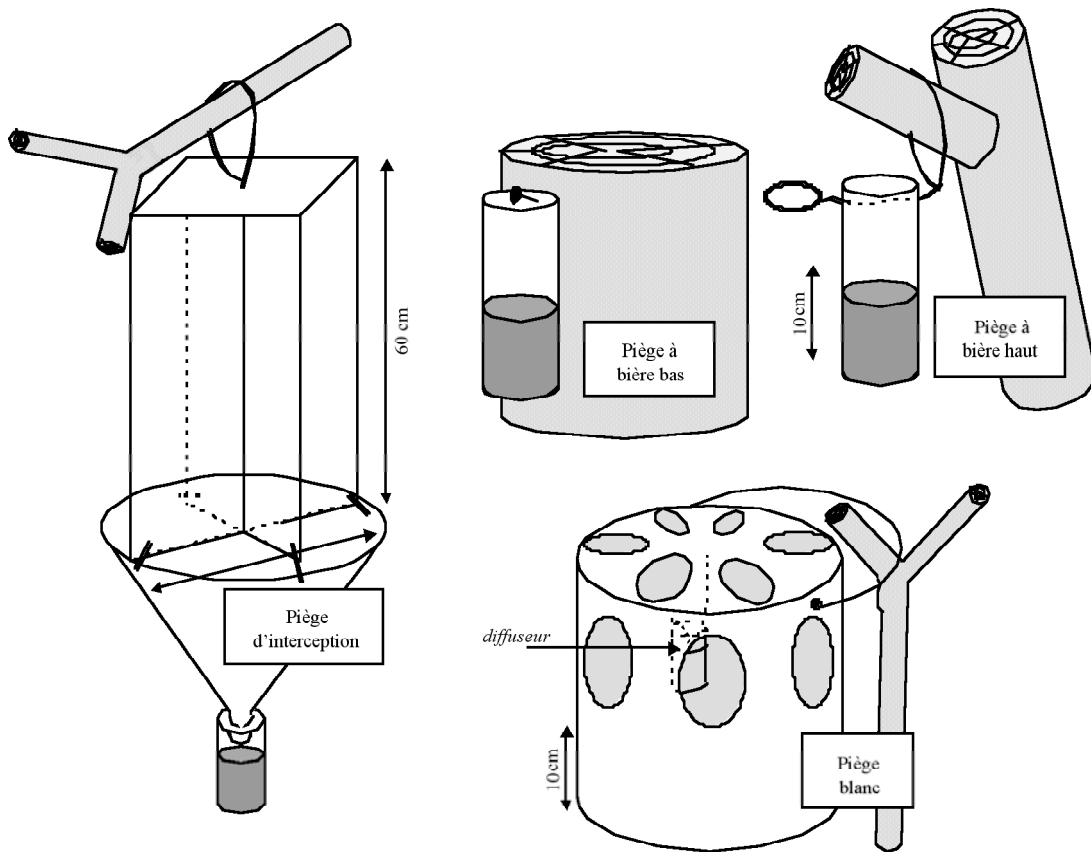


Figure 24 : Schéma des pièges utilisés à « Doumerc »

Les pièges à bière sont déclinés en deux modalités distinctes en fonction du positionnement. Deux hauteurs différentes ont été choisies afin d'avoir une couverture large de l'occupation du milieu par les insectes et d'en comparer les complémentarités éventuelles. En « haut » les pièges sont accrochés, grâce à un système d'attache fixé à la bouteille, à des branches situées de 4 à 6 m du sol, au moyen d'une perche. En « bas » les pièges sont accrochés à l'aide d'un clou, sur un tronc d'arbre, à hauteur d'homme (1,5 à 2 m). Dans la suite du travail, ces pièges seront nommés indistinctement « piège à bière » ou « bières » et, respectivement, « piège haut » ou « Haut » pour les pièges placés en hauteur et « piège bas » ou « Bas » pour ceux cloués aux troncs.

- Les pièges d'interception multidirectionnels à vitres perpendiculaires

Ces pièges sont formés de 2 plaques de plexiglas de 60 x 40 cm (pratiquement une plaque de 60 x 40 cm et deux de 60 x 20) montées perpendiculairement et surmontant un entonnoir (diamètre 40 cm) équipé d'un flacon collecteur (Figure 24). Le tout est fixé à des branches de 1 à 1,5 m de hauteur. Le flacon collecteur contient une solution d'eau salée à 10 % additionnée de quelques gouttes d'un détergent mouillant inodore facilitant la noyade des insectes interceptés. Le flacon collecteur est percé de 3 minuscules trous servant de trop-plein en cas de fortes pluies. Ce piège utilisé non amorcé joue uniquement sur le hasard de rencontre d'un insecte, au cours de ses déplacements en vol, avec l'obstacle.

Ce piège sera nommé « piège vitre » ou « Vitre » par la suite.

- Le piège chromo-attractif, amorcé ou non :

Ces pièges se composent, à la base, d'un seau blanc (volume 10 l) avec son couvercle. Des ouvertures circulaires de 5 cm de diamètre sont pratiquées sur le couvercle et sur les flancs : ils sont identiques aux seaux à larges ouvertures de l'expérience menée au Candelé (Figure 20). Ces pièges contiennent tous une

solution d'eau salée à 10 % additionnée de quelques gouttes d'un détergent mouillant inodore.

Une modalité est appliquée sans attractif pour constituer un témoin et deux modalités sont utilisées avec des attractifs différents. Ces trois pièges sont posés au sol et arrimés à un arbuste ou un piquet.

Le choix du benzyl acétate a été fait suite aux travaux de Ikeda *et al.* (1993) sur l'attraction de l'*Anaglyptus subfasciatus* et de *Denomax transilis* (*Cerambycidae* floricoles) par différents composés chimiques, dont cet ester. Le benzyl acétate (C₉H₁₀O₂) est émis par de nombreuses plantes au niveau des fleurs, en particulier chez le jasmin et il est pratiquement insoluble dans l'eau, mais miscible dans l'alcool (Merck Index, 1989). Maetô *et al.* (1995) ont souligné les bons résultats de ce produit pour la capture de *Cerambycidae* floricoles en forêt tropicale humide et Shibata *et al.* (1996) confirment l'intérêt de cet attractif pour nombre de *Cerambycidae* floricoles dans les principaux types de forêts tempérées du centre du Japon.

Le choix du phényl acétate (C₈H₈O₂) fait suite à l'expérience menée au Candelé. C'est un ester, dont la molécule est pratiquement insoluble dans l'eau mais miscible dans l'alcool et qui est très instable (Merck Index, 1989).

L'amorce des pièges est une fiole de benzyl acétate, ou de phényl acétate (25 ml), munie d'une mèche cellulosique facilitant la diffusion par capillarité (type mèche à briquet), l'ensemble étant fixé sous le couvercle du seau (Figure 24).

Par souci de simplification, dans la suite de notre travail, ces pièges seront appelés ensemble « pièges blancs » ou « Blancs » et respectivement « Benzyl », « Phényl » et « Témoin ».

□ Mise en place du protocole sur le terrain

La grande majorité des coléoptères saproxyliques est ailée et capable de se déplacer par le vol, au moins sur de courtes distances. La mise en place des pièges à 3 niveaux différents de la strate végétative est surtout guidée par l'observation que l'on peut faire de la plupart des insectes recherchés. Les pièges blancs sont au sol, au sein de la strate herbacée où les fleurs sont les plus abondantes, bien que la strate arbustive soit également concernée (ronces, viornes ou cornouiller en particulier à Doumerc). Les pièges à bière bas et les pièges vitre sont, entre 1 et 2 mètres de hauteur, dans une des strates les moins fournies en obstacles végétaux des forêts feuillues que nous connaissons et que nous supposons occupées par les insectes en déplacement. Les pièges à bière sont aussi et surtout sur des supports (arbres) et à des hauteurs concernées par les plaies suintantes de sève que nous supposons imiter. Les pièges à bière en hauteur sont particulièrement destinés aux cétoines que l'on peut voir évoluer régulièrement à ces hauteurs et qui correspondent aussi au positionnement unique privilégié par certains utilisateurs de la technique (Allemand et Aberlenc, 1991 ; Leplat, 1994). Les difficultés d'accessibilité des strates supérieures (hauteur, densité du feuillage) nous ont conduits au choix de ne pas échantillonner la voûte forestière, milieu qui est pourtant fort peu connu.

A Doumerc, 6 stations situées dans le même bois ont été équipées chacune de 6 pièges regroupés sur moins de 100 m² mais distribués suivant une séquence aléatoire dans chacune des modalités : 1 « piège haut », 1 « piège bas », 1 « piège vitre », 1 « piège benzyl », 1 « piège phényl » et 1 « piège témoin », soit un total de 36 pièges sur l'ensemble du bois. Ce bois a été découpé en 6 parcelles de surfaces équivalentes : 3 dans lesquelles les pièges ont été placés dans le sous-bois (« fond » ou identifiant « F »), 3 autres dans lesquelles les pièges sont en lisière (« lisière » ou « L »). Les zones 1, 2 et 3 correspondent au découpage des propriétés. Les 6 stations correspondent ainsi aux identifiants « F1 », « F2 », « F3 », « L1 », « L2 » et « L3 » (Cf. Figure 23).

Nous estimons que le piégeage dans la région est « phénologiquement favorable » durant la période du 15 avril au 15 septembre, période pouvant être réduite sans grande perte d'informations de fin avril à mi-août (Brustel, 1998a). Des contraintes techniques liées à la préparation des pièges nous ont fait appliquer le protocole de Doumerc du 13/05/1998 au 17/09/1998, avec des relevés tous les 15 jours.

III.2 2 - Dépouillement, saisie et analyse des résultats

Le relevé des pièges, la gestion des récoltes et les dépouillements relatifs à cette expérience sont identiques aux opérations réalisées dans l'expérience précédente du Candelé. La seule différence importante, dans cette expérience, est le réamorçage de tous les pièges (attractifs et liquide collecteurs) à chaque relevé.

□ Gestion des données

Tous les individus de tous les groupes d'arthropodes sont comptabilisés. Les coléoptères appartenant aux familles étudiées (cf expérience précédente) sont nettoyés et identifiés à l'espèce. Le travail de détermination a demandé l'assistance de spécialistes sur certains groupes afin d'éviter les erreurs : Jean Rogé (Toulouse) pour certaines espèces de quelques petites familles (le plus souvent à la famille et détermination d'espèces dans quelques cas) ; Pierre Berger (Grenoble) et Daniel Pellegrin (Avignon) pour les Buprestes (genre *Agrilus*) ; Lucien Leseigneur (Grenoble) et Pierre Berger pour certains *Elateridae* (genres *Athous* et *Ampedus* en particulier) et Lucien Leseigneur pour les *Throscidae* et certains *Eucnemidae*.

Toutes les données (lieu, date de relevé, type de piège, effectifs capturés par ordre, famille et espèce) ont été gérées dans une base de données relationnelle (*Access™*). Cette base permet la gestion des relations entre paramètres utilisés lors de l'expérimentation de terrain avec chaque donnée faunistique enregistrée. Cette mise en forme permet des requêtes dans un cadre géographique, méthodologique ou chronologique pour se situer dans des cadres homogènes pour des comparaisons de méthodes ou de sites. La majorité des analyses et l'ensemble des présentations des résultats ont été réalisées sur tableur (*Excel™*). Quelques analyses complémentaires (ci-après présentées) sont issues des outils programmés dans la base de données « *Ecobase* » développée sous *4^{ème} Dimension®* pour Macintosh (Deharveng et Bedos, 1995).

□ Analyse des résultats

Afin de comparer au mieux les différents pièges, divers indices ou valeurs caractérisant le profil faunistique propre à chaque modalité ont été utilisés. Différentes méthodes d'analyse ont été testées mais il s'avère que les plus simples et les plus « visuelles » sont encore celles qui traduisent le plus clairement les informations recherchées.

- Richesse spécifique et abondances

La richesse spécifique (nombre d'espèces capturées des familles cibles) pour chaque piège, familles de pièges ou positions des pièges (hauteur et positions par rapport au couvert) a été utilisée afin de juger l'efficacité de chacune des techniques. L'abondance (nombre d'individus capturés), information précieuse pour parler de la sélectivité du piège vis-à-vis des groupes d'insectes non visés en particulier, est également une composante de l'efficacité sur les groupes qui nous intéressent.

- Indices basés sur les traits de vie des espèces

Les traits de vie des espèces capturées, en particulier leur sténocécie et leur rareté biogéographique, qualifient les captures d'un échantillon donné. A la façon des auteurs britanniques (par exemple : Harding et Alexander, 1994 ; Lott, 1999) ou de la « *Valeur Syrphidologique* » de Sarthou (1996), nos indices « If » et « Ips » synthétisent cette information (tirés du Tableau VII pour les bioindicateurs et interprétés sur connaissances bibliographiques ou personnelles pour les autres espèces).

Plutôt que d'appliquer une échelle de pondération contrastant des scores, à la façon de Lott (1999) et également appliqué à ces mêmes données par Valladares (2000), nous trouvons plus parlant d'utiliser des moyennes arithmétiques des indices d'espèces représentées dans un échantillon, valeurs qui s'acquittent du poids de la richesse spécifique.

- Courbes de richesse cumulée et extrapolations

L'efficacité et l'efficience ne peuvent pas être seulement interprétées sur la richesse spécifique obtenue pour chaque piège au terme d'une saison d'échantillonnage utilisant seulement six répétitions de chacun des six pièges différents. Les courbes de raréfaction du nombre d'espèces nouvelles en fonction de l'effort d'échantillonnage, ou courbes de richesse spécifique cumulée (sensu Colwell et Coddington, 1994), permettent de constater différentes propriétés des techniques de piégeage sur la simple forme de ces courbes (pentes, inflexions et positions relatives de chaque courbe). Les données sources de nos courbes représentent la moyenne du cumul d'espèces nouvelles à chaque relevé supplémentaire, basée sur 25 itérations de tirages aléatoires des **n** relevées disponibles pour chacune des techniques analysées (6 relevés saisonniers disponibles pour chaque piège, 12 pour les deux pièges à bière et 18 pour les 3 pièges blancs). Sur la base de telles courbes, répondant à un modèle qu'il serait d'ailleurs possible d'établir pour une technique donnée appliquée dans un lieu donné, il est aisé de comprendre qu'un palier est atteint lorsque la technique a pu capturer tous les insectes « capturables » par cette méthode et présents sur le site. Pour estimer la richesse spécifique exhaustive potentielle d'une technique, nous avons utilisé un estimateur « Jackknife » de premier ordre :

RS potentielle = $(RS\ obs.) + L((n - 1) / n)$; où **(RS obs.)** est le nombre total d'espèces différentes capturées dans l'expérience pour l'ensemble des relevés de la technique ; **L** est le nombre d'espèces qui n'ont été observées que dans un seul relevé ; et **n** est le nombre total de relevés (Colwell et Coddington, 1994). Cette estimation s'affine naturellement en fonction de l'effort d'échantillonnage et établit une valeur d'autant plus juste que les données expérimentales s'approchent des possibilités maximales de capture. La part des captures uniques, ainsi que l'écart entre la richesse spécifique totale observée et la richesse potentielle calculée, nous semblent aussi importantes que le « Jackknife » pour illustrer l'intérêt d'une technique de piégeage dans les limites des résultats obtenus.

- Indices de similarités

Outre les observations qualitatives que nous pouvons formuler sur les taxons capturés en fonction de leurs traits de vie, le calcul d'indices de similarité apporte des valeurs quantitatives pour illustrer notre analyse sur les spécificités et les complémentarités des différentes techniques. Trois indices ont été calculés pour des échantillons « A » et « B », analysés deux à deux au moyen d'Ecobase :

√ le coefficient de Jaccard = $j / (a + b - j)$

√ le coefficient de Sorensen = $2j / (a + b)$

√ l'indice de Morisita = $2 \times \sum (a_{ni} \times b_{ni}) / [(d_a + d_b) \times a_N \times b_N]$;

avec $d_a = \sum a_{ni}^2 \times a_N$; et $d_b = \sum b_{ni}^2 \times b_N$

... où **j** est le nombre d'espèces communes aux deux échantillons A et B analysés ; **a** est le nombre d'espèces propres à l'échantillon A ; **b** est le nombre d'espèces propres à l'échantillon B ; **a_{ni}** et **b_{ni}** sont les effectifs de l'espèce **i** dans les échantillons A et B ; **a_N** est l'effectif total des espèces de l'échantillon A et **b_N** est l'effectif total des espèces de l'échantillon B. Les coefficients de Jaccard et de Sorensen accordent donc une plus grande importance à la biodiversité (richesse spécifique), alors que l'indice de Morisita est davantage un indice « d'écologie » en faisant intervenir la structure des populations de l'échantillon (richesse spécifique et abondances).

- Méthodes statistiques

Pour l'analyse globale et quantitative des résultats de l'expérience, nous avons privilégié les analyses de variance (à deux facteurs sans répétition d'expérience sous *Excel*TM) et les comparaisons de moyenne (au seuil $\alpha = 5\%$; par la méthode des plus petites différences significatives ou « *PPDS* »).

☐ Capture, marquage et recapture

Cette méthode simple a été utilisée afin d'évaluer l'impact du piégeage sur les populations d'insectes. Des

individus de trois espèces ont été capturés dans un secteur proche du lieu de piégeage. Il s'agit de trois espèces courantes, faciles à capturer à vue sur les fleurs de certains arbustes (troène, cornouiller ...) : *Cetonia aurata* (Cetoniidae), *Trichius rosaceus* (Cetoniidae), *Cerambyx scopolii* (Cerambycidae). Ce sont également des espèces très mobiles susceptibles d'être capturées par toutes les techniques de piégeage utilisées. Les individus capturés à vue ont été marqués au vernis sur l'élytre droit, puis relâchés le 19 mai 1998 (Tableau XX) en position « F2 » (c'est-à-dire au centre du dispositif ; 6 jours après la pose des pièges et 9 jours avant le premier relevé).

Tableau XX : **Espèces et effectifs d'espèces marquées et relâchées à Doumerc**

Espèces :	Effectifs relâchés :	
	Mâles	Femelles
<i>Cetonia aurata</i>	14	8
<i>Trichius rosaceus</i>	2	0
<i>Cerambyx scopolii</i>	7	7

Dans une des conceptions les plus simples (Dajoz, 1970), nous considérons une population de N individus dont a sont capturés (en réalité, nous avons à « Doumerc » une population initiale N' à laquelle nous avons apporté a individus extérieurs : $N = N' + a$), marqués d'une façon indélébile (vernis, dans notre cas), puis relâchés. Au bout d'un certain temps b individus de la population N sont capturés, dont c sont marqués. Si la relation $a / N = c / b$ est admise, alors, $N = ab / c$. On suppose en faisant ce calcul que la population est stable, sans émigration ni immigration (ici bois isolé au milieu de cultures), sans natalité ou nouvelle émergence (insectes holométaboles) ni mortalité, et que la capture d'un individu une première fois ne modifie pas son comportement et ne rend pas plus facile, ou plus difficile, une seconde capture éventuelle. Cette méthode s'applique correctement lorsque les nombres a , b , c et N sont assez grands (*ibid.*), sinon, les risques d'erreurs sont importants. Dans tous les cas, « $b / N \times 100$ » est une valeur relative de l'impact sur la population (et encore, seulement si ces individus n'ont pas eu le temps de remplir leur fonction - reproduction en particulier - avant d'être noyés dans nos pièges).

III.3 - Résultats

III.3 1 - Données globales

Au cours de ce piégeage mené à Clermont le Fort du 13 mai au 17 septembre 1998, 40297 arthropodes dont 39502 insectes ont été dénombrés (Tableau XXI). Parmi ceux-ci, 6086 sont des coléoptères (Tableau XXII).

Des 25 familles de coléoptères retenues comme matériel cible, 19 sont représentées par 827 individus de 83 espèces. Les indices synthétisant les informations relatives aux traits de vie (« If » et « Ip ») de chacune d'entre elles sont donnés sur le Tableau XXIII.

Nous avons choisi les regroupements de données permettant une lecture de ces tableaux, orientée sur nos objectifs. La variabilité chronologique n'apparaît pas (bilan des captures de la campagne) et les données sont sommées, d'une part, par pièges, et d'autre part, par position en lisière ou à l'intérieur du bois (« Fond »).

Tableau XXI : Arthropodes piégés à Doumerc (effectifs par pièges, globaux et par positions).

Méthodes	Ordres	COLEOPTERA		DIPTERA	HEMIPTEROIDEA	HYMENOPTERA formicidae	Autres HYMENOPTERA	LEPIDOPTERA	MECOPTERA	NEUROPTERA	ORTHOPTERA	Autres insectes	Arthropodes autres	Σ	
		BLATTOPTERA	dont déterminés												dont non étudiés
Bas	55	608	65	543	7179	113	5601	110	1748	81	84	13	27	23	15642
Haut	30	386	126	260	4076	85	1091	138	2876	43	175	40	7	30	8977
Vitre	7	1231	176	1055	501	478	198	326	220	2	32	4	15	90	3104
Benzyl	6	1154	130	1024	1315	267	418	570	288	2	17	23	13	324	4397
Phényl	13	2079	249	1830	1245	172	259	758	368	2	10	31	11	209	5157
Témoin	12	628	81	547	1265	204	208	405	118	5	12	17	27	119	3020
Σ	123	6086	827	5259	15581	1319	7775	2307	5618	135	330	128	100	795	40297
Fond	76	2705	241	2464	8520	318	2848	553	2824	47	68	48	49	240	18296
Lisière	47	3381	586	2795	7061	1001	4927	1754	2794	88	262	80	51	555	22001

Tableau XXII : Familles de coléoptères représentées dans le piégeage à Doumerc (effectifs)

Familles	Méthodes	Bas	Haut	Vitre	Benzyl	Phényl	Témoin	Σ	Fond	Lisière
ALLECULIDAE				11		1	1	13	2	11
ANOBIIDAE		1	1	89	8	1	5	105	44	61
ANTHICIDAE				1		4		5		5
ANTRIBIDAE				2		1		3	1	2
BIPHYLIDAE		3	1	1	2	1		8	6	2
BOSTRICHIDAE, LYCTIDAE			1	7				8	3	5
BOTHRIDERIDAE		1		2				3	1	2
BRUCHIDAE		3	2	11	38	106	3	163	6	157
BUPRESTIDAE			2	2	7	1		12	5	7
BYTURIDAE					1	2	5	8	4	4
CANTHARIDE		1	4	25	12	16	12	70	21	49
CARABIDAE		2		55	11	17	37	122	69	53
CERAMBYCIDAE		9	18	13	15	11	8	74	24	50
CERYLONIDAE				1	1	1		3	3	
CETONIDAE		8	80	12	35	41	2	178	21	157
CHRYSOMELIDAE		1	2	18	20	25	19	85	33	52
CIIDAE				11				11	8	3
CLERIDAE		1		1	2	4	1	9		9
COCCINELLIDAE		3	4	20	9	25	5	66	11	55
COLYDIDAE		2						2	1	1
CRYPTOPHAGIDAE		3	1	75	5	4	7	95	56	39
CUCUJIDAE, SYLVANIDAE ...		2	2	6	1	1	1	13	6	7
CURCULIONIDAE		4	10	50	23	26	20	133	60	73
DERMESTIDAE		3		12	10	82	7	114	7	107
ELATERIDAE				22	3	18	35	78	20	58
EROTYLIDAE				2				2	1	1
EUCNEMIDAE		1		1				2	2	
HISTERIDAE				16			2	18	6	12
HOMALICIDAE, DRILIDAE				4			1	5	2	3
LAGRIIDAE		1		20	33	10	7	71	22	49
LAMPYRIDAE				2	4	1		7	1	6
LATRIDIIDAE		3	4	52	17	3	10	89	37	52
LEIODIDAE, CLAMBIDAE				2	5	2		9	2	7
LUCANIDAE		29	18	1	1			49	23	26
MALACHIIDAE, MELYRIDAE		1		30	32	138	29	230	74	156
MELANDRYIDAE			2	4	2	1	1	10	7	3
MORDELLIDAE, SCRAPTIIDAE		48	11	33	235	1072	153	1552	888	664
MYCETOPHAGIDAE		7	2	35				44	29	15
NITIDULIDAE		25	40	21	418	238	119	861	397	464
OEDEMERIDAE			2	2	56	165	31	256	52	204
PLATYPODIDAE				1	1			2	1	1
PTINIDAE		2		10	2			14	9	5
PYROCHROIDAE					1			1		1
SALPINGIDAE				6	1			7	3	4
SCARABAEIDAE				7	1	1	1	10	2	8
SCOLYTIDAE		31	9	174	6	4	17	241	109	132
SCAPHIDIIDAE				5				5		5
SILPHIDAE, CATOPIDAE		2	1	5	3	2	1	14	9	5
STAPHYLINIDAE		401	166	239	99	43	78	1026	546	480
TENEBRIONIDAE				2				2		2
THROSCIDAE		3	1	64	6	6	2	82	46	36
TROGOSITIDAE		1		1				2	1	1
Autres COLEOPTERES		6	2	45	28	6	7	94	24	70

Tableau XXIII : Coléoptères identifiés pour l'analyse

Familles	Espèces	If	Ip	Bas	Haut	Vitre	Benzyl	Phenyl	Témoïn	Fond	Listière	
ALLECULIDAE	<i>Mycetochara linearis</i> (Illiger)	2	1				5			1	4	
	<i>Prionychus fairmairei</i> Reiche	3	1						1	1	7	
BIPHYLLIDAE	<i>Biphyllus frater</i> Aubé	2	3	3						3		
	<i>Biphyllus lunatus</i> (F.)	3	2				2				2	
	<i>Diplocoelus fagi</i> Guérin - Mén.	2	1		1	1			1	3		
BOTHRIDERIDAE	<i>Oxylaemus cylindricus</i> (Panzer)	3	2	1		1				1	1	
	<i>Oxylaemus variolosus</i> (Dufour)	3	3			1					1	
BUPRESTIDAE	<i>Agrilus angustulus</i> (Illiger)	1	1				3			1	2	
	<i>Agrilus laticornis</i> (Illiger)	1	1		2		1			3		
	<i>Agrilus sulcicollis</i> Lacordaire	1	2				1			1		
	<i>Agrilus viridicaerulans</i> Marseul	1	1			1					1	
	<i>Anthaxia nitidula</i> (L.)	1	1				1	1			2	
	<i>Anthaxia sepulchralis</i> (F.)	1	1				1				1	
	<i>Coroebus rubi</i> (L.)	0	1			1					1	
CERAMBYCIDAE	<i>Aegosoma scabricorne</i> (Scopoli)	1	2						1	1		
	<i>Alosterna tabacicolor</i> (Degeer)	1	1			1	2		2	3	2	
	<i>Anoplodera sexguttata</i> (F.)	1	2					1			1	
	<i>Aredolpona cordigera</i> (Füsslins)	1	1		1						1	
	<i>Aredolpona fulva</i> (Degeer)	1	1					1			1	
	<i>Cerambyx cerdo</i> L.	1	1		2					1	1	
	<i>Cerambyx scopoli</i> Füsslins	1	1	1						1		
	<i>Clytus arietis</i> (L.)	1	1	1		2	4		1		8	
	<i>Leptura aurulenta</i> F.	2	1	1	4	2				3	4	
	<i>Morinus asper</i> (Sulzer)	1	1				1			1		
	<i>Obrium cantharinum</i> (L.)	1	2		1					1		
	<i>Phymatodes testaceus</i> (L.)	1	1	1	1	1				2	1	
	<i>Prionus coriarius</i> (L.)	2	2			4			1	3	2	
	<i>Pseudallosterna livida</i> (F.)	1	1				2	7	2	1	10	
	<i>Rutpela maculata</i> (Poda)	1	1		1	3	1			1	4	
	<i>Stenopterus rufus</i> (L.)	1	1				3	1			4	
	<i>Stenurella melanura</i> (L.)	1	1				2		1	1	2	
	<i>Trichoferus pallidus</i> (Olivier)	1	2	4	6					4	6	
	<i>Xylotrechus antilope</i> (Schönherr)	1	2		2						2	
	<i>Xylotrechus arvicola</i> (Olivier)	1	1			1			1	1	1	
	CETONIIDAE	<i>Cetonia aurata</i> (L.)	2	1	1	9	9		3	1	6	17
		<i>Cetonischema aeruginosa</i> (Drury)	2	2			12				3	9
<i>Liocola lugubris</i> (Herbst)		2	3	1	2						3	
<i>Oxythyrea funesta</i> (Poda)		1	1				2	3			5	
<i>Potosia cuprea bourgini</i> (F.)		2	1	5	57					8	54	
<i>Trichius rosaceus</i> (Voet)		1	1			1	3	4		1	7	
<i>Valgus hemipterus</i> (L.)		1	1	1		2	30	31	1	3	62	
CLERIDAE	<i>Korynetes ruficornis</i> Sturm	2	2	1							1	
	<i>Tillus elongatus</i> (L.)	2	2			1					1	
	<i>Trichodes alvearius</i> (F.)	0	1				2	4	1		7	
COLYDIIDAE	<i>Cicones undatus</i> (Guérin - Mén.)	2	2	2						1	1	
ELATERIDAE	<i>Adrastus pallens</i> (F.)	0	1			1				1		
	<i>Agriotus gallicus</i> Boisd. & Lac.	0	1			1					1	
	<i>Ampedus quercicola</i> (Buysson)	2	1			1					1	
	<i>Athous difformis</i> Boisd. & Lac.	0	1				14	3	16	31	53	
	<i>Athous haemorrhoidalis</i> (F.)	0	1			1				1		
	<i>Athous hirtus</i> (Herbst)	0	1			1					1	
	<i>Athous subtruncatus</i> Muls. & Guil.	0	1			1		2	4	5	2	
	<i>Cidnopus parvulus</i> (Panzer)	0	1			1				1		
	<i>Stenagostus rhombeus</i> (Olivier)	2	2			1				1		
EROTYLIDAE	<i>Triplax russica</i> (L.)	3	1			2				1	1	
EUCNEMIDAE	<i>Hylis simonae</i> (Olexa)	2	3	1						1		
	<i>Melasis buprestoides</i> (L.)	1	1			1				1		
LUCANIDAE	<i>Dorcus parallelipedus</i> (L.)	2	1	28	7		1			18	18	
	<i>Lucanus cervus</i> (L.)	2	1	1	11	1				5	8	
MELANDRYIDAE	<i>Abdera biflexuosa</i> Curtis	2	1		2	3				4	1	
	<i>Abdera quadrifasciata</i> Curtis	2	2						1	1		
	<i>Dircaea australis</i> Fairmaire	2	3					1		1		
	<i>Orchesia undulata</i> Kraatz	2	2				2			1	1	
	<i>Phloeotrya vaudoueri</i> Mulsant	1	2			1					1	

Tableau XXIII (suite) : Coléoptères identifiés pour l'analyse

Familles	Espèces	If	Ip	Bas	Haut	Vitre	Benzyl	Phényl	Témoin	Fond	Listière
MYCETOPHAGIDAE	<i>Berginus tamarisci</i> Wollaston	3	2			1					1
	<i>Litargus connexus</i> (Fourcroy)	2	1	5	2	7				13	1
	<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (L.)	2	1	2		10				3	9
	<i>Parabaptistes filicornis</i> (Reitter)	3	2			14				12	2
	<i>Typhaea stercorea</i> (L.)	2	1			3				1	2
OEDEMERIDAE	<i>Oedemera atrata</i> Schmidt	2	2				2	1			3
	<i>Oedemera flavipes</i> (F.)	2	1				7	9	4	4	16
	<i>Oedemera nobilis</i> (Scopoli)	2	1			2	23	76	22	10	113
	<i>Oedemera podagrariae</i> (L.)	2	1				13	52	5	36	34
	<i>Xanthochroa carniolica</i> (Gistl)	2	1		2		11	27		2	38
PYROCHROIDAE	<i>Pyrochroa coccinea</i> (L.)	2	1				1				1
TENEBRIONIDAE	<i>Pentaphyllus testaceus</i> (Hellwige)	3	2			1					1
	<i>Tribolium castaneum</i> (Herbst)	1	1			1					1
THROSCIDAE	<i>Aulonothroscus brevicollis</i> (Bonv.)	1	1	1		3				1	3
	<i>Trixagus carinifrons</i> (Bonvouloir)	1	1			1				1	
	<i>Trixagus elateroides</i> (Heer)	1	2			1					1
	<i>Trixagus gracilis</i> (Wollaston)	1	2			4		1		3	2
	<i>Trixagus nov. sp. (à décrire)</i>	1	2	2	1	55	6	5	2	41	30
TROGOSITIDAE	<i>Nemosoma elongatum</i> (L.)	2	1	1		1				1	1

Les premières remarques à la lecture de ces tableaux sont : un volume de données bien plus important que dans l'expérience précédente ; quelques espèces remarquables apportant des données originales quant à leur connaissance ; et une part globale toujours faible (effectifs) du matériel d'étude par rapport à l'ensemble des arthropodes capturés (2 % dans cette expérience, contre 9 % dans l'expérience précédente : mais proportion qui serait tombée à 1,3 % sans la prise en compte, comme ici, des Scraptiidae et Mordellidae). Les espèces les plus rares (Ip = 3) dont la moindre capture est toujours une donnée précieuse et quelques autres espèces dont la capture est originale à d'autres titres sont listées ci-après :

- ✓ *Biphyllus frater* (*Biphylidae*) que Dajoz (1965), suite à des captures à la Massane, pensait être dans cette localité Est-Pyrénéenne une relique en limite occidentale de son aire méditerranéenne. Les présentes captures, ainsi que quelques autres réalisées également au moyen de pièges à bière bas dans la région, ont été l'occasion de mieux faire connaître cette intéressante espèce, probablement mycétophage (Brustel et Rogé, 1998, 1999 ; Brustel et Clary, 2000) ;
- ✓ *Oxyaemus variolosus* (*Bothrideridae*) dont très peu de localités françaises sont listées par Dajoz (1977), semble très rare dans notre région où nous l'avons également découvert en forêt de Grésigne (ibid., Brustel et Clary, 2000) ;
- ✓ *Hylis simonae* (*Eucnemidae*), décrit seulement en 1970 par Olexa sur des exemplaires bulgares, est longtemps resté connu de France par les seules captures de Jean Rabil et Jacques Chassain en forêt de Grésigne, mais semble actuellement mieux connu, en particulier dans le Sud-Ouest de la France (Leseigneur, 1978 ; Chassain et VanMeer, 2000) ;
- ✓ *Dircaea australis* (*Melandryidae*) est une rare espèce connue surtout du midi et du nord-est de la France que nous observons ici (phényl : 11 - 28/06/98) pour la deuxième fois seulement, suite à une précédente capture dans le Tarn, en forêt de Giroussens, au moyen d'un autre piège blanc (amorcé au benzyl acétate : 29/5 - 12/06/98). Au-delà de l'intérêt des données biogéographiques, cette nouvelle capture par un piège blanc n'est peut-être pas un deuxième hasard. Cette observation nous évoque une espèce floricole nocturne, au même titre que les *Xanthochroa* spp. (*Oedemeridae*) (Brustel et Rogé, 1999).
- ✓ *Trixagus* sp. (*Throscidae*) ou « nov. sp. (à décrire) » porte une mention sans équivoque : l'espèce est bien caractérisée et se distingue des autres espèces du genre, toutes affines cependant, mais nous attendons à ce jour un nom (description sous presse d'après L. Leseigneur, *comm. pers.*).

III.3 2 - Analyses sur le plan d'expérience et informations sur le comportement global des pièges

Deux questions préliminaires se posent sur le jeu de données.

- ✓ Des différences « significatives » existent-elles, sur les données quantitatives globales, entre techniques ou entre positionnements ?

√ Dans quelle mesure une application jugée a priori tardive en saison pour ce piégeage influe-t-elle sur les résultats ?

□ Analyses de variance et comparaisons de moyennes

Pour une approche quantitative des résultats, nous avons choisi de travailler avec les variables suivantes : les effectifs totaux d'arthropodes (Tableau XXI et Annexe 6), les effectifs des coléoptères étudiés et la richesse spécifique des coléoptères étudiés (Tableau XXIII et Annexe 6). Les calculs effectués et les rapports des analyses sont présentés en Annexe 6. Dans la présentation, les identifiants « piège^a, piège^{ab}, piège^b ou piège^c » représentent les groupes de pièges suivant les comparaisons de moyennes par la PPDS (« piège^a » n'étant pas significativement différent de « piège^{ab} », mais significativement différent de « piège^b » ...).

- Sur les abondances de l'ensemble des arthropodes piégés (Annexe 6 : § 1-a et 1-b)

Dans ce contexte d'analyse, il apparaît une importante source de variation liée aux types de pièges (cf. *Moyenne des carrés*), les variabilités relatives (« par lieux » et « résiduelle ») étant plus faibles (20 %). Les différences d'effectifs sont significatives suivant les pièges. Elles ne le sont pas entre les différentes positions. La Plus Petite Différence Significative étant de 742,78 et compte tenu du classement croissant des moyennes pour les pièges (proche probablement d'une signification de sélectivité croissante), nous obtenons des différences et regroupements tels que :

Témoine^a ; Vitre^a ; Benzyl^{ab} ; Phényl^{ab} ; Haut^b ; Bas^c.

En d'autres termes, vis-à-vis des volumes de capture d'arthropodes, nous trouvons semblables le comportement des pièges non amorcés (Témoine et Vitre) ; pièges qui appartiennent à un groupe plus vaste dont les moyennes ne sont pas significativement différentes (Vitre et pièges blancs). Cet ensemble se distingue des pièges à bière, dont la modalité « bas » est significativement différente des 5 autres pièges.

- Sur les abondances des coléoptères étudiés (Annexe 6 : § 2-a et 2-b)

Nous remarquons ici une grande variabilité résiduelle laissant supposer une faible maîtrise de la variabilité des effectifs de coléoptères étudiés par notre dispositif. Les différences d'effectifs ne sont pas significatives entre pièges, ce qui, en soi, est rassurant car cela suppose que nos pièges, pourtant très différents, sont des unités d'échantillonnage pouvant capturer des effectifs comparables parmi les coléoptères qui nous intéressent. Les différences sont significatives entre les différentes positions. La PPDS nous permet de relever les différences et groupes suivants (classement toujours par ordre croissant des moyennes) :

F2^a ; F3^a ; F1^a ; L2^{ab} ; L1^{ab} ; L3^b

Un « effet lisière » paraît évident, ici à l'avantage de l'abondance des coléoptères étudiés.

- Sur la richesse spécifique des coléoptères étudiés ; « toutes localisations » (Annexe 6 : § 3-a et 3-b)

La faible variabilité résiduelle laisse supposer une bonne maîtrise de la variabilité de la richesse spécifique par notre dispositif. Ceci est également le cas pour les deux analyses suivantes qui portent aussi sur des dénombrements de la richesse spécifique. Les différences de richesse spécifique ne sont pas significatives entre les six localisations des séries de pièges. Par contre, ces différences le sont entre pièges. Les moyennes se classent comme suit (valeurs croissantes) :

Témoine^a ; Bas^a ; Haut^a ; Benzyl^a ; Phényl^a ; Vitre^b

Sans effectuer des regroupements sur l'ensemble des six localisations de pièges, le dénombrement de la richesse spécifique ne permet pas de faire mieux qu'isoler le piège vitre qui, comme nous le verrons par la suite, est une modalité dont les résultats sont très différents des 5 autres pièges.

- Sur la richesse spécifique des coléoptères étudiés ; groupements « Fond / Lisière » (Annexe 6 : § 3-a et 3-c)

Les différences de richesse spécifique ne sont pas significatives entre pièges. Elles ne le sont pas non plus entre les positions « Fond » et « Lisière ». Les moyennes se classent comme suit (valeurs croissantes) :

Témoine^a, Bas^a et Haut^a, Phényl^a, Benzyl^a et Vitre^a

Le jeu de données ici mobilisé est le plus petit de l'ensemble de ces analyses. Ainsi, la différence entre pièges (risque $\alpha = 6\%$) peut raisonnablement être interprétée comme une confirmation de « l'effet lisière » positif sur les captures des coléoptères qui nous intéressent.

- Sur la richesse spécifique des coléoptères étudiés ; « par propriétés » (Annexe 6 : § 3-a et 3-d)

Les différences de richesse spécifique ne sont pas significatives entre les différentes propriétés privées concernées par ce bois (secteurs 1, 2 et 3). Elles le sont entre les différents pièges :

Témoin ^a ; Bas ^{ab} ; Haut ^{ab} ; Phényl ^b ; Benzyl ^b ; Vitre ^c

Ici encore, la comparaison des moyennes donne pour significativement supérieurs les résultats des pièges « Vitre ». Les pièges blancs amorcés permettent des niveaux d'inventaire équivalents (entre eux) et significativement supérieurs aux pièges blancs non amorcés. Les pièges à bière, dont le niveau d'inventaire ne se démarque pas de l'ensemble des pièges blancs, ont néanmoins le comportement proche que nous pouvions imaginer.

- Conclusion

L'unité de piégeage (les six pièges différents disposés unitairement) ne pose pas de problème particulier d'analyse. Les contrastes de milieu liés aux gestions différentes des propriétaires, très visibles in situ (ce que l'Annexe 5 illustre), ne sont pas statistiquement perceptibles sur les captures. La proximité des zones piégées doit correspondre à une localité unique englobant les niches écologiques d'une grande partie des espèces capturées : la plus grande distance entre pièges n'excède pas 300 m, entre la position F1 et la position L3, pour ce petit bois isolé au milieu de cultures. Les positions « 1, 2 et 3 » peuvent donc être admises comme de simples répliques du piégeage.

Des différences significatives sont établies sur les captures par les différents pièges. Des groupes de pièges sont également très perceptibles : pièges à bière, pièges blancs et piège vitre ; pièges amorcés ou pas. Ceci reste cependant sans signification précise, en l'absence des approches qualitatives qui s'imposent, au moyen de l'identité des espèces représentées.

Globalement, le positionnement en lisière influe positivement sur les captures, tant sur la richesse spécifique que sur les abondances. Cette remarque générale mérite cependant une certaine prudence : les tableaux des données de l'Annexe 6 (§ 2-a et 3-a) montrent par exemple que pour les pièges « bas » et « vitre » les résultats ne semblent pas très différents.

□ La chronologie des captures et le comportement saisonnier des pièges

Le choix de la période de piégeage est une étape importante dans une étude telle que la nôtre. Les résultats sont exprimés par quinzaine (période entre deux relevés) et les valeurs utilisées représentent la somme des 6 répétitions de chaque piège. La chronologie saisonnière de la richesse spécifique est ci-après présentée pour chaque piège (Tableau XXIV).

Tableau XXIV : Richesse spécifique par piège et par période

	Date 1 13-28/05	Date 2 28/05-11/06	Date 3 11-28/06	Date 4 28/06-15/07	Date 5 15-30/07	Date 6 30/07-13/08	Date 7 13-27/08	Date 8 27/08-17/09	Saison 13/05-17/09
Bas	7	2	8	5	6	4	2	1	21
Haut	5	3	10	6	10	6	4	4	20
Vitre	12	16	19	8	8	10	6	2	46
Benzyl	12	11	15	9	3	2	0	2	27
Phényl	6	10	14	11	8	5	2	1	23
Témoin	4	5	9	5	6	1	2	1	17

(pour chaque technique, les trois plus forts effectifs de la saison sont en **gras**)

Nous remarquons que les trois premières quinzaines présentent les plus fortes richesses spécifiques, périodes d'émergence de nombreux coléoptères après une diapause hivernale, larvaire ou imaginaire. Dès le 13 mai, les valeurs sont fortes et nous suggèrent une mise en place tardive du protocole. La meilleure période pour tous les pièges semble être la première quinzaine de juin. Les richesses spécifiques deviennent faibles à partir du 13 août, date à partir de laquelle beaucoup moins d'espèces sont actives (phénologie des espèces capturées en cause et non populations décimées comme pourrait le suggérer ces données !). Ces résultats succincts, incitent à étudier de manière plus fine l'influence de la période sur chaque piège (Annexe 7).

Sur une saison, la courbe de richesse spécifique cumulée des pièges à bière (Annexe 7 : 1 et 2) augmente progressivement pour atteindre un palier à partir de la deuxième quinzaine de juillet. Les courbes des pièges haut et bas sont similaires. Les effectifs sont les plus importants la deuxième quinzaine de juin et la deuxième quinzaine de juillet. Après quoi ils subissent une décroissance, plus rapide pour le « Bas » que pour le « Haut ». Ce dernier phénomène s'observe également pour les autres types de pièges (Annexe 7 : § 3 à 6).

A la différence des autres pièges, la courbe de richesse spécifique cumulée du piège vitre (Annexe 7 : 3) présente une croissance régulière et continue tout au long de la période de piégeage. Ce piège sans attractifs intercepte donc de nouvelles espèces tout au long de la saison. Après de fortes valeurs dès la deuxième quinzaine de mai, les abondances suivent la même décroissance que pour les autres pièges, à partir de la deuxième quinzaine de juin.

En ce qui concerne les pièges blancs (Annexe 7 : 4 à 6), la courbe de richesse cumulée croît dès le début du piégeage pour rapidement atteindre un palier dès la troisième période (11 - 28/06/98). L'apparition saisonnière précoce de la plupart des espèces floricoles (période de floraison de nombreuses plantes attractives) explique cette observation.

Ces résultats illustrent que pour toutes les techniques employées, la mise en place du protocole sur le terrain semble tardive (13 mai). Les trois premières dates fournissent la majorité des espèces et des effectifs, la deuxième quinzaine de juin étant la période optimale, période à partir de laquelle tous les effectifs décroissent fortement. Il en va de même pour la richesse spécifique cumulée qui atteint un palier à cette même période pour les pièges Blancs. Ce n'est qu'à la deuxième quinzaine de juillet que ce palier est atteint pour les pièges à bière. Le piège vitre fait exception, ne semblant atteindre ce palier qu'au dernier relevé (17 août). L'ensemble de ces observations peut être synthétisé (Figure 25).

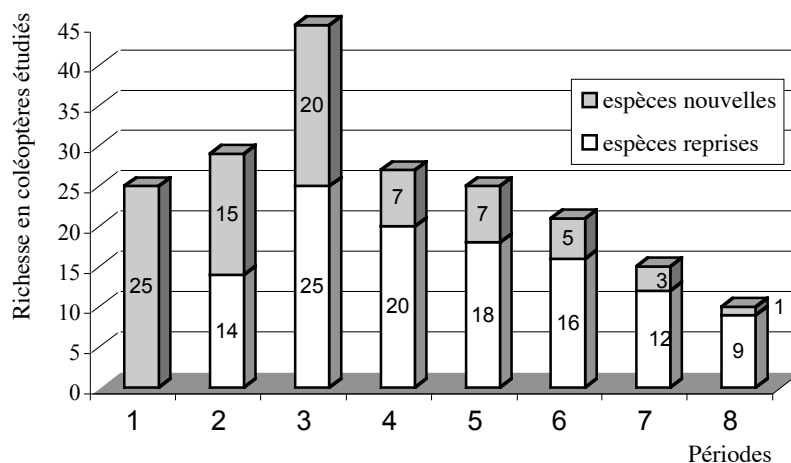


Figure 25 : Valeurs chronologiques de la richesse spécifique (tous pièges)

Nous avons probablement davantage perdu d'informations en commençant le piégeage le 13 mai que nous en avons gagné en le poursuivant jusqu'au 17 septembre. Si cette appréciation est globalement acceptable, il y a cependant des différences de comportement saisonnier des différents pièges. Le piège vitre, par exemple, mérite d'être positionné le plus tôt possible, mais il gagne également à rester en place le plus longtemps possible. Les autres pièges peuvent sans doute être retirés dès la mi-août, et éventuellement plus tôt pour les pièges blancs. Si nous pouvons émettre l'hypothèse qu'un piégeage, dans ce contexte géoclimatique (plaine du midi de la France), mérite de débuter dès le début du mois d'avril, une étude sur l'année serait sans doute très instructive (N'y a-t-il pas des coléoptères qui volent les belles journées d'hiver ?).

III.3 3 - Efficacité et complémentarité des pièges

□ Efficacité des pièges

Le jeu de données permet ici de présenter des courbes d'accumulation de l'information faunistique en fonction de l'effort d'échantillonnage. Sur les données calculées pour chaque piège, la forme hyperbolique attendue est encore bien sommaire (Figure 26). Les tracés s'affinent par regroupement des pièges par familles (Figure 27). Quelques valeurs clés illustrent l'efficacité observée des différents pièges, elles permettent surtout une approche quantifiée du potentiel de capture des pièges (Tableau XXVI).

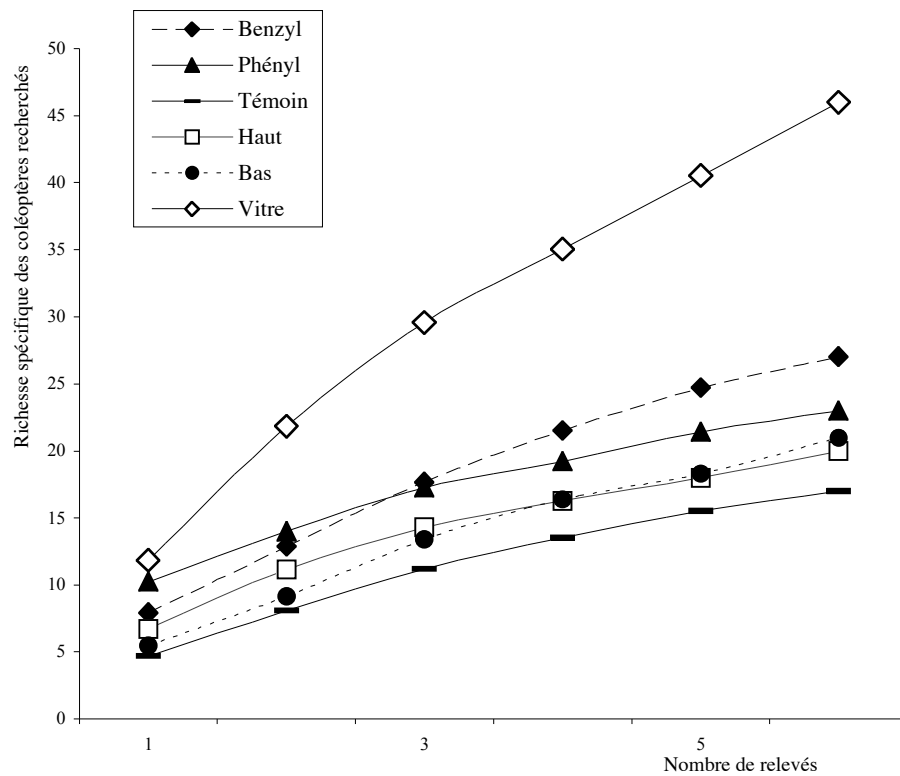


Figure 26 : Courbes de richesses cumulées pour les six différents pièges

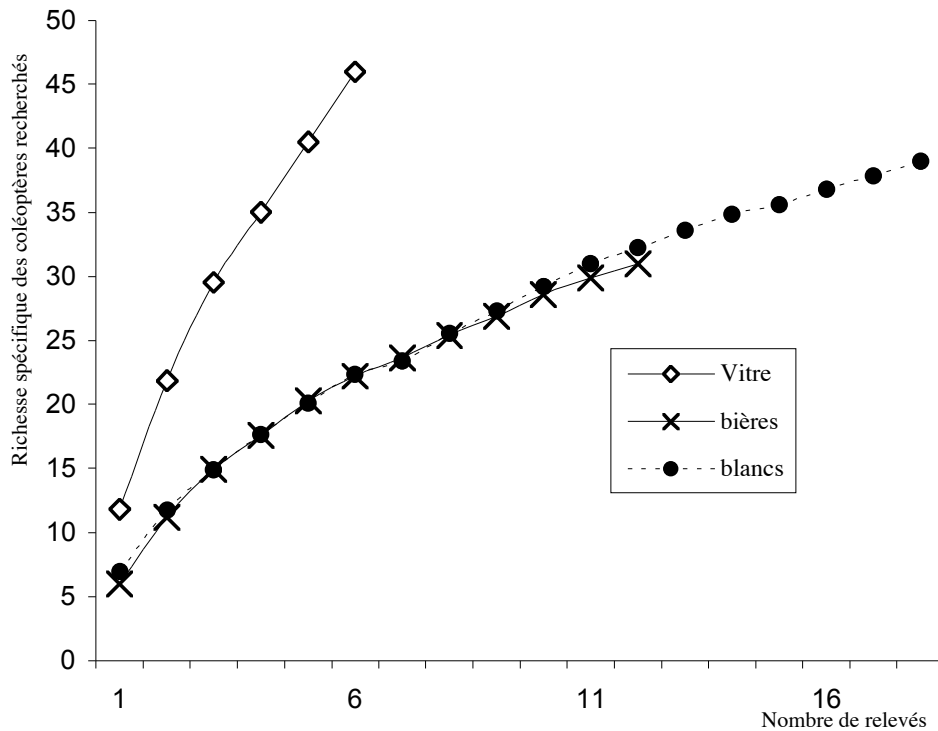


Figure 27 : Courbes de richesses cumulées par familles de pièges

A la lecture de ces figures, le piège vitre présente la plus grande efficacité, avec un potentiel de capture sans doute bien supérieur si l'on tient compte de la croissance constante de sa courbe, sans réelle amorce de décroissance, en comparaison aux profils des autres pièges. Les pièges à bière et les pièges blancs se comportent de manière très comparable, même si le Benzyl semble sortir positivement du lot et si le Témoin reste en deçà des résultats des autres pièges (Figure 26). Dans cet ensemble, un signe intéressant à noter est le tassement des nouvelles captures sur les pièges Haut et Phényl, alors que les courbes des pièges Benzyl, Bas et Témoin semblent continuer à progresser. Sur la figure suivante (Figure 27), les ensembles « Bières » et « Blanc » sont d'efficacités potentielles équivalentes. Les valeurs ci-après apportent quelques éléments plus précis.

Tableau XXV : Efficacités observés et efficacités potentielles des pièges

	RS	% / Inventaire global	Captures uniques		RS potentielle (Jackknife)	"Marges de progrès" % (RS / Jack.)
			Espèces	% (Es. / RS)		
Benzyl	27	32,5	13	48,1	37,8	40,1
Phényl	23	27,7	12	52,2	33	43,5
Témoin	17	20,5	11	64,7	26,2	53,9
Haut	20	24,1	9	45	27,5	37,5
Bas	21	25,3	13	61,9	31,8	51,6
Vitre	46	55,4	29	63,0	70,2	52,5
bières	31	37,3	14	45,2	43,8	41,4
blancs	39	47	17	43,6	55,1	41,2

Comparés sur des valeurs globales de participation à un inventaire (richesse spécifique des coléoptères recherchés), il est intéressant de noter que ces six pièges enregistrent au moins 1/5 (Témoin) de l'ensemble des espèces rencontrées et jusqu'à plus de 50 % pour le seul piège vitre. Ces contributions sont marquées par la proportion très forte (45 à 65 %) des espèces rencontrées uniquement sur une des six répétitions de

chaque piège (« Captures uniques »), données que l'on peut interpréter davantage comme des coups de chance que comme des expressions de la rareté (*sensu* Gaston, 1994). L'estimation du potentiel de capture (Jackknife), très lié à cette valeur, montre bien que l'inventaire de ce petit bois est loin d'être terminé, et que les différents pièges, à des degrés divers (moins pour le Haut et davantage pour Témoin, Bas ou Vitre), réservent encore un potentiel de capture important.

□ **L'effet lisière, facteur d'efficacité à nuancer**

Les pièges situés en lisière donnent globalement de meilleurs résultats en terme d'abondance du matériel collecté (Tableau XXII ; Annexe 6). Si cette position influe peu sur l'abondance globale en arthropodes (55 % des effectifs d'arthropodes), 71 % des effectifs des coléoptères étudiés sont imputables aux pièges situés en lisière. Le volume des captures nous intéresse d'autant plus qu'il permet une meilleure contribution à un inventaire (Figure 28).

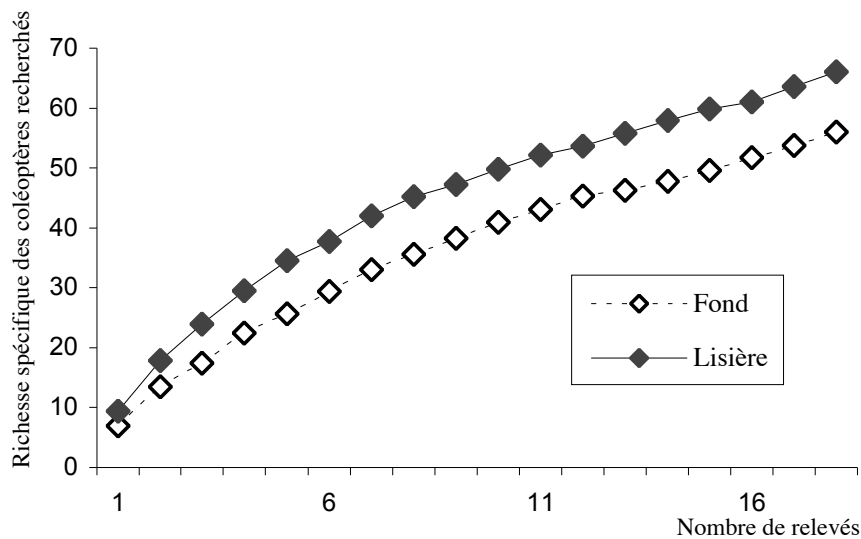


Figure 28 : Illustration de l'effet lisière par des courbes de richesse cumulée

Finalement, les croissances des deux courbes, proches l'une de l'autre, sont très comparables. Ceci sous-entend que les potentiels de capture y sont sans doute importants, comme les illustrent les valeurs suivantes (Tableau XXVI).

Tableau XXVI : Efficacités observées et efficacités potentielles liées à la position dans le bois

	RS	% / Inventaire global	Captures uniques		RS potentielle (Jackknife)	"Marges de progrès" % (RS / Jack.)
			Espèces	% (Es. / RS)		
Pièges en sous-bois (F)	56	67,5	32	57,1	86,2	54,0
Pièges en lisière (L)	66	79,5	33	50	97,2	47,2

Les potentialités de nouvelles captures s'avèrent finalement plus grandes à l'intérieur du bois qu'en lisière. Ces résultats traduisent sans doute que nos six pièges se comportent globalement mieux en lisière qu'en sous-bois. Ceci ne veut pas dire qu'il y a plus d'espèces différentes. Les indices calculés sur ces deux collections (Jaccard = 0,47 ; Sorensen = 0,64 ; Morisita = 0,52) traduisent des signes de similarités, mais de notre point de vue, il s'agit d'une complémentarité de ces positionnements, comme nous avons pu l'évoquer dans la présentation des traits écologiques des coléoptères saproxyliques et dans le choix des espèces de notre liste de référence. Dans le détail, cette complémentarité peut être rapidement schématisée (Figure 29), mais elle est surtout à caractériser avec quelques espèces.

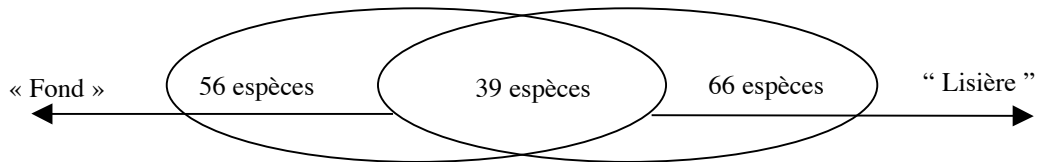


Figure 29 : Espèces en commun ou propres aux deux positionnements de pièges

Laissant de côté les espèces peu représentées, les lisières concernent en particulier les floricoles tels que *Oedemera* spp., *Buprestidae*, *Trichodes alvearius*, différents *Cerambycidae* (*Clytus arietis*, *Stenopterus rufus* et leptures) et cétoines (*Oxythyrea funesta*, *Cetonia aurata* et *Valgus hemipterus*), particulièrement bien représentés dans les pièges blancs. On remarque aussi des thermophiles connus tels que *Cetonia aurata*, *Potosia cuprea*, *Cetonischema aeruginosa* ou *Lucanus cervus* qui sont surtout attirés par les pièges à bière, et aussi une espèce radicole telle que *Athous difformis*, taupin très probablement lié aux cultures et autres zones ouvertes environnantes où nous l'observons régulièrement. Des espèces mycétophages ou saproxylophages (par exemple : *Litargus connexus*, *Parabaptistes filicornis*, *Biphyllus frater* ou *Diplocoelus fagi*) sont plus spécialement liées au milieu intérieur où ils sont bien capturés par le piège vitre. Enfin, nous remarquons, suivant les deux positionnements, l'équifréquence des captures d'une espèce banale et bien représentée dans cette expérience : *Dorcus parallelipedus*.

Il n'y a pas de doute à avoir sur l'intérêt de positionner les pièges blancs en lisière. Il est probable aussi que les pièges à bière s'y comportent toujours mieux (Dauguet, 1997 ; obs. pers.). L'information faunistique qu'il convient de rechercher en milieu intérieur forestier est pour autant un enjeu important dans la découverte d'espèces rares. Si les pièges attractifs y sont moins efficaces, le piège vitre est peut-être un bon moyen de suppléer les récoltes actives dans de tels secteurs.

☐ Mesure des complémentarités entre pièges

Le détail des données utilisées (ainsi que les effectifs des différentes collections présentées) peut être retrouvé dans le Tableau XXIII. Deux méthodes de mesure sont ici utilisées :

- ✓ les indices de similarité (Figure 30) ;
- ✓ un dénombrement « à la main » suivi d'une pondération de la richesse spécifique par les indices traduisant la rareté des espèces (sommes des I_p et I_f respectivement pondérées par la richesse spécifique des ensembles considérés : Figure 31).

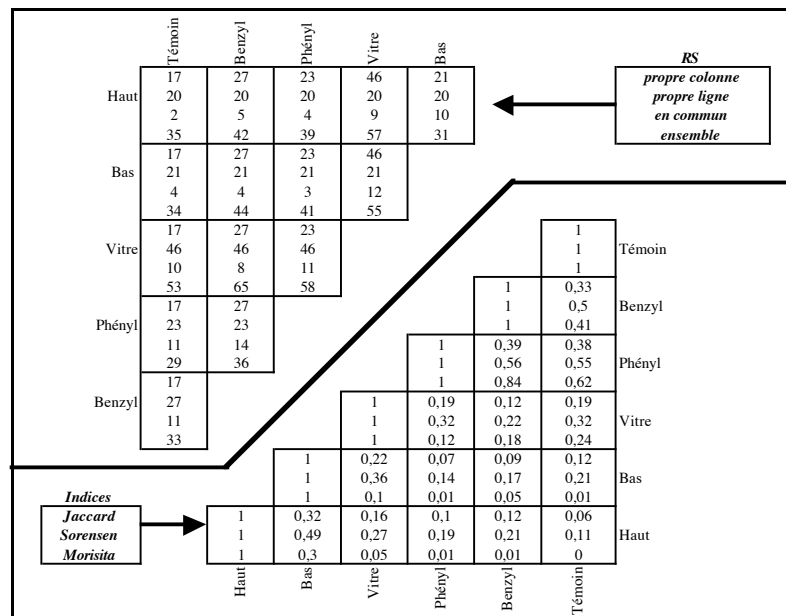


Figure 30 : Richesses spécifiques (RS) et similarités calculées entre pièges (Indices)

La lecture de cette figure révèle de grandes spécificités de chaque piège. Il y a davantage d'espèces qui sont propres à un piège qu'il n'y a d'espèces partagées avec un autre piège (partie « RS » de la Figure 30). Les indices de similarité construits sur la diversité des espèces (Jaccard et Sorensen) donnent pour proches les pièges Benzyl et Phényl ou les pièges Bas et Haut et pour peu semblables l'ensemble des autres combinaisons. Sur ces indices, la différence entre les pièges blancs et les pièges à bière hauts est particulièrement grande, ce qui illustre, outre des contrastes au niveau des attractifs, la distance la plus grande que nous avons dans le positionnement vertical des pièges. L'indice de Morisita fait intervenir les abondances des espèces capturées, en plus de la richesse spécifique. Les valeurs obtenues illustrent des différences extrêmes entre les pièges, en dehors des pièges blancs entre eux. Les différents pièges sont globalement très différents et donc complémentaires, en particulier par grands principes d'action : Blancs, Bières et Vitre.

Si les pièges capturent des espèces différentes, la rareté des collections particulières obtenues pour les différentes techniques représente une autre information quantifiable pour contribuer au choix de techniques. Nous pouvons figurer les différents ensembles et sous-ensembles de pièges (blancs \cap vitre \cap bières ; haut \cap bas ; benzyl \cap phényl \cap témoin) avec, pour chacun d'entre eux, le nombre d'espèces propre et les moyennes des indices de rareté relatives aux collections obtenues (Figure 31).

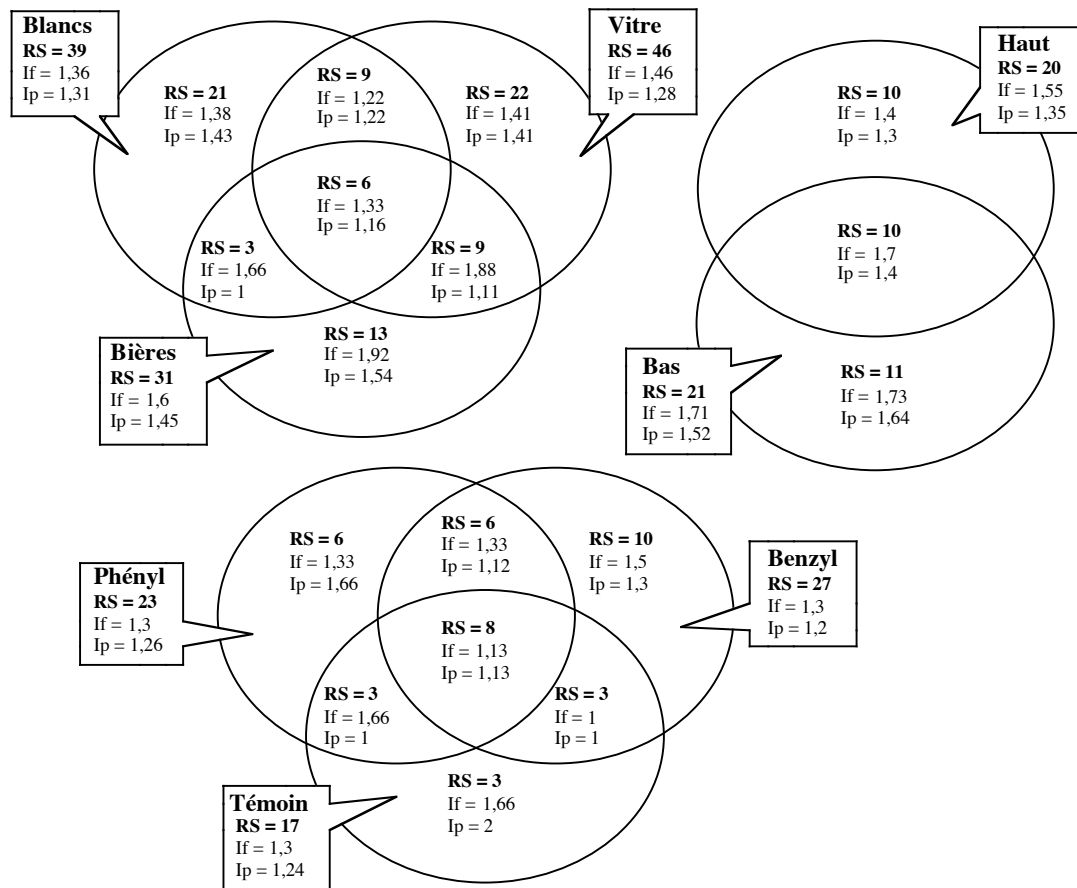


Figure 31 : Richesse spécifique et rareté moyenne par sous-ensembles de pièges

Cette présentation expose à nouveau et sur un autre registre les complémentarités observées entre les pièges. Les collections propres à un piège, ou un type de piège, contiennent le plus d'espèces rares (Ip en particulier). L'intérêt de l'inventaire permis avec les différents pièges est synthétisé par ces valeurs moyennes de rareté. Ainsi, sur le registre des espèces les plus exigeantes, nous observons : Bières > Vitre > Blancs ; avec : Bas > Haut ; et Benzyl = Phényl = Témoin. Sur le registre de la rareté d'occurrence (Ip), le classement devient : Bières > Blancs > Vitre ; avec : Bas > Haut ; et Phényl > Témoin > Benzyl. Cette appréciation est une nouvelle dimension de choix des techniques qui contraste avec les précédentes analyses.

Globalement, les mœurs propres des espèces induisent les captures dans tel ou tel piège. Ceci est en général compréhensible pour les espèces les plus abondantes. Pour les captures uniques (*i.e.* contribuant ainsi aux valeurs Ip des sous-ensembles propres à une technique), il s'agit, soit de captures accidentelles, soit d'espèces plus rares. Entre hasards et performances propres aux différents types de pièges, la structure des données ne permet pas de choisir une technique plutôt qu'une autre dans un objectif d'inventaire, et qui plus est, un inventaire privilégiant les coléoptères saproxyliques rares plutôt que des communautés biologiques représentatives des milieux (espèces rares et communes, saproxyliques ou pas, ...). Cette information plaide pour des dispositifs variés plutôt que pour le choix d'un seul piège quand l'objectif général est un inventaire d'un milieu forestier. Dans le détail des traits de vie des espèces, cette remarque s'explique sans difficultés.

□ Nature des complémentarités

Dans cette analyse notre raisonnement s'attache à l'identité des taxons présents, dans les différents ensembles des spectres de capture des pièges (Toutes les informations utiles sont dans les Tableaux XXII et XXIII).

- Les pièges à bière (Figures 32 et 33)

Nous retrouvons surtout dans les pièges à bière des familles de coléoptères telles que les *Cerambycidae*, *Cetoniidae* et *Lucanidae* (matériel étudié) et également le plus de *Staphylinidae*, parmi les familles non étudiées. Les *Cetoniidae* microcavernicoles, espèces opophages de vol habile qui recherchent activement leur nourriture durant les heures chaudes de la journée, sont représentées seulement ou surtout dans cette technique. Ces espèces, souvent en cavités hautes (*Cetonischema aeruginosa*, *Liocola lugubris*, *Cetonia aurata* et *Potosia cuprea*) se capturent davantage dans les pièges hauts, confirmant ainsi les remarques de Dauguet (1997) ou Allemand et Aberlenc (1991). D'autres espèces sont davantage ou exclusivement représentées dans les pièges hauts : *Xylotrechus antilope*, *Leptura aurulenta*, *Cerambyx cerdo* ou *Lucanus cervus*. Certaines espèces évoluent à différentes hauteurs sur les arbres et sont indifféremment capturées par les pièges hauts et les pièges bas, c'est le cas par exemple de *Trichoferus pallidus*, *Litargus connexus* ou *Phymatodes testaceus*. Enfin, nous remarquons que *Dorcus parallelipedus*, *Cicones undatus* ou *Biphyllus frater*, espèces des souches et des chandelles, sont capturées uniquement ou préférentiellement dans les pièges bas. Globalement, les pièges à bière sont très adaptés pour la capture des espèces les plus souvent recherchées des entomologistes amateurs (« grosses bêtes brillantes »).

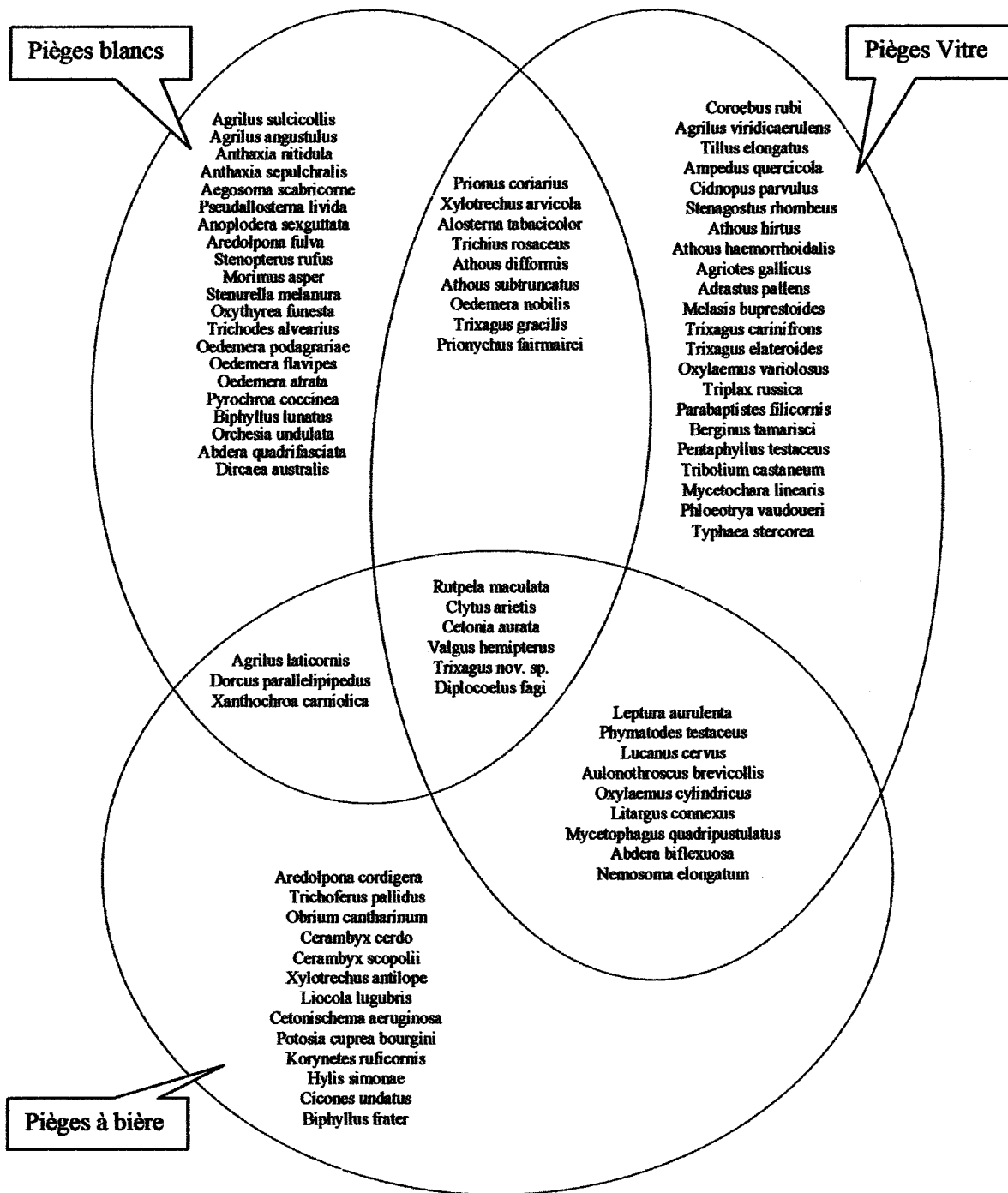


Figure 32 : Espèces propres et espèces communes par familles de pièges

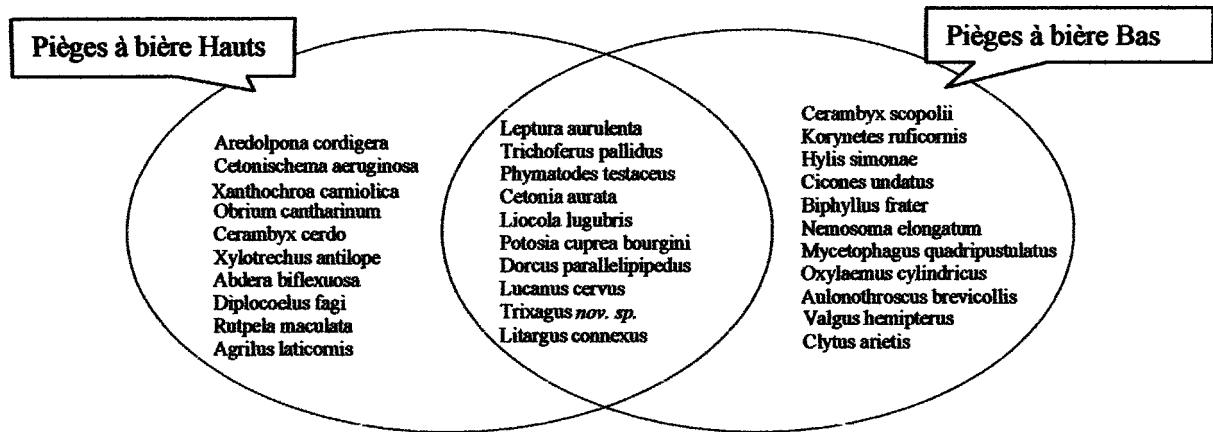


Figure 33 : Espèces propres et espèces communes suivant les positions des pièges à bière

- Les pièges blancs (Figure 34)

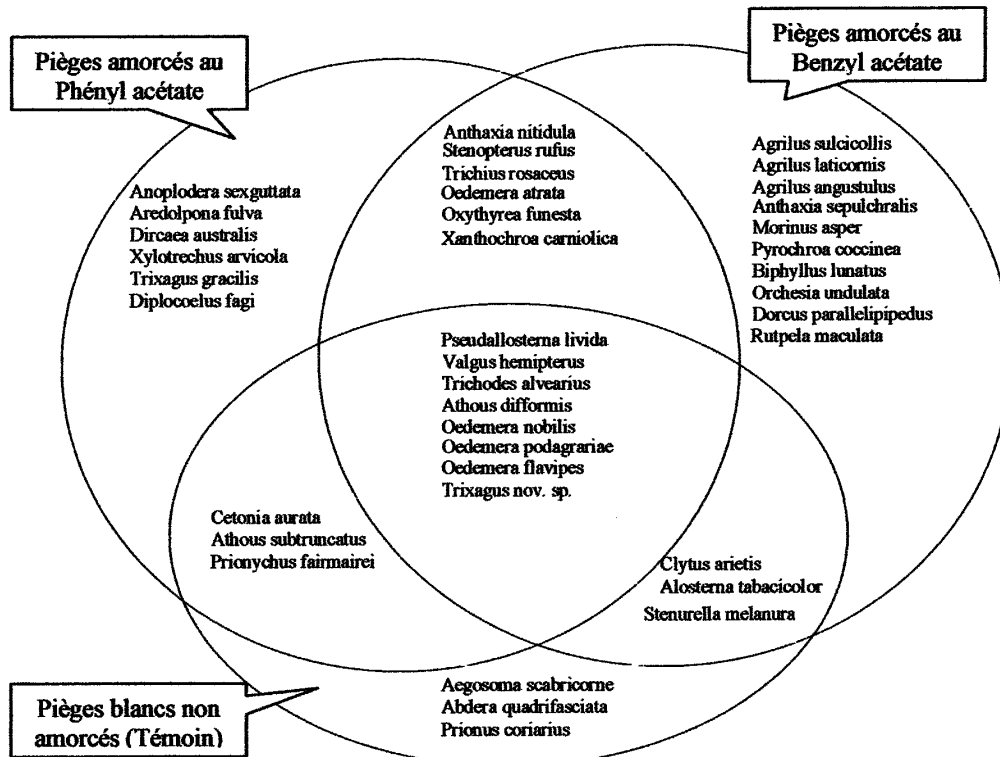


Figure 34 : Espèces propres et espèces communes aux différents pièges « Blancs »

Les pièges blancs capturent essentiellement des floricoles stricts et des phytophages. Les familles les plus représentées (étudiées ou non) sont les *Bruchidae*, *Cantharidae*, *Cerambycidae*, *Cetoniidae*, *Chrysomellidae*, *Curculionidae*, *Dermestidae*, *Elateridae*, *Lagriidae*, *Malachiidae* et *Melyridae*, *Mordellidae* et *Scraptiidae*, *Nitidulidae* et *Oedemeridae*. Les espèces les plus clairement attirées par les pièges blancs sont des leptures floricoles telle que *Pseudallosterna livida*, les petites cétoines également floricoles telles que *Oxythyrea funesta*, *Trichius rosaceus* ou *Valgus hemipterus*, des *Athous* spp., très clairement les *Oedemera* spp. ainsi que *Xanthochroa carniolica*. Nous retrouvons ainsi de grandes affinités dans les spectres de captures entre les deux expériences présentées dans ce travail (pièges blancs au Candelé et à Doumerc).

En ce qui concerne les *Melandryidae*, qui ne se rencontrent jamais sur les fleurs durant la journée, mais par battage des tiges sèches ou de branchages, il est possible, suivant la réflexion précédente sur *Dircaea australis*, que certains d'entre eux soient des floricoles nocturnes : *Abdera* spp. et *Orchesia undulata*, voire aussi *Phloeotrya vaudoueri* si l'on tient compte d'autres expériences personnelles. Ces espèces, proches morphologiquement des *Mordellidae* et *Scraptiidae* auraient peut-être aussi des traits biologiques en commun.

Les espèces capturées sont pour la plupart typiquement floricoles et il est clair que les espèces communes aux trois pièges (Benzyl, Phényl et Témoin) sont essentiellement attirées par la couleur blanche, mais pas uniquement puisque les effectifs capturés montrent clairement un effet positif des attractifs chimiques, avec un net avantage pour le Phényl. Entre le Phényl et le Témoin, nous remarquons un effet positif du piège amorcé au niveau des effectifs. Par contre, le Phényl ne s'est pas montré très efficace pour les *Elateridae*. Cette dernière remarque est également vraie pour le Benzyl, où *Athous difformis* a été capturé en moins grand nombre que dans les autres pièges. En général, l'effet du Benzyl, en terme d'abondance, semble assez faible par rapport au Témoin, en dehors de *Valgus hemipterus* et *Oedemera podagrariae* pour lesquels l'effet de l'attractif est net. Toutes les espèces capturées au piège Témoin, hors captures accidentelles de non floricoles, l'ont également été avec l'un ou l'autre des pièges amorcés.

La capture par un piège blanc de *Prionus coriarius* en un seul exemplaire semble tout à fait accidentelle, tout comme celles de *Megopis scabricorne* et *Morinus asper* par exemplaire unique également. Ces espèces de *Cerambycidae* ne sont pas des floricoles, ils ne s'alimentent probablement pas à l'état adulte. De plus, *Morinus asper* est une espèce aptère se déplaçant au sol et à la base des arbres. La position du seau au sol peut tout à fait expliquer la chute de ce dernier dans le récipient. Cette capture jugée accidentelle au piège blanc est encore plus improbable dans les autres pièges.

- Le piège Vitre

Le piège Vitre est une méthode « passive » car aucun attractif ne concentre les individus vers le piège. Les captures peuvent être le fruit du hasard et il est normal de retrouver des petits effectifs (souvent un seul exemplaire) pour chaque espèce. 50 des 53 familles de coléoptères enregistrées dans cette expérience ont été capturées par les pièges vitre. Certaines familles ou espèces sont cependant bien représentées (effectifs), en comparaison aux autres techniques, comme les *Anobiidae*, *Carabidae* (représentants ailés), *Cryptophagidae*, *Curculionidae*, *Histeridae*, *Latridiidae*, *Ptinidae*, *Scolytidae*, *Staphylinidae*, *Throscidae*, *Erotylidae*, *Bothrideridae*, *Melandryidae*, *Mycetophagidae* et *Tenebrionidae*. Dans d'autres expériences personnelles, ces résultats sont semblables et les *Eucnemidae* sont bien représentés également (par exemple : Brustel, 1998a ; Valladares, 2000 ; Ibanez-Justicia, 2001). Ces dernières familles nous intéressent au plus haut point car il s'agit d'un matériel pour lequel la majorité des représentants sont de nature cryptique et difficiles à rencontrer en chasses directes. Leur mode de nutrition ou leur mode de vie ne permettent pas de les capturer efficacement avec les autres techniques employées dans cette étude.

- Contrastes et complémentarité entre pièges

La synthèse des résultats précédents confirme certaines hypothèses formulées au niveau du choix des différents types de pièges. En jouant sur des principes contrastés de capture (alimentaire ou liés au

déplacement), la complémentarité des pièges est importante : par grands types (Figure 32), nous pouvons observer que 2/3 des espèces sont propres aux pièges blancs, aux pièges à bière ou aux pièges d'interception (contre 32,5 % communes à au moins deux d'entre eux).

Dans le détail, on retrouve exactement cette proportion entre les deux positionnements des pièges à bière (67,7 % des espèces propres à une position contre 32,3 % communes : Figure 33). Pour les pièges blancs, ces proportions ne sont pas respectées (rapport 1-1 entre espèces communes et espèces propres) ceci en raison de la similarité des principes de captures et de l'effet relatif de l'attractif dans les performances du Benzyl et du Phényl. L'augmentation du nombre d'espèces liées à l'attractif est également nette, vu sous l'angle de ces descriptions par présence / absence. Nous remarquons, une augmentation respectivement de 40 % et 60 % pour le Phényl et pour Benzyl par rapport au Témoin, en nombre total d'espèces par modalité, et des facteurs respectivement de x 2,2 et x 2,7 du nombre d'espèces propres pour le Phényl et pour Benzyl par rapport au Témoin.

III.3 4 - Sélectivité et impacts des pièges sur les populations

□ Efficacité et sélectivité

Ces appréciations portent, d'une part, sur la proportion en terme d'abondance du matériel étudié par rapport au volume total des captures (Tableau XXVII) et, d'autre part, sur la position de chaque piège dans la relation entre la richesse spécifique obtenue (coléoptères étudiés) et les effectifs globaux d'arthropodes (Figure 35).

Tableau XXVII : Part des coléoptères étudiés dans les différents échantillons.

Part des coléoptères étudiés :	Bas	Haut	Vitre	Benzyl	Phényl	Témoin
... par rapport aux Arthropodes piégés	0,42 %	1,4 %	5,7 %	3 %	4,8 %	2,7 %
... par rapport aux coléoptères piégés	10,7 %	32,6 %	14,3 %	11,3 %	12 %	12,9 %

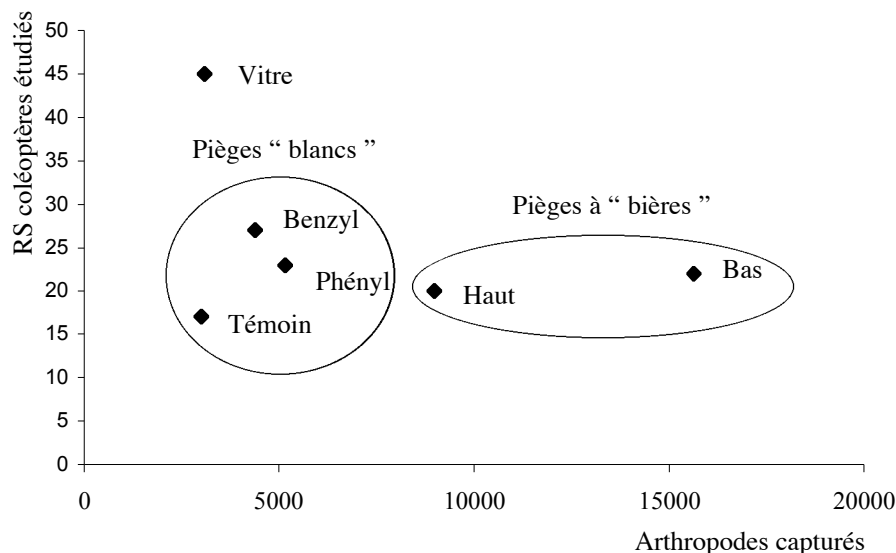


Figure 35 : Richesse spécifique et arthropodes capturés par piège

La figure précédente situe les pièges blancs sur un registre de sélectivité équivalent au piège vitre et rappelle les positions relatives des pièges à bière et du Phényl au Candelé (Figure 22).

Les pièges à bière sont les moins sélectifs, pour une efficacité comparable aux pièges blancs. En effet, le mélange fermentescible à base de bière présente l'inconvénient d'attirer nombre d'arthropodes non désirés, dans un rapport relatif aux autres pièges qui se situe de 5 à 24 pour les Lépidoptères, de 3 à 14 pour les diptères et de 3 à 28 pour les hyménoptères *Formicidae*. Ces arthropodes à la recherche de jus sucrés sont davantage représentés en début et en fin de saison. Les neuroptères et les mécoptères (*Panorpa* spp.) sont également très attirés dans les pièges à bière. Le piège Bas est celui qui capture le plus d'arthropodes : 99,5 % de ses effectifs ne sont pas étudiés (parmi lesquels 82 % sont des fourmis et des mouches). Le piège Haut est plus sélectif et il présente le meilleur rapport entre les coléoptères recherchés (1/3) et l'ensemble des autres représentants de cet ordre.

Les pièges blancs attirent de nombreux hyménoptères butineurs (*Apoidea*), bien davantage que les autres pièges (rapport de 1,5 à 6). Mais ils sont malgré tout assez sélectifs vis-à-vis des autres groupes d'insectes. Les pièges Vitre sont de loin les plus sélectifs, car peu d'insectes aptères (fourmis en particulier) peuvent y accéder, et beaucoup d'insectes volants, meilleurs voiliers que les coléoptères, évitent le piège ou se renvolent après le choc avec la vitre. Même si ce pourcentage est le meilleur des six pièges, les effectifs de coléoptères étudiés représentent moins de 6 % des captures. Ceci nous montre qu'il semble impossible de piéger seulement notre matériel cible.

□ Absence de recapture des échantillons marqués

Sur les 38 individus (*Cetonidae* et *Cerambycidae*) marqués puis relâchés, aucun n'a été repris dans nos pièges. Pourtant, 23 *Cetonia aurata*, 8 *Trichius rosaceus* et 1 *Cerambyx scopolii* ont été capturés durant la saison. Notre protocole permettait donc de reprendre les espèces relâchées. Dans ces conditions, nous ne pouvons évidemment pas estimer à partir de quel seuil de spécimens marqués et relâchés, ou à partir de quelle intensité de piégeage, il existe une probabilité de reprise de ces individus. De plus, il ne nous était pas possible de prévoir (et de réaliser) une opération de capture/marquage/recapture sur un ensemble aussi vaste que les 83 espèces différentes observées dans cette expérience. On peut cependant s'interroger sur l'impact réel des pièges sur les populations de ces insectes. La question reste entière pour les autres taxons capturés, mais notre expérience n'a pas pu avoir un gros impact sur l'ensemble des espèces déterminées capturées en très faible abondance (*i.e.* la grande majorité du matériel étudié).

III.4 - Discussion : une expérience, des perspectives

III.4 1 - Enseignements de l'expérience à « Doumerc »

□ Le grand potentiel de capture du piège vitre

Le piège vitre donne les meilleurs résultats : les potentialités de capture se situent bien au-delà des possibilités offertes par les autres pièges testés. Il fonctionne aussi bien en lisière qu'en sous bois et continue à fournir des informations tard dans la saison (après le mois d'août). En terme de richesse spécifique, il est celui qui capture le plus d'espèces, une grande majorité des familles de coléoptères est représentée, en particulier des espèces cryptiques à forte valeur patrimoniale habituellement collectées, avec plus ou moins de succès, par des récoltes directes. Les captures au piège vitre sont sans doute représentatives de la diversité globale des coléoptères ailés et mobiles d'une station, ce qui n'est pas le cas avec les autres pièges utilisant des attractifs (en relation avec des espèces plus ou moins attirées qui se concentrent dans l'échantillon). La sélectivité de cette méthode est la meilleure parmi les pièges déjà testés (y compris dans d'autres travaux : Brustel, 1998a, 2000, 2001c ; Valladares, 2000 ; Ibanez-Justicia, 2001). La généralisation de cette méthode dans les études d'écologie en pays scandinaves nous apparaît très justifiée. La période optimale d'application saisonnière est longue (mars à octobre ?), sans doute bien supérieure aux quatre mois d'application de la présente expérience (mi-mai à mi-septembre). Il serait d'ailleurs intéressant de mettre en évidence, à l'aide de ce piège, les espèces actives les belles journées d'hiver.

Compte tenu des profils de capture, cette technique se prête bien à l'intensification de son application : plus il y aura de pièges, meilleure sera la réussite de l'inventaire des coléoptères saproxyliques d'un site. La courbe de richesse spécifique cumulée que nous avons obtenue, toujours en forte progression sur 6 répétitions, n'a rien d'étonnant. Økland (1996) a obtenu des courbes en progression constante pour 25 pièges sur une station, ou 50 pièges sur deux stations (mêmes pièges, tous les coléoptères étudiés, en forêt boréale). Nous remarquons aussi que la richesse spécifique atteinte à Doumerc (petit bois anthropisé du Lauragais de 0,04 km²), avec 6 répétitions du piège vitre et sur 14,3 % des effectifs de coléoptères déterminés, se situe au niveau de la richesse atteinte avec 10 répétitions des mêmes pièges, pour tous les coléoptères étudiés dans des réserves naturelles d'une forêt non fragmentée de 160 km² au Sud de la Norvège (*ibid.*). Ceci dépasse sans doute la réflexion sur le piège vitre et montre surtout que les potentiels de biodiversité dans le midi de la France ne permettent pas de réaliser les mêmes recherches qu'en zones boréales, avec les mêmes moyens ...

Sur le registre de la faisabilité, il convient de souligner aussi le côté encombrant des pièges vitre utilisés (encombrement total montés = 50 dm³) et leur prix onéreux (environ 60 € de matériaux par piège : *Altuglass*TM et grands entonnoirs). Ces pièges ont été construits artisanalement faute de pouvoir les trouver dans le commerce. Ceci est un frein évident à la diffusion de telles techniques. Un système pliant rendant le transport plus aisé pourrait être imaginé pour dépasser le handicap pratique à la multiplication des expériences, mais ceci ne résout pas le problème de la difficulté de fabrication. Le piège vitre plan, moins encombrant et plus facile à réaliser, est intellectuellement moins séduisant par rapport à un principe d'interception multidirectionnel, en particulier lorsque la surface des réceptacles de collecte est faible comme pour les modèles classiquement utilisés (par exemple : Barbalat, 1997 ; Dajoz, 1998). Cet inconvénient peut être corrigé par l'emploi d'un large et profond bac comme dans le travail de Pfeffer et Zumr (1983). Si l'avantage est certain, cette technique nécessite une grande quantité de liquide collecteur, pas toujours facile à charrier sur le terrain. La pose de deux plaques latérales sur un bac de collecte étroit, faisant office de déflecteur pour guider la chute des insectes vers ce bac, nous semble être la solution (Brustel, 2001c).

□ L'intérêt des pièges blancs

Les pièges blancs donnent des résultats intéressants sur le plan de la richesse spécifique (près de la moitié des espèces étudiées avec l'ensemble des trois types de pièges blancs utilisés), avec une sélectivité des meilleures. L'application de ces techniques est particulièrement adaptée en zones ouvertes (lisières ou clairières) où les espèces sensibles à ces pièges semblent se concentrer, en raison de la plus grande abondance de la ressource recherchée : les fleurs. La période optimale d'application des pièges chromo-attractifs blancs est du printemps au début de l'été.

L'efficacité des attractifs sémiouchimiques est très perceptible par rapport au témoin non amorcé : augmentation de la richesse spécifique de 40 % avec le phényl acétate et de 60 % avec le benzyl acétate par rapport à la chromo-attraction seule. Malgré des kairomones différentes, les deux types de pièges amorcés sont très semblables dans leurs profils de capture. Un choix peut donc être fait entre ces deux attractifs, a priori sans grande incidence sur les résultats. Pourtant, au-delà de la richesse spécifique légèrement supérieure (et non-significative) obtenue avec le benzyl acétate, ce composé a notre préférence sur un plan pratique :

- ✓ sont coût est inférieur à celui du phényl acétate (dans un rapport 1 : 3) ;
- ✓ sa toxicité est bien moindre, ce qui nous intéresse en tant que manipulateurs sur le terrain : DL50* du benzyl acétate = 2490 mg/kg ; DL50 du phényl acétate = 1,63 ml/kg (Merck index, 1989) (*Dose létale de 50 % des rats testés par voie orale, exprimée en quantité de produit par kg de poids vif de l'animal) ;
- ✓ le phényl acétate est un composé instable, difficile à diffuser, qui précipite au fond du seau et colle les insectes entre eux, formant des amalgames qu'il faut alors dissoudre à l'éthanol, à chaud dans un bain-marie, afin de pouvoir dégager les individus, souvent abîmés et donc plus difficiles à identifier.

Cette dernière observation fut une surprise lors de l'expérience menée à Doumerc, car ce produit diffusé dans un *Picodrop*TM au Candelé n'avait pas présenté de tels inconvénients. Suivant cet aspect pratique, ce produit n'a plus été réutilisé dans nos études suivantes, n'ayant pu résoudre le problème de la diffusion. L'usage de bougies poreuses en céramique est imaginé, en remplacement des mèches cellulosiques.

□ L'intérêt des pièges à bière

Les pièges bières offrent dans cette expérience des résultats de richesse spécifique très comparables aux pièges blancs amorcés, mais avec une sélectivité bien plus faible. Il ne s'agit pas des mêmes espèces, et là encore des singularités s'affirment sur cet attractif (mélange fermentescible) ainsi que sur le positionnement que l'on choisit (« Bas » sur le tronc ou « Haut » dans les branches). Ces techniques semblent avoir un optimum de fonctionnement aux périodes les plus chaudes de l'année (mi-juin à mi-août dans notre contexte climatique : année 1998 dans le midi de la France). Le piège à bière bas enregistre le plus de données parasites (arthropodes non recherchés) ce qui est déontologiquement un manque de sélectivité et, pratiquement, représente un travail de dépouillement extrêmement long et fastidieux. Les captures réalisées au moyen de ce piège sont intéressantes, en particulier sur les cétoines mieux captées dans nos pièges en hauteur. La position haute présente le double avantage d'améliorer la sélectivité du piège à bière et d'être plus stable dans son profil de capture où les *Cerambycidae*, cétoines microcavernicoles et lucanes sont très bien représentés (par rapport aux autres méthodes et sur six itérations d'une saison, l'estimation « Jackknife » est, dans le cas du piège Haut, la plus proche du résultat réellement obtenu). Ces observations confirment les affirmations de Dauguet (1996) prônant, comme Allemand et Aberlenc (1991), une position à 6 ou 7 mètres du sol pour certains *Cerambycidae* et les « grandes cétoines », en ajoutant tout de même : « quant aux autres familles, elles sont dans l'ensemble mieux représentées dans les pièges à 2-3 mètres que dans ceux à 6-7 mètres ». Les pièges à bière sont très faciles à réaliser, à un coût humain et financier très modique. Les disposer sur le terrain et les relever est également très facile et peut en grande partie être délégué à des forestiers présents in situ. Leur petite taille et leur positionnement permet de les dissimuler de la curiosité préjudiciable des promeneurs et des grands ongulés, sur lesquels nous ne savons toujours pas juger lequel est le plus malin au niveau du comportement destructif. Ces appréciations de faisabilité représentent des qualités propres aux pièges à bière.

□ Spécificité et complémentarités des pièges

Ce qu'il faut retenir de cette étude, c'est que les pièges étudiés captent bien les espèces pour lesquelles ils sont destinés : les pièges à bière capturent surtout des opophages, les pièges blancs des floricoles, le piège vitre différents coléoptères circulant en sous-bois et le long des lisières. Les intersections entre les différents types de pièges renferment des espèces courantes, le plus souvent facilement observables et bien représentées dans le site. Les pièges attractifs offrent sans doute un potentiel fini de capture, profil très singulier et différent d'une technique à une autre, à la différence des pièges vitre qui sont « ouverts » à un plus large spectre de captures. Cependant, le piège vitre capture assez mal, ou pas, certains taxons bien représentés dans les pièges à bière ou dans les pièges blancs. Quand peu d'individus sont capturés par une technique, ce qui est le cas avec le piège vitre, il n'y a aucune garantie de prendre ces espèces à tous les coups.

Chaque type de piège nous apporte sa propre information. Même si le piège vitre est le plus efficace et le plus sélectif, il est quand même loin de nous fournir la totalité des données faunistiques recherchées. Dans le cadre d'un inventaire de coléoptères saproxyliques, il est donc difficile de choisir parmi ces différents types de pièges. Tous ces pièges sont complémentaires, chacun apporte une contribution originale à l'échantillonnage : l'utilisation simultanée de plusieurs types de pièges alliant différents attractifs dans différentes parties d'un peuplement permet d'étendre l'éventail des captures et ainsi de mieux appréhender la diversité des coléoptères saproxyliques d'un lieu. Ceci rejoint exactement les réflexions de Basset (1985) : « *il est indispensable d'avoir recours à différentes techniques complémentaires pour collecter les organismes dendrobies. L'emploi de techniques croisées permet (...) d'augmenter considérablement le catalogue faunistique (...)* ».

New (1998) insiste sur la faisabilité d'utilisation des invertébrés pour la surveillance ou l'évaluation des sites, en admettant que toute l'entomofaune ne peut pas être étudiée. Outre l'obstacle taxinomique, ce sont les moyens nécessaires à de telles opérations qui constituent un handicap d'ordre financier certain. Pour pallier cette difficulté, il envisage de restreindre l'étude à un groupe facile à capturer et adapté à la caractérisation souhaitée. Nous ne contredirons pas ce point, par contre, il affiche la notion du choix des techniques sur le même registre (coût et commodité) où il suggère de s'en tenir à une seule technique de capture adaptée. Outre le fait que la méthode, unique, adaptée à notre matériel nous est inconnue, les résultats qui précèdent montrent clairement qu'il est sans doute nécessaire de caler une méthode, mais cette méthode sera au minimum composite de diverses techniques.

III.4 2 - Des perspectives de recherche

Dans nos contrées, il existe bien plus de 83 espèces parmi les coléoptères saproxyliques ici déterminés, le bois de Doumerc n'est pas représentatif du midi de la France, encore moins de la France entière et la station du Candelé ne l'est pas davantage. Sur le simple registre des forêts feuillues de plaines et collines, la diversité des boisements qui existent est immense (tailles, expositions, essences...), et l'on peut raisonnablement se demander si certains de nos résultats méthodologiques sont transposables à d'autres contextes (reproductibilité). Cependant, les résultats présents correspondent bien à ce que nous avons observé sur des protocoles d'inventaires moins orientés sur les contributions méthodologiques (par exemple : Brustel, 1998a : travaux en Grésigne abordés dans la partie suivante). Dans d'autres cas, pour les peuplements résineux et mixtes, en montagne en particulier, nous pensons approcher des standards méthodologiques acceptables (Brustel, 2001c ; Ibanez-Justicia, 2001 ; Noblecourt, 2001 : protocoles où avec 12 pièges, sur 3 stations de pinèdes, 109 espèces cibles capturées représentent 70 % des effectifs totaux d'arthropodes relevés dans les pièges). Ces travaux appliqués ont également ouvert des perspectives de recherches complémentaires aux résultats présents, à orienter sur l'étude de nouveaux pièges, sur la variabilité interannuelle de mêmes pièges, sur la standardisation des protocoles ...

□ Dimensionner un protocole d'échantillonnage

Pour un protocole d'inventaire, le choix des techniques est une première étape, abordée ici, et une deuxième étape essentielle est de déterminer le nombre, la disposition dans l'espace et la disposition dans le temps des pièges à poser sur une station, pour que les résultats soient biologiquement et statistiquement pertinents. Les courbes d'accumulation de la richesse spécifique obtenues peuvent nous y aider, mais la faisabilité compte pour beaucoup dans ce choix.

L'augmentation du nombre de pièges à bière est très facile et des standards proposés à partir d'expériences de terrain semblent converger vers des valeurs proches : 6 à 8 pièges hauts par station pour Allemand et Aberlenc (1991), 10 pour Dauguet (1996), nous appliquons 5 pièges hauts et 5 pièges bas dans toutes nos expériences depuis 1994 (Brustel, 1998a, 2000, 2001c ; Brustel et Clary, 2000). Pour des raisons pratiques nous n'avons pas été au delà de deux pièges de chaque pour les pièges blancs et les pièges vitre dans une station : c'est-à-dire le minimum pour prévenir l'accident technique sur un piège entre deux relevés, le piège rescapé pouvant toujours contribuer à l'inventaire. Des études restent donc à poursuivre sur ce registre.

□ Disposition des pièges dans un site à inventorier

D'un bois de 4 ha à une forêt de quelques centaines d'hectares, la problématique spatialisée d'inventaire ne s'arrête pas à la dichotomie entre les milieux intérieurs et les lisières, d'autres paramètres de la complexité et de la représentativité des composantes d'un site comptent. Cependant, comme l'illustrent nos résultats, conformes aux observations de Canaday (1987) : les types de pièges influencent davantage le profil des captures que les essences en place ou les stations piégées.

Globalement, les meilleurs résultats (richesse spécifique et abondance) sont obtenus en lisières. Ceci est en accord avec les résultats de Barbalat (1995b, 1997) pour l'ensemble de ses pièges. C'est le cas à

« Doumerc » pour les pièges attractifs, en particulier les pièges à floricoles (blancs amorcés ou pas) ainsi que pour les pièges à bière que Dauguet (1996) dit à « placer au soleil ». Pour les pièges d'interception, cette différence est peu nette, ce qui nous permet d'utiliser ce type de piège au cœur des peuplements forestiers, milieux fréquentés par d'autres faunes.

L'activité des insectes répond à la température et il n'est donc pas exclu que la température dans ces conditions (donc aussi la chaleur de la station et pas seulement le climat local) joue sur les possibilités de capture des insectes (Ranius et Jansson, 2000). Dans un site assez vaste, les contrastes microclimatiques, particulièrement perceptibles sur le type de végétation en place, méritent d'être sériés. Les emplacements les plus chauds garantissent de meilleurs résultats pour les pièges à bière, et une faune différente par rapport à des ambiances plus fraîches (cf. deuxième partie). Plus généralement, la prise en compte des situations les plus contrastées des boisements paraît de nature à assurer un plus grand éventail de captures et il s'agit alors de tenir compte de ces contrastes pour positionner les bons pièges suivant la nature des lieux étudiés (pièges vitre où que l'on soit, pièges blancs en zones ouvertes, pièges à bière en zones chaudes, pièges à terpènes dans les résineux ...).

□ Nouveaux pièges et nouveaux attractifs

La synergie entre des attractifs et un principe de capture passif constitue la base des techniques utilisées (liquide attractif des pièges à bière dans lequel se noient les insectes capturés ou système de nasse de nos pièges blancs). L'eau est peut-être aussi une source attractive dans des pièges non amorcés (James *et al.*, 1996), comme les plateaux colorés ou les pièges vitre.

Les pièges d'interception qui retiennent notre attention, peuvent associer leurs propres propriétés de captures à des attractifs. Pour les floricoles, un dispositif de forme équivalente, mais plus réduit que notre piège vitre, est utilisé dans une forme blanche avec des kairomones différentes par plusieurs auteurs (Maetô *et al.*, 1995 ; Shibata *et al.*, 1996 ; Imai *et al.*, 1998 ; Ikeda *et al.*, 2000). Outre le benzyl acétate, d'autres kairomones ont également été testées avec succès sur des coléoptères floricoles, souvent sur des espèces proches mais dans des contextes bien différents de l'ouest-paléarctique. Il s'agit en particulier de : l'anisylacétone, le cinnamyl acétate, le 2-phényl éthanol (un des composés en jeu dans le parfum des roses), l'anéthole, le linalool ... (Donaldson *et al.*, 1986, 1990 ; Imai *et al.*, 1998 ; Ikeda *et al.*, 2000). Les recherches sur les bouquets sémiouchimiques représentent aussi une voie importante de recherche. Pour le piégeage des insectes dans les pinèdes l'essence de térébenthine est déjà un bouquet kairomonal élaboré puisqu'il s'agit d'un ensemble de terpènes, extraits bruts de pins. La synergie attractive avec l'éthanol et la couleur noire est aussi connue (Chenier et Philogène, 1989 ; Byers, 1992 ; Shibata *et al.*, 1996 ; Zach, 1997 ; Czokajlo et Teale, 1999 ; Ibanez-Justicia, 2001 ; Noblecourt, 2001 ; Brustel, 2001c). Nous soupçonnons fortement l'éthanol (comme l'acétate d'éthyle) d'être à l'origine des succès des pièges utilisant des mélanges fermentescibles, parfumés à la bière ou au vin. L'éthanol est aussi un bon solvant vecteur d'effluves comme en atteste son usage en parfumerie. L'association de l'éthanol avec d'autres kairomones, dont celles utilisées pour la capture de floricoles, est une voie à explorer.

Dans une réflexion très ouverte sur les attractifs des coléoptères saproxyliques, les recherches sur les Scolytidae réputés ravageurs attirés par l'éthylène (González et Campos, 1995 ; Popp *et al.*, 1995 ; Pena *et al.*, 1998a, 1998b) nous intéressent. L'éthylène est une molécule issue de la dégradation des hormones végétales de croissance. Son émission est signe de sénescence ou de stress des tissus qui l'émettent (certains fruits mûrs comme la banane et la pomme, ou arbres malades). L'utilisation des précurseurs de l'auxine est ainsi régulièrement employée, soit en surdose comme dés herbants (« hormones » ou « 2,4-D »), soit comme synchroniseurs de la maturité des fruits avant récolte (Ethrel® par exemple). L'éthylène est ainsi un message sémio-chimique en jeu dans l'attraction primaire de xylophiles et son usage pour échantillonner cette faune pourrait être envisagé en forêt.

CHAPITRE 5

EVALUATION POUR LA CONSERVATION EN FORÊT DOMANIALE DE GRÉSIGNE

“ Ah, cette Grésigne ! ”

(Rabil, 1992).

➤..... I - CONTEXTE ET OBJECTIFS

I.1 - La forêt

La forêt domaniale de Grésigne (France, Tarn) couvre 3527 hectares, occupant dans sa majeure partie la commune de Castelnau-de-Montmiral (> 93%), et plus modestement, au sud-ouest les communes de Larroque et de Puycelci (< 7%). Le chêne sessile (*Quercus petraea*), majoritaire en Grésigne, est conduit en futaie régulière sur la totalité de la surface depuis plus de 120 ans, faisant suite aux anciens taillis, adaptés aux besoins des populations ou des industries locales d'antan (des verreries se sont installées dès le XII^{ème} siècle autour de la forêt). C'est la plus grande forêt de ce type dans le Sud-Ouest de la France. Les plus vieux peuplements sont des futaies sur souches, propices à la faune saproxylique en raison de nombreuses déficiences de ces vieux brins sur de très vieilles souches. Cette forêt se présente comme une unité assez homogène, faisant partie d'un ensemble boisé de 5500 ha, en contraste avec les peuplements thermophiles des causses et coteaux calcaires voisins. Des essences d'accompagnement telles le charme et le hêtre participent aussi à la typicité du site. Il existe cependant des zones de faible fertilité sur les crêtes de ce massif vallonné, avec *Quercus pubescens*, *Phillyrea media*, *Acer monspessulanum*... qui rappellent le paysage environnant et permettent d'observer une faune à caractère méditerranéen. Les essences feuillues dominent mais des enrésinements ont été opérés sur près de 400 hectares dans les années 1960. Prévus initialement sur 700 ha, ces enrésinements ont été interrompus dès 1975, pour ne représenter aujourd'hui que 300 ha environ en raison de mélanges avec des feuillus (rejets de chênes) qui les ont concurrencés, voire éliminés. Le pin noir s'est bien comporté sur certains sols superficiels, et il y a aussi çà et là de vieux pins laricio et sylvestres. Les vieux pins laricio, de Corse ou de Calabre, sont issus de plantations «de bourrage» opérées depuis plus d'un siècle par le gestionnaire, pratique abandonnée depuis une vingtaine d'années (ONF, *comm. pers.*). L'origine du pin sylvestre est plus incertaine, bien que certains furent installés par semis dans les vides de régénération à partir de 1875. Nos découvertes entomologiques posent l'hypothèse de son indigénat (Brustel et Clary, 2000). Pour l'ensemble de la forêt, un guide d'identification des habitats naturels et des stations forestières est disponible (Savoie, 2001).

I.2 - Inventaire des coléoptères de Grésigne

Jean Rabil a dressé l'inventaire des coléoptères (2375 espèces) de la forêt de Grésigne (Rabil, 1992, 1995). Durant un peu plus de trente ans, à raison de deux jours de prospection par semaine (J. Rabil, *comm. pers.*), cet entomologiste a chassé tous les groupes de coléoptères au moyen de méthodes actives, se refusant à piéger, en dehors de l'usage d'appâts variés sur lesquels étaient directement capturées certaines espèces. En 1994 et 1995, nos premiers inventaires étaient destinés à connaître la faune de « Montoulieu », seule réserve biologique actuelle en Grésigne. Une étude menée en 1996 et 1997 avait pour objectif de présenter le caractère remarquable de l'ensemble du massif. Nos inventaires se sont poursuivis depuis, sur demande administrative, en vue de l'élaboration du document d'objectif de la forêt, c'est-à-dire son document de gestion dans le cadre du réseau Natura 2000 (ONF, 2002). Les principaux résultats de ces travaux ont déjà été publiés (Brustel et Clary, 2000 ; Brustel, 1998a, 2001a, 2001c). Ces inventaires se sont focalisés sur les « coléoptères saproxyliques remarquables » représentés par une liste d'espèces ayant évolué vers la liste de référence établie précédemment (Tableau VII).

I.3 - Objectifs

Notre liste de référence de coléoptères saproxyliques bioindicateurs constitue une liste d'espèces à inventorier pour évaluer les sites. Les méthodes pour capturer ces bioindicateurs sont variées comme en attestent les informations collectées (Troisième partie : Tableau VII : colonne « MÉTHODES »). Les

techniques de capture adaptées aux coléoptères saproxyliques (cf. quatrième partie) et les résultats des pièges utilisés à « Doumerc » méritaient donc d'être appliqués en forêt de Grésigne (Tarn). Cette forêt a constitué ces dernières années notre support d'étude privilégié pour la connaissance des coléoptères saproxyliques et pour la réflexion sur la conservation du patrimoine biologique. Ce travail a été mené en lien étroit avec les gestionnaires forestiers locaux (ONF), demandeurs d'informations biologiques et de recommandations de gestion. La motivation des gestionnaires de cette forêt, acquis à ces perspectives de conservation, n'est d'ailleurs pas étrangère aux travaux entomologiques initiés par Jean Rabil et que nous complétons depuis 1994 (Rabil, 1992, 1995 ; Brustel et Clary, 2000 ; Brustel, 2001c).

L'objet de cette partie est d'illustrer l'application des techniques d'inventaire (cf. quatrième partie) à l'acquisition rapide de données faunistiques pour l'évaluation de la valeur biologique de la forêt de Grésigne (telle qu'établie en troisième partie). En forêt de Grésigne, notre inventaire poursuivi de 1994 à 2000, réalisé de façon standardisée, représente une reproduction inter-annuelle de piégeages originale par rapport à la littérature, où les piégeages sont dimensionnés sur une saison, rarement deux (par exemple : Siitonen, 1994 ; Schiegg *et al.*, 1999). Nous avons cependant relevé que les travaux de Nilsson et Baranowski (1997) reposent sur huit années de collectes directes par unité d'effort, durée nécessaire pour obtenir des données acceptables sur les très rares coléoptères saproxyliques étudiés.

Une stratégie d'échantillonnage dépend au minimum des moyens disponibles et a priori de la diversité des milieux existants. Ceci sous-entend qu'il faut dimensionner son protocole d'inventaire en fonction d'un choix de technique(s), de la spatialisation adéquate des points d'échantillonnage et de la durée d'application de ces techniques. Pour ce dernier point, les phénologies des espèces ciblées étant étroites et variées, la saison de collecte doit être large sur l'année. Par contre, l'abondance variable des populations suivant les années (par exemple abondance cyclique de *Melolontha melolontha* tous les 3 ans suivant Hurpin cité par Paulian et Baraud, 1982) suggère de répéter plusieurs années un protocole. En fonction de ces observations, les objectifs de cette étude sont :

- ✓ de compléter l'inventaire des coléoptères de la forêt de Grésigne par rapport aux espèces déjà signalées par Jean Rabil ;
- ✓ d'évaluer l'efficacité relative des différentes techniques mises en œuvre, globalement et par rapport à notre liste de référence de coléoptères saproxyliques ;
- ✓ d'évaluer une stratégie d'échantillonnage basée sur la répétition spatiale et temporelle (pluriannuelle et/ou multi-stationnelle) de pièges.

➤..... II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

II.1 - Stratégies échantillonnage

II.1 1 - Techniques

La grande majorité des données enregistrées en Grésigne est le produit de piégeages dont les relevés ont entièrement été délégués aux forestiers. La simplicité de mise en œuvre des techniques a pu garantir la reproduction des protocoles sur plusieurs années et offert une bonne occasion de collaboration et de dialogue avec les gestionnaires. Dans le cadre d'expérimentations de techniques ou pour l'accès à certaines informations biologiques sur des espèces particulières, la position active de l'entomologiste se révèle par contre incontournable.

☐ Récoltes actives

Cette pratique présente l'avantage, avec une certaine expérience, de fournir des données d'inventaire sur des taxons peu susceptibles d'être capturés au piège. En opérant directement sur les habitats des espèces (lieu de développement larvaire), des données biologiques sont aussi collectées.

Principalement axées sur la recherche d'espèces saproxyliques sténoèces, nos récoltes actives ont

principalement porté sur l'exploration directe de caries, de carpophores et d'intérieurs de cavités. Pour ces milieux, les parcelles en exploitation ont été privilégiées en raison du caractère perturbant et destructeur de la technique (moins problématique sur arbres abattus et destinés à être exportés hors forêt). L'exploration de cavités à la base des arbres ou dans les houppiers est également bien plus facile dans ce contexte, sans compromettre la validité des observations biologiques mais avec le constat regrettable de la destruction d'habitats d'espèces.

□ Enceintes à émergence

La mise « en élevage » de bois récoltés est basée sur des choix orientés et une lecture particulière du milieu, ce qui peut engendrer un fort effet lié à l'expérimentateur, en fonction en particulier de l'interprétation que chacun pourra avoir de la description d'un stade de décomposition. Une expérience menée en forêt de Grésigne avait pour objectif de réduire l'effet expérimentateur dans la comparaison de deux stations différentes. Des bois de hêtre et de chêne (de fines branches à un diamètre de 15 cm) furent coupés en mars 1994 (calibrés à la taille des bidons de 200 litres qui devaient les accueillir). Répartis en deux ensembles semblables (essences et diamètres), ils furent accrochés à des troncs exposés au soleil en deux lieux distincts. Ces bois ont été exposés aux xylophiles primaires une année avant d'être déplacés et enfermés en avril 1995. Les émergences de tous les coléoptères ont été enregistrées durant trois années.

Dans l'esprit de cette expérience, des carpophores et quelques bois particuliers (branches de *Pinus* spp. ou des fragments de carie de chêne et de hêtre) ont été également récoltés en forêt en raison des larves non identifiées qui exploitaient ces substrats. Si la technique de suivi de ces échantillons *ex situ* s'apparente aux « enceintes à émergence », la motivation des prélèvements est à rapprocher des « récoltes actives » et les résultats obtenus seront regroupés sous ce terme.

□ Piégeage d'interception avec ou sans attractif

Le piégeage d'interception a été utilisé en forêt de Grésigne à des fins exploratoires, sous différentes formes, en 1997, 1998 et 2000.

- ✓ Des pièges vitre multidirectionnels (tels que ceux testés à « Doumerc » : Figure 24, p. 196) ont fonctionné sans attractifs en 1997 (2 stations x 1 piège) et en 1998 (2 autres stations x 2 pièges).
- ✓ Quatre mêmes pièges vitre multidirectionnels, munis d'une fiole avec un attractif ont été posés dans une pinède en 2000 (Figure 36). L'attractif correspond à un bouquet kairomonal composé d'éthanol et d'essence de térébenthine (proportion 1 : 1), en accord avec les travaux de Byers (1992), Turchin et Odendaal (1996) et Czokajlo et Teale (1999), contenu dans une fiole de 30 ml munie d'une mèche cellulosique. Deux des quatre pièges ont les plaques peintes en noir.
- ✓ Un seul piège vitre plan (vitre de 1 m² en PVC, surmontant un bac allongé pourvu de deux déflecteurs pour guider la chute des insectes vers le liquide de collecte : Figure 36), inspiré des travaux de Pfeffer et Zumr (1983), a été utilisé en forêt de Grésigne en 2000.

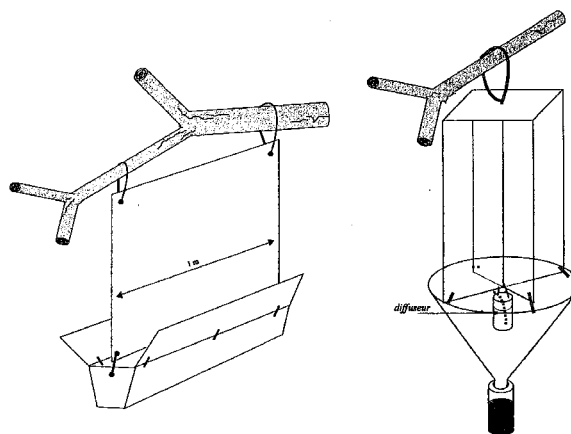


Figure 36 : Piège vitre plan (à gauche) et piège vitre multidirectionnel amorcé (à droite)

Pour l'ensemble de ces modalités, le liquide de collecte est une saumure (NaCl à 20%) additionnée de mouillant ménager.

☐ Pièges à bière

Les pièges à bière, piégeage alimentaire aérien utilisé à l'identique des pièges testés à « Doumerc » (pp. 195 et 196 ; Figure 24), ont représenté le dispositif de base des études faunistiques en Forêt de Grésigne, de 1994 à 2000.

II.1 2 - Protocoles d'échantillonnage

☐ Stations équipées de pièges

Douze stations, représentatives de différents types forestiers présents en Grésigne (Tableau XXVIII et Figure 37) ont été choisies pour le piégeage, pour une ou plusieurs années successives. Ces stations sont réparties sur l'ensemble de la forêt à l'exception d'une d'entre elles, située en proche périphérie de la Grésigne et localisée dans les boisements qui jouxtent la scierie de «La Janade» (Castelnau-de-Montmiral, Tarn) où aboutissent des bois exploités dans cette forêt.

Tableau XXVIII : Nom et caractéristiques générales des stations piégées

Stations	x	y	Alt.	Exp.	Pente	Age	Peuplements	Habitat "Corine" *
1 Grande Baraque	44°01'21"	1°45'58"	270 m	NE	25%	> 160	Futaie sur souche	"CB. 41.2 X1"
2 Montoulieu	44°01'15"	1°42'59"	460 m	SO	10%	> 160	Futaie sur souche	"CB. 41.2 X2"
3 Lac Rond	44°01'19"	1°47'26"	370 m	/	0%	120-160	Futaie sur souche	CB. 41.55
4 Pontraute	44°03'11"	1°46'54"	440 m	S	30%	120-160	Futaie sur souche	CB. 41.55
5 Pas del Riou	44°02'16"	1°43'19"	430 m	O	15%	120-160	Futaie sur souche	"CB. 41.2 X1"
6 Mespel	44°00'50"	1°42'32"	300 m	S-SO	15%	< 40	Gaulis (futaie)	"CB. 41.2 X1"
7 Pont du renard	44°01'49"	1°44'20"	240 m	SE	20%	120-160	Futaie sur souche	"CB. 41.2 X1"
8 Fontauzit	44°01'12"	1°45'26"	250 m	NO	10%	80-120	Futaie sur souche	"CB. 41.2 X1"
9 "Bord RD 87"	44°01'47"	1°45'44"	290 m	SE	20%	80-120	Taillis sous futaie	CB. 41.711
10 Terrassiols	44°02'60"	1°45'30"	390 m	S-SE	25%	80-120	Taillis vieilli	CB. 41.711
11 La Janade	43°57'28"	1°49'43"	280 m	SO	40%	70	Taillis vieilli	CB. 41.711
12 L'Ayrol	44°00'28"	1°42'37"	350 m	SE	10%	< 40	Accrus naturels	CB. 41.711

* NB les déterminations d'habitats (forestiers), au sens de Corine Biotope, sont extraits des travaux de Savoie (2001) : si « CB. 41.55 » (« chênaies aquitano-ligériennes sur sols lessivés ou acides ») et « CB. 41.711 » (« bois occidentaux de chênes pubescents ») sont des dénominations largement utilisées, l'habitat « CB. 41.2 » (« chênaies-charmaies aquitaniennes ») a été subdivisé en Grésigne pour rendre compte des « chênaies-charmaies [à chêne sessile] aquitaniennes » (« CB. 41.2 X1 ») et des « chênaies-charmaies [à chêne sessile et hêtre] aquitaniennes » (« CB. 41.2 X2 »).

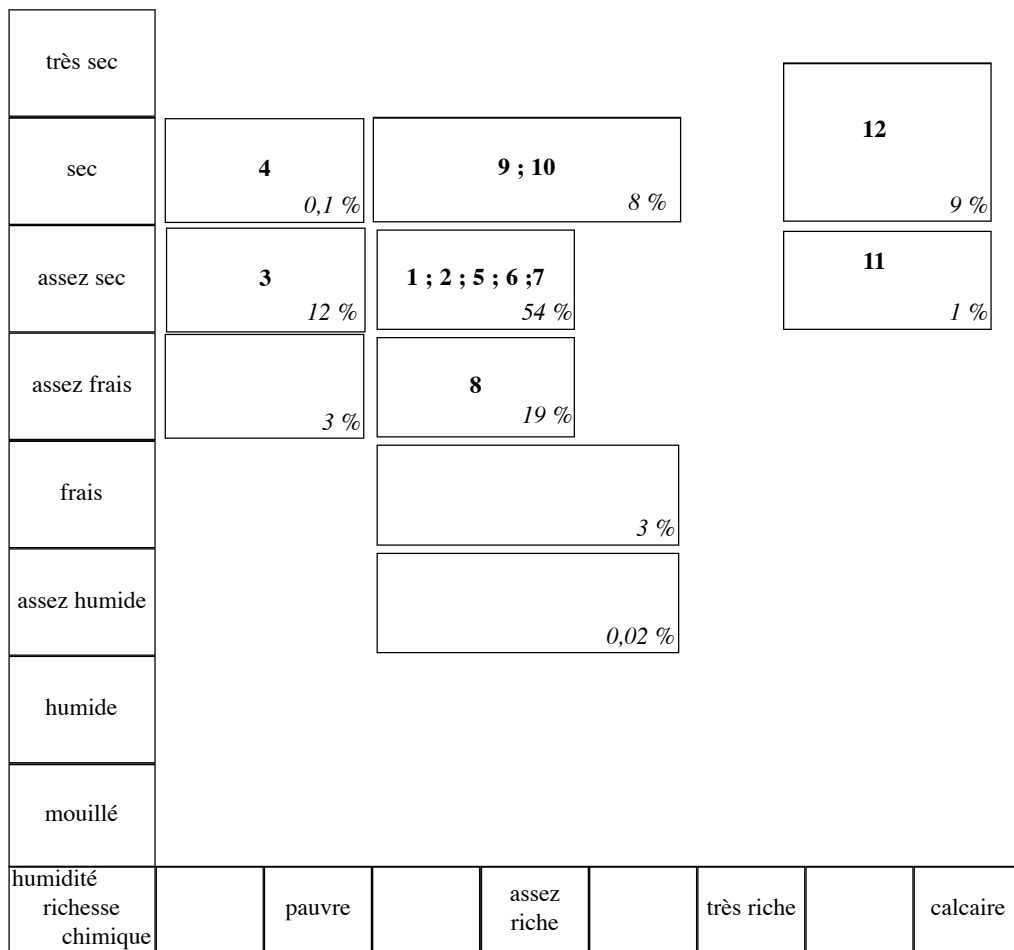


Figure 37 : Position des stations piégées (n° des stations) dans l'écogramme montrant les relations écologiques entre les différentes unités stationnelles de la forêt de Grésigne (% de représentation mentionnés par types : Savoie, 2001 ; ONF, 2002)

Certains facteurs a priori sources de succès de récolte et de nouveautés faunistiques ont été recherchés, en particulier :

- ✓ toutes les stations de piégeage sont accessibles et bien exposées (sommets ou hauts de versants : pas de fonds de vallons représentés par les unités stationnelles « fraîches » ou « assez humides » de la Figure 37) ;
- ✓ pour toutes les stations, les pièges à bière ont été positionnés dans des ouvertures ou à proximité des lisières ;
- ✓ le piège vitre plan a été positionné proche de chablis issus de la tempête de 1999 ;
- ✓ les pièges vitre amorcés ont été positionnés dans une des rares zones riches en pin de la forêt (station 12) ;
- ✓ les stations les plus matures (âge moyen des arbres dominants) ont été privilégiées, sauf à « Mospel » (station 6) qui constitue un contraste (Tableau XXVIII) ;
- ✓ la diversité et la quantité de bois mort est comparable entre les stations de Grésigne, avec cependant un intérêt bien plus grand de la réserve biologique de « Montoulieu », avec des arbres plus âgés et la présence de chablis non exploités ces dernières années (Brustel, 1998a) ; la scierie de « La Janade » se distingue par la présence d'un important stock de bois (frais, secs et ouvrés) et par un dépôt très important

de déchets plus ou moins pourrissants (sciures, écorces, chutes), entreposés à l'extérieur depuis trois générations d'exploitants scieurs.

Une bonne représentation (spatiale et typologique forestière) de la forêt, des caractéristiques stationnelles *a priori* favorables au piégeage et des contrastes dans ces caractéristiques résument la stratégie de piégeage en forêt de Grésigne.

□ Intensité de la collecte

Les récoltes actives ont été libres et opportunistes de 1994 à 2000. La seule unité d'effort appliquée pour ces récoltes se résume à des journées complètes d'observation, comprises entre 5 et 12 jours suivant les années (Tableau XXIX).

La pose de « bois-appâts » toute la saison biologique 1994, enfermés début 1995 dans des enceintes à émergence, a concerné deux stations seulement : « 1 » (« Grande Baraque ») et « 2 » (« Montoulieu »).

Les pièges à bière « hauts » et « bas » ont toujours été disposés à égale proportion dans différentes stations : par 10 de chaque en 1994 et 1995 et par 5 de chaque de 1996 à 2000.

Les pièges vitre n'ont pas été appliqués pour des comparaisons de techniques dans cette forêt mais pour des essais exploratoires (faisabilité d'utilisation préliminaire). Suivant des formes et des principes d'action différents, ils sont signalés ici en raison des apports faunistiques qu'ils ont permis (Tableau XXIX).

Tableau XXIX : Méthodes d'inventaire des coléoptères saproxyliques en Grésigne de 1994 à 2000

	Récoltes actives (en jours / an)	n° des Stations équipées de pièges					
		10 bières "haut" et 10 "bas"	5 bières "haut" et 5 "bas"	1 piège vitre multidirectionnel	2 pièges vitre multidirectionnels	1 piège vitre plan	4 pièges vitre amorcés
1994	5	1; 2					
1995	6	1; 2					
1996	6		1; 2; 3; 4; 5; 6; 7				
1997	12		1; 2; 3; 4; 5; 6; 7 8; 9; 10	1; 2			
1998	5		1; 2; 8; 9; 10		10; 11		
1999	6		1; 2; 10				
2000	8		1; 2; 10			2	12

Quelques « pièges blancs » (plateaux colorés amorcés au benzyl acétate) ont également été testés ponctuellement dans cette forêt.

Les relevés des pièges, la gestion des récoltes et les dépouillements relatifs à cette expérience sont identiques aux opérations réalisées dans les expériences précédentes (Quatrième partie). Tous les pièges ont été posés de fin avril à fin août, chaque année, et relevés tous les quinze jours.

II.2 - Gestion et analyse des données

Globalement, les représentants des familles concernées par notre liste de bioindicateurs ont été déterminés ainsi que les représentants de quelques autres familles de coléoptères saproxyliques.

- ✓ Pour les récoltes actives, seuls les individus des familles cibles indéterminables sur le terrain ou *a priori* inédits pour la forêt ont été prélevés et déterminés.
- ✓ Tous les coléoptères saproxyliques qui ont émergé des « bois-appâts » posés en 1994 ont été étudiés.
- ✓ La grande majorité des coléoptères capturés par des pièges ont été étudiés, dont l'ensemble des représentants des familles de notre liste de référence pour les pièges vitre.
- ✓ Pour des raisons d'homogénéité du jeu de données, les comparaisons pluriannuelles sur les pièges à bière portent sur l'ensemble des représentants des 22 familles suivantes : *Alleculidae*, *Biphylidae*, *Bothrideridae*, *Buprestidae*, *Cerambycidae*, *Cetoniidae*, *Cleridae*, *Colydiidae*, *Elateridae*, *Erotylidae*, *Eucnemidae*, *Lissomidae*, *Lucanidae*, *Lycidae*, *Lymexylidae*, *Melandryidae*, *Mycetophagidae*,

Oedemeridae, Pyrochroidae, Tenebrionidae, Throscidae et *Trogossitidae*. On remarquera l'absence de données chiffrées pour quelques familles aujourd'hui retenues dans la liste de référence des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts françaises (*Histeridae, Anthribidae* ...) autant que la présence de familles de coléoptères saproxyliques non retenues dans cette liste (*Pyrochroidae, Lymexylidae, Throscidae*).

Toutes les données (lieu, date de relevé, type de piège, taxons et effectifs) ont été gérées dans une base de données relationnelle (*Access*TM). La majorité des analyses et l'ensemble des présentations des résultats ont été réalisés sur tableur (*Excel*TM). Quelques analyses complémentaires (courbes de richesse cumulée avec extrapolations : « Jackknife » de premier ordre : cf. quatrième partie § III.2.2.b) sont issues des outils programmés dans la base de données « Ecobase » développée sous 4^{ème} *Dimension*[®] pour Macintosh (Deharveng et Bedos, 1995).

➤..... III - RÉSULTATS

Les résultats de cette longue campagne de collecte des coléoptères saproxyliques apportent des données faunistiques originales pour la forêt de Grésigne (et plus généralement pour le Sud-Ouest de la France), des éléments d'appréciation de techniques et de protocoles d'échantillonnage et une contribution à l'évaluation de la valeur biologique de cette forêt par la capture de coléoptères saproxyliques rares.

III.1 - Données faunistiques originales

Les données sur les coléoptères inédits pour cette forêt par rapport aux travaux de Rabil (1992, 1995) ont été publiées (Brustel et Clary, 2000 ; Brustel, 2001c). Nous présentons ici une partie des coléoptères saproxyliques inédits, collectés par nos soins (techniques susmentionnées) ou révélés par d'autres entomologistes, et les observations biologiques les plus remarquables. Les données faunistiques énumérées ci-après s'inspirent de l'ordre systématique et de la nomenclature adoptés par Lawrence et Newton (1995). Les références au travail de Rabil (1992, 1995) et les personnes, qui ont étudié ou vérifié les déterminations des captures, sont mentionnées entre parenthèses au niveau des familles ou des taxa présentés. Les toponymes ici évoqués sont mentionnés dans le travail de Rabil (1992 : 22) ainsi que sur les cartes à grande échelle.

III.1 1 - Liste commentée des nouveautés faunistiques en Grésigne

HISTERIDAE (RABIL, 1992 : 73-75) :

- ✓ *Plegaderus saucius* Erichson, 1834 (M. Secq det.) : un exemplaire à « L'Ayrolle » (Piège vitre à la térébenthine, 31/05 au 15/06/2000).
- ✓ *Paromalus filum* Reitter, 1884 (M. Secq det.) : un nouvel exemplaire pour la France de cette espèce rare et sporadique à « La Janade » (Piège vitre, 31/07 au 14/08/1998).
- ✓ *Margarinotus (Paralister) punctiventer* (Marseul, 1854) (M. Secq det.) : un exemplaire pris à « Montoulieu » (Piège vitre plan, 15 au 30/06/2000).
- ✓ *Hololepta plana* (Sulzer, 1776) : « un exemplaire le 2/06/1976, à 50 m de la D87, à la limite des parcelles 78 et 79, sous l'écorce d'un arbre abattu. Il y avait à l'époque, dans ce secteur, de nombreuses pousses de peupliers de quelques décimètres de hauteur et on pouvait y capturer en nombre *Chrysomela populi* et *Compsidia populnea*. L'endroit est aujourd'hui méconnaissable (plus de traces de Peupliers) » (H. Delrieu, in litt.).

BUPRESTIDAE (Rabil, 1992 : 102-106) :

- √ Les deux espèces de cette famille signalées dans le supplément au catalogue (Rabil, 1995) sont à ignorer car l'étude de ces exemplaires, dans la collection de l'auteur, révèle que l'*Acmaeodera discoidea* (F., 1787) est un petit *Acmaeodera flavofasciata* Piller, 1783 ; et que l'*Agrilus subauratus* Gebler, 1833 est en réalité une femelle de *A. laticornis* (Illiger, 1803) (R. Allemand *det.*, 1999 : *comm. pers.*).
- √ *Dicerca aenea* (Linnaeus, 1761) a été pris en un seul exemplaire par D. Mazabrey entre «l'Ayrolle» et «la Plégade» le 28/07/81 «sur ma voiture, après mon arrivée en forêt par la vallée de la Vère» (Mazabrey, *in litteris*). Le peuplier est rare en forêt, mais cet insecte peut aussi se développer dans le cerisier (D. Pellegrin, *comm. pers.*) qui est présent dans ce secteur.
- √ *Phaenops sumptuosa* (Abeille de Perrin, 1904) : cette espèce, considérée par Cobos (1986) comme quasi-endémique d'Espagne, rare et localisée, était jusqu'à présent connue de quelques localités éparses espagnoles et d'une petite aire sur les flancs nord du mont Canigou, dans les Pyrénées-Orientales françaises. Les localités répertoriées sont : E-Gr. : La Sagra ; E-J. : Santiago de la Espada et Sierra de Cazorla ; E-Alr. : Málaga ; E-Av. : Mijares ; E-M. : Madrid ; E-Cu. : Puerto de Cabrejas ; F-66 : Fuilla (Col de Fin), Clara, Vernet les Bains, Sahorre, Los Massos, Estoher et Marquixanes (Schaefer, 1948, 1949, 1955, 1958, 1963, 1971 ; Cobos, 1986 ; Compte, 1988 ; Arnaiz, 1996). Dans les Pyrénées-Orientales, l'espèce a été reprise récemment, de 1995 à 1998, dans l'ensemble du secteur cité par Schaefer, soit par battage, soit par mise de bois en caisses (D. Pellegrin, *comm. pers.* ; *obs. pers.*). Les essences hôtes sont différents *Pinus* spp. (Schaefer, 1955) et en particulier *P. nigra* Arn. subsp. *clusiana* Clem. var. *salzmannii* (Dunal) Franco, ou «pin de Salzmann». En forêt de Grésigne, nous avons trouvé une femelle dans un piège à bière bas cloué à un jeune pin noir (11 au 26/07/96) qui ne fut pas immédiatement déterminée avec certitude car de couleur inhabituelle : tête et pronotum vert doré clair, élytres pourpre violacé soutenu. Le 10/07/97 quatre nouvelles femelles étaient obtenues par battage de pins noirs et de pins sylvestres, certaines légèrement bicolores (ab. *bimetallica* Schaefer, 1958) mais d'une couleur plus habituelle pour cette espèce. Enfin, 9 exemplaires (5 ♂♂ et 4 ♀♀) sont sortis du 2 au 19/07/98 de quelques branches de pins (noirs et sylvestres) récoltées en septembre 1997 et 1♂ est sorti le 24/06/2000 de nouvelles branches, toujours sur les quelques ares d'où provenaient les précédentes découvertes. Dans cette population, l'habitus et l'édéage sont tout à fait semblables aux exemplaires du Canigou, avec une tendance nette au bicolorisme (ab. *bimetallica* Schaefer, 1958).
- √ *Phaenops formaneki* Jakobson, 1912 est connu en France de quelques localités du Sud-Est (ssp. *lavagnei* Théry, 1942), limite sud-ouest de son aire de répartition centre-européenne jusqu'à présent connue (Schaefer, 1949, 1971, 1984 ; Balazuc, 1984). La forme typique est citée au plus près du Valais (Schaefer, 1949). Cette espèce, liée aux branches fraîchement mortes de différents pins, était celle recherchée par Schaefer (1949) lorsqu'il découvrit le *sumptuosa* au Canigou. Si la découverte de *P. formaneki* en Grésigne est aussi surprenante que celle de l'espèce précédente, il n'est par contre pas étonnant qu'il soit sorti des mêmes branches le 4/07/1997 (un seul mâle, G. Curletti *det.*, 1998). Ce spécimen est sensiblement différent de toutes les formes décrites à ce jour (Bily, 1976), et en particulier de *lavagnei* avec lequel il a été comparé : ponctuation latéro-pronotale peu profonde formée de larges points ronds peu étirés, tête et pronotum bleu-vert et élytres bleu-noir. La découverte de ces deux espèces en Grésigne est à plusieurs titres intéressante.
- Il s'agit d'une extension importante de la connaissance de leurs aires de répartition, avec connexion de celles-ci.
 - Ces espèces, proches morphologiquement, se développent en un an dans la même niche écologique sans qu'il soit ici question d'exclusion compétitive.
 - Pour des espèces habituellement liées à des pinèdes anciennes, leur présence en Grésigne laisse supposer l'indigénat du pin (*Pinus sylvestris* L. en l'occurrence). L'apport artificiel nous semble peu probable, et la présence dans ce massif de nombreuses espèces saproxyliques, étroitement liées aux résineux et souvent rares, renforce cette hypothèse.

- Ces découvertes et cette dernière hypothèse montrent qu'il est nécessaire de rechercher ailleurs ces deux *Phaenops*, en particulier entre le Canigou, l'Hérault et la Grésigne, mais aussi dans toutes les pinèdes anciennes du Massif-Central et des Pyrénées. Si le battage est recommandable, la mise en caisse de branches est davantage à retenir.

√ *Phaenops cyanea* (Fabricius, 1775) : Les restes d'un exemplaire sont rapportés avec doute à cette espèce (dans une toile d'araignée, août 2000, dans le secteur des précédentes observations d'autres *Phaenops*). Proche de l'habitus du « *formaneki* » déjà signalé (Curletti *det.*), cet exemplaire de petite taille et au pronotum très sinué ressemble aussi à une petite série de *cyanea* pris dans des pins sylvestres de Lapradelle (Aude) en 2000 (5 ex. : mêmes pièges vitres amorcés que ceux utilisés en Grésigne : *obs. pers.*).

√ *Trachys quercicola* (Marseul, 1871) a été capturé à «La Janade» (piège blanc, 1 ex. du 8 au 29/04/98, un autre du 28/05 au 12/06/98 : *P. Berger det.*, 1998).

EUCNEMIDAE (Rabil, 1992 : 96-97 ; *L. Leseigneur det.*) :

√ Toutes les espèces citées par Rabil, hormis *Rhacopus sahlbergi* (Mannerheim, 1823), ont été reprises, le plus souvent en nombre, ce qui confirme l'intérêt de cette forêt vu sous l'angle des représentants de cette famille (Rabil, 1994). L'espèce la plus rare, *Rhacopus pyrenaicus* Bonvouloir, 1870, a été capturée le 22/07/95 à «Montoulieu» par battage de branches basses de chêne (1 ex.).

THROSCIDAE (Rabil, 1992 : 97-98 ; *L. Leseigneur det.*) :

√ *Aulonothroscus brevicollis* (Bonvouloir, 1859) est largement dominant dans nos récoltes en Grésigne, ce qui n'est pas le cas ailleurs. *Trixagus obtusus* (Curtis, 1827) et *T. carinifrons* (Bonvouloir, 1859) n'ont jamais été vus. Par contre, *Trixagus dermestoides** (Linnaeus, 1766) (piège blanc, 1 ex. du 16 au 31/07/98) et *Trixagus elateroides** (Heer, 1841) (piège vitre, 1 ex. du 12 au 30/06/98 et 1 ex. du 1 au 16/07/98) ont été pris à «La Janade». Enfin, *Trixagus* sp.*, espèce nouvelle dont la description est sous presse, proche de *carinifrons*, a été capturé à «La Janade» par «piège vitre» en 1998, et à «Fontauzit» (piège blanc, 1 ex., 1 au 14/08/1998). Cette nouvelle espèce est en réalité la plus commune du genre dans la région.

LISSOMIDAE (Rabil, 1992 : 98, cf. Throscidae) :

√ *Drapetes biguttatus* (Piller, 1783) n'a plus été vu en Grésigne, probablement parce que les bois ne sont plus transformés sur place. C'est pourtant le coléoptère le plus abondant que nous ayons rencontré à la scierie de «La Janade», quelle que soit la méthode ou la saison.

ELATERIDAE (Rabil, 1992 : 98-102 ; *P. Berger, J. Chassain ou H.B. det.*) :

√ *Brachygonus bouyoni* Chassain, 1992 est une nouveauté en Grésigne, car Chassain (1992) avait vu les exemplaires de *Brachygonus* de Rabil. Nous pouvons signaler quatre captures : à la «Grande-Baraque» (1 ex., piège bas, 7 au 28/07/95 et 1 ex., piège haut, 16/04 au 10/05/99), au «Lac Rond» (1 ex., piège bas, 11 au 26/07/96) et aux «Terrassiols» (1 ex., piège haut, 12 au 28/07/99). L'espèce proche, *Brachygonus megerlei* (Lacordaire, 1835) a été plus souvent rencontrée (8 captures) : «Montoulieu», piège bas, 1 ex. du 7 au 28/07/95 et 1 ex. du 28/07 au 21/08/95 ; même lieu, piège haut, 1 ex. du 9 au 27/08/96 et 1 ex. du 31/07 au 14/08/97 ; «Grande-Baraque», piège haut, 1 ex. du 28/07 au 21/08/95, même lieu, piège vitre, 1 ex. du 16/05 au 3/06/97 ; «Lac-Rond», piège haut, 1 ex. du 26/07 au 9/08/96 ; «Fontauzit», 1 ex. éclos le 10/04/97 d'une cavité haute à *Potosia fieberi* (Kraatz, 1880). Nous remarquons que ces espèces qui passent l'hiver en loge sont actives dès les premiers beaux jours du printemps (éclosions ou piège vitre), mais qu'elles sont capturées tard en saison, souvent défraîchies donc d'éclosions anciennes, par des pièges alimentaires. Cette observation est redondante pour de nombreuses espèces, en particulier pour *Lacon querceus* (Herbst, 1784) (Brustel et VanMeer, 1999). Ces captures tardives concernent le plus souvent des femelles. Ceci illustre sûrement que ces insectes se déplacent et cherchent avant tout à se reproduire après émergence et, seulement plus tard, tentent de se maintenir en s'hydratant et/ou s'alimentant.

√ Parmi les taupins des bois cariés, certaines espèces rares ont été découvertes ou reprises après Rabil, comme *Ampedus cardinalis* (Schiödte, 1865) (Brustel et VanMeer, 1999) et *Brachygonus ruficeps*

(Mulsant et Guillebeau, 1855) à «Montoulieu» : 1 ex., piège haut, du 2 au 15/06/94 ; 1 ex., piège blanc, du 12 au 30/06/98 et 1 ex., piège bas, du 1 au 15/06/99. Notons que les formes jaunes d'*Ampedus rufi-pennis* (Stephens, 1830) dominent largement dans cette forêt dans la carie blanche de hêtre, comme aussi dans les localités pyrénéennes de la forêt de Sare et de la vallée d'Ossau.

- √ Les cavités, en particulier celles situées à la base des arbres, abritent de très intéressantes espèces. Pas de nouveaux taxa dans ce groupe mais des informations nouvelles sont à rapporter. *Anchastus acuticornis* (Germar, 1824), *Ischnodes sanguinicollis* (Panzer, 1793) et *Cardiophorus gramineus* (Scopoli, 1763) sont assez fréquents, parfois ensemble, dans de nombreuses cavités, quelles qu'en soient leur nature, si l'humidité est moyenne et si le substrat est aggloméré par endroits pour permettre les nymphoses (rognons de carie rouge, terre compactée, croûtes ou agglomérats de débris divers, ...). Notons une observation biologique peut-être inédite : *Cidnopus parvulus* (Panzer, 1799), *Athous vittatus* (F., 1792) et *Athous sinuaticollis* Desbrochers, 1870 ont été trouvés en loge en hiver ou obtenus d'éclosion au printemps de ces mêmes cavités, avec ces mêmes espèces, ce qui signifie que toutes les larves d'*Athoinae* présentes dans les cavités basses ne sont pas à rattacher hâtivement à l'espèce suivante.
- √ *Limoniscus violaceus* (Müller Ph. W., 1821), «bête noire» de Rabil (1992 : 101) et «*taupin violacé, taxon prioritaire*» pour les administrations en charge de la protection de la nature, est bien implanté en Grésigne : nouvelles observations, dans des chênes, avec *Ischnodes sanguinicollis* (Panzer, 1793), près du «Rô Oriental» au sud de la forêt les 24/01/97 et 3/11/97, près de «St Clément» le 12/01/98 et vers «Pontraute» le 10/02/00. Toutes les cavités avaient en commun la présence de restes d'origine animale (laisses de genettes, restes de repas de quelques prédateurs ou pelotes de rapaces : comme il apparaît sur la photo 4, où, à coté de l'insecte en loge, des fragments de petits os et de cuticules de scarabéides sont visibles dans le rognon). Ce facteur, seulement évoqué par Iablokoff (1943 : p.124) s'avère déterminant comme signalé par Green (1996) qui a réussi à attirer et faire pondre *Limoniscus* dans un milieu artificiel composé de «*fresh beech sawdust, racing pigeon manure and a 'secret' ingredient of the odd dead bird or squirrel !* ». Cette espèce pourrait être qualifiée de sapro-nécrophage.
- √ *Athous galiberti* du Buysson, 1918 : dans le doute de la validité de ce taxon, nous rapportons à cette espèce quatre spécimens : 1 ex. par piège bas et 1 ex. par piège vitre du 3 au 19/06/97 à «Montoulieu» ; 1 ex. par piège bas du 19/06 au 2/07/97 à «Pontraute» et 1 ex. par piège bas du 19/06 au 2/07/97 au «Pas-del-Riou» (P. Berger det.).

TROGOSITIDAE (Rabil, 1992 : 116, cf. «Ostomatidae») :

- √ *Temnochila caerulea* (Olivier, 1790) obtenu d'éclosion de branches de pins récoltées pour obtenir les *Phaenops* (1 ex. le 24/10/98 et 1 ex. le 13/05/99), cette espèce a été aussi capturée en grand nombre à «Mespel» au moyen des pièges vitres à la térébenthine, toute la saison de piégeage (Avril à Septembre 2000).
- √ *Tenebroides fuscus* (Goeze, 1777) est l'espèce forestière française. *Tenebroides mauritanicus* (Linnaeus, 1758) est souvent cité de forêts alors qu'il paraît exclusif aux denrées entreposées. Ces deux espèces sont présentes dans le sud de la France, mais nous n'avons récolté *mauritanicus* qu'une seule fois, dans un silo céréalier à Auterive (F-31). *T. fuscus* est assez commun partout, et c'est bien cette espèce qui figure dans la collection de Rabil (R. Allemand det., 1999).

CLERIDAE (Rabil, 1992 : 93-94 ; H.B. ou J. Neid det.) :

- √ *Allonyx quadrimaculatus* (Schaller, 1783) : un exemplaire à « Mespel » au moyen des pièges vitres à la térébenthine (12/04 au 10/05/2000).
- √ *Dermestoides sanguinicollis* (Fabricius, 1787) est une espèce très rare partout, liée aux très vieux chênes dans les forêts anciennes. Sainte-Claire-Deville (1935) cite cinq localités mais depuis, l'espèce ne semble avoir été revue qu'à Fontainebleau (Cantonnet et al., 1997). *D. sanguinicollis* est peut-être aussi présent dans les Pyrénées-Atlantiques (Neid, in litteris). Nous l'avons pris à «Montoulieu» : 1 ex. au moyen d'un piège haut du 28/06 au 12/07/99 et un autre au moyen du piège vitre plan du 10 au 31/05/2000 ; ce qui confirme qu'une population de cette rare espèce est bien établie en Grésigne..

- √ *Paratillus carus* (Newman, 1840) est en voie d'expansion dans le Sud. A la première citation de Grésigne (Brustel, 1997), il faut ajouter : « un exemplaire au rond point de la Plégade, sur la section d'une grume, le 15/08/89, vers 15 h. légales, par temps couvert » (D. Mazabrey, *in litteris*) et 1 ex. du 15 au 30/06/2000 au piège vitre plan à « Montoulieu ».
- √ *Korynetes ruficornis* Sturm, 1837 qui est difficile à séparer de *coeruleus* Degeer, semble dominant dans le Sud-Ouest : 1 ex. à la «Grande-Baraque» (piège bas, du 10/05 au 1/06/99) et 1 ex. à «La Janade» (piège vitre, du 13 au 29/05/98). C'est bien *ruficornis* Sturm, 1837, d'ailleurs correctement déterminé, qui est présent dans la collection de Rabil (R. Allemand, *in litteris*).
- √ *Necrobia ruficollis* (Fabricius, 1775) et *Necrobia rufipes* (Degeer, 1775) sont à ajouter : un exemplaire de chacun d'eux, avec plusieurs *N. violacea* L., «sous une tête de sanglier (...) près du Pont-de-la-Tuille le 7/07/72» (D. Mazabrey, *in litteris*).

CUCUJIDAE (Rabil, 1992 : 121-123 ; J. Rogé det.) :

- √ *Pediacus depressus* (Herbst, 1794) : à «Montoulieu» (1 ex., piège haut, 15 au 28/06/99), trouvé aussi dans la région en forêt de Montech (F-82) en 1998.
- √ *Pediacus dermestoides* (Fabricius, 1792) : une fois seulement au «Pas-del-Riou» (1 ex., piège bas, 16/05 au 3/06/97). Cette espèce semble plus fréquente que la précédente dans la région, où elle a été récoltée assez largement (F-81 : Lasfaillades en 1999 ; F-11 : Belvianes en 1999 ; F-09 : forêt de Bellongue en 1995 ; F-31 : Clermont-le-Fort en 1998 et F-64 : St-Pée-sur-Nivelle en 1998).

BIPHYLLIDAE (Rabil, 1992 ; cf. «*Dacnidae*» : 123) :

- √ *Biphyllus frater* Aubé, 1850 : quelques exemplaires obtenus toujours par piégeage aérien à bière disposé à faible hauteur sur les troncs de chênes : en forêt de Grésigne (1 ex. à « Montoulieu » du 7 au 28/07/1996 et 1 ex. au « Pas del Riou » du 11 au 26/07/1996) ; sur les coteaux secs de « La Janade » (1 ex. du 12 au 30/06/1998, 2 ex. du 30/06 au 16/07/1998, et 1 ex. du 16 au 31/07/1998) ; également dans le Tarn-et-Garonne et la Haute-Garonne. *Biphyllus lunatus* (Fabricius, 1792) reste à trouver en Grésigne, sachant qu'il est bien implanté dans la région.

EROTYLIDAE (RABIL, 1992 : 123 ; H.B. ou J. Rogé det.) :

- √ *Triplax collaris* (Schaller, 1783) est probablement bien installé en Grésigne car nous l'avons des «Terrassols» (1 ex., piège à bière bas, 16/05 au 3/06/1997) et de «Montoulieu» (1 ex., piège à bière bas, 26/07 au 9/08/1996 et 1 ex., piège vitre plan, 15 au 30/06/2000). Dans les pleurotes d'orme, cette espèce est largement représentée, avec *T. russica*, dans le midi toulousain : à Bax et Clermont le Fort (F-31) ou à Montesquiou (F-32), par exemple.
- √ *Triplax rufipes* (Fabricius, 1775) est dans le Sud-Ouest, semble t-il, une espèce de moyenne montagne (forêts des Fanges et de Rialsesse (Aude) ou moyenne vallée d'Ossau (F-64)), liée aux pleurotes de hêtre. En Grésigne nous l'avons découverte à «Montoulieu», seul secteur de vieux hêtres, en un seul exemplaire (piège vitre plan, 13 au 28/07/2000). L'espèce proche *Triplax lepida* Falderman, déjà signalée de Grésigne (Rabil, 1992) à été revue une fois à la «Grande Barraque» (1 ex. piège à bière en 1996) et nous est apparue abondante au piège dans les chênes de la forêt de Giroussens (Tarn), secteur où nous n'avons jamais vu de pleurotes. Cette réflexion tient aussi pour *Triplax lacordairei* Croch., retrouvé enfin en Grésigne (1 ex. aux «Terrassols», piège à bière, 28/07 au 16/08/2000 et 1 ex. à «Montoulieu», piège vitre plan, mêmes dates) que nous connaissions des chênaies de Giroussens (F-81) et de Montech (F-82) depuis 1998. D'autres espèces du genre, telles *Triplax aenea* (Schaller) et *Triplax scutellaris* Charpent., sont typiques des pleurotes en hêtraies montagnardes des Pyrénées (Iraty et Ossau (F-64) ou haute vallée du Biros (F-09)) et ont peut-être moins de chance d'être trouvées en Grésigne. L'ensemble de nos observations de *Triplax* spp. sur pleurotes ne contredisent pas, bien au contraire, les observations de Dajoz (1985) portant sur les abondances relatives des différentes espèces dans la colonisation de la ressource. Il semble cependant que les liens trophiques entre les différents *Triplax* et les différentes espèces de pleurotes (liées à différents arbres plus ou moins représentés suivant l'altitude) soient, au moins variables, sinon inexistantes dans certains cas.

BOTHRIDERIDAE (Rabil, 1992 ; cf *Colydiidae* : 113-114 ; H.B. et J. Rogé det.) :

- ✓ *Oxylaemus variolosus* (Dufour, 1843) est rare dans la région, contrairement semble-t-il à l'espèce voisine *cylindricus* (Panzer, 1796). En Grésigne, après une première capture à «Montoulieu» (piège bas, du 3 au 19/06/97), deux autres exemplaires ont été observés (piège vitre plan, 31/05 au 30/06/2000), contre 36 *cylindricus* avec ce seul et même piège en 2000 (31/05 au 29/07).

MYCETOPHAGIDAE (Rabil, 1992 : 112-113 ; H.B. et J. Rogé det.) :

- ✓ Dans cette famille, toutes les espèces citées par Rabil ont été reprises récemment, une est à ajouter au catalogue : *Mycetophagus multipunctatus* Fabricius, 1792 a été rencontré dans le vallon entre la «Grande-Baraque» et le ruisseau de Trèbes, dans une fistuline sèche sur un gros chêne, le 12/01/98 (2 ex.) et au bord du «Riou Nègre», dans et proches de polypores sur aulnes, le 10/02/00 (en grand nombre, larves et adultes).

MELANDRYIDAE (Rabil, 1992 : 89-90) :

- ✓ *Orchesia luteipalpis* Mulsant, 1857 : au «Riou Nègre », des tamisages et la mise en élevage de petits polypores d'aulnes (*Inonotus radiatus* (Sow. ex Fr.) P. Karst. : J.C. Freeman det, 2000) ont été réalisés. Les larves de cette *Orchesia* dominaient dans le substrat qu'elles partageaient aussi avec (par ordre d'abondance décroissant) l'extrêmement abondant *Mycetophagus multipunctatus* (larves et adultes), quelques *Ciidae*, *Thymalus limbatus* (F.) (adultes et larves), *Mycetophagus 4-pustulatus* (L.) (quelques adultes), *Abdera flexuosa* (Paykull), *Conopalpus brevicollis* Kraatz (1 ex.) et *Tetratoma fungorum* F. (1 ex.). Les adultes ont émergé, en nombre, du 30/03 au 10/05/2000 en conditions intérieures (laboratoire).
- ✓ *Abdera flexuosa* (Paykull, 1799) : même milieu et même méthode que pour l'espèce précédente : deux adultes issus des tamisages des polypores et caries d'aulnes environnants le 13/03/2000 et un autre émergeant des polypores le 19/04/2000. Cette espèce a été obtenue dans les mêmes conditions (émergence le 14/04/2001 d'*Inonotus* croissant sur des aulnes) à partir de prélèvements réalisés en juillet 2000 à Payolle (Vallée de Campan, Htes Pyrénées). Dans ce cas, les champignons étaient désertés par une espèce ayant laissé des traces larvaires semblables à celles observées après élevage d'*Orchesia* spp. Les relations entre ce champignon et ces *Melandryidae* semblent donc étroites.
- ✓ *Wanachia triguttata* (Gyllenhal, 1810) : un exemplaire, étiqueté « Grésigne, 25/06/75, J. Rabil, écorce pin », figurait parmi «les instances» de la collection Rabil (R. Allemand det, 2000). Un nouvel exemplaire a été capturé à « Mespel » (piège vitre + térébenthine, 10 au 31/05/2000).
- ✓ *Serropalpus barbatus* (Schaller, 1783) : après 2 ex. issus d'une chandelle de sapin exotique à «Montoulieu» le 16/06/97 (H. Delrieu rec.) l'espèce a été trouvée à la «Grande Baraque » (1 ex., piège à bière «haut», 28/07 au 16/08/2000). Conséquence du dépérissement constaté de nombreux peuplements de résineux en Grésigne, il n'est pas impossible que cette espèce soit en cours de colonisation avec des populations en expansion.

COLYDIIDAE (Rabil, 1992 : 113-114 ; H.B. et J. Rogé det.) :

- ✓ *Aulonium ruficorne* Olivier, 1790 est un prédateur sous-cortical lié aux pins : a été obtenu en forêt de Grésigne de branches et petits rondins mis en caisse (1 ex. le 10/03/97).
- ✓ *Cicones undatus* (Guérin, 1844) : espèce trouvée en Grésigne à trois reprises à la «Grande-Baraque» : 1 ex., piège bas, du 7 au 28/07/95 ; 1 ex., piège bas, du 11 au 26/06/96 et 1 ex., piège blanc, du 13 au 29/05/98.
- ✓ *Cicones variegatus* (Guérin, 1844) : espèce trouvée en Grésigne à «Montoulieu» : 1 ex., piège vitre plan, 10 au 31/05/2000.
- ✓ *Synchita humeralis* (Fabricius, 1792) a été découvert à la «Grande-Baraque» (1 ex., piège bas, du 16/06 au 7/07/95) et aux «Terrassiols» (1 ex., piège vitre, du 12 au 30/06/98) ce qui étend sérieusement la répartition française donnée par Dajoz (1977). Une autre espèce, *Synchita mediolanensis* (Villa, 1833) est susceptible d'exister dans cette forêt car trouvée à «La Janade» (par piège à bière, 2 ex. du 12 au 28/07/99).

TENEBRIONIDAE (Rabil, 1992 : 86-88) :

- √ *Palorus depressus* F., espèce relativement commune en Grésigne, est aussi le *Tribolium confusum* Duval cité (Rabil, 1992) par erreur de détermination (H. Labrique det, 1999).
- √ *Bolitophagus reticulatus* (Linnaeus, 1767) est une espèce relativement commune aujourd'hui. Nous avons trouvé une belle colonie dans un *Fomes* croissant sur un gros chêne à «Montoulieu» le 13/04/2000 (C. Brossard, H. Brustel et L. Valladares rec.). Jadis très rare, cette espèce est en pleine expansion et cette donnée serait la première enregistrée du Tarn (F. Soldati, comm. pers.).
- √ Deux autres espèces sont probablement présentes dans la forêt car plusieurs fois rencontrées à «La Janade» : *Diaclina fagi* (Panzer, 1797) (piège vitre, 12 au 30/06/98 et 27/08 au 30/09/98) et *Nalassus dryadophilus* Mulsant, 1854 (plusieurs fois de mai à juillet, en 1998) (F. Soldati det, 1998).

ALLECULIDAE (Rabil, 1992 : 88-89) :

- √ *Allecula morio* (Fabricius, 1787) n'est pas rare dans les pièges à bière disposés dans les plus vieilles parcelles. C'est cette espèce qui figure sous les noms de *Omophlus picipes* (F., 1792) et *Omophlus rufi-tarsis* (Leske, 1785) dans la collection Rabil (R. Allemand det, 1999) !
- √ *Isomira antennata* (Panzer, 1798) : trouvé à «La Janade» (piège vitre, 8 ex. du 29/05 au 12/06/98 et 6 ex. du 12 au 30/06/98 : H. Bouyon det, 1998).
- √ *Omophlus rugosicollis* (Brullé, 1832) semblait nouveau pour la Grésigne suite à des captures consécutives au bord de la RD 87, par pièges hauts, en 1998 (situés à la cime de *Phillyrea media* L. dans ce cas ; 28 ex. en tout du 8/04 au 13/05/98 : H. Bouyon det, 1998). En réalité, il y a trois exemplaires de cette espèce parmi les *O. lepturoides* (F., 1787) présents dans la collection Rabil (R. Allemand det, 1999).

PROSTOMIDAE :

- √ *Prostomis mandibularis* (Fabricius, 1801) n'est pas rare dans la région, dans la carie rouge de châtaignier en particulier. Trouvé en colonies nombreuses de larves et imagos mélangés, comme il est habituel, dans de la carie rouge ancienne de chêne, humide et filandreuse, le 8/02/00 au bord du «Riou Nègre» et le 10/02/00 à «Pontraute».

OEDEMERIDAE (Rabil, 1992 : 92-93) :

- √ *Xanthochroa carniolica* (Gistel, 1832) : c'est la sous espèce *atlantica* Allemand, 1993 qui est présente en Grésigne. Elle se retrouve là en limite d'aire avec déjà quelques formes plus sombres qui annoncent la forme typique.
- √ *Ischnomera cyanea* (Fabricius, 1792) était mélangé avec *caerulea* (L.) dans les récoltes de Rabil (Allemand, 1995) et *I. cinerascens* (Pandellé) est à rechercher en Grésigne compte tenu de sa répartition aujourd'hui connue (Allemand, 1995).
- √ *Anogcodes seladonius* (Fabricius, 1792) a été trouvé en Grésigne par H. Delrieu en mai 1979 (1 ex.), sa présence dans le secteur est confirmée par des captures à «La Janade» (pièges blancs, 7 ex. du 29/05 au 30/06/98).

CERAMBYCIDAE (Rabil, 1992 : 143-149) :

- √ *Stenocorus meridianus* (Linnaeus, 1758) n'est pas nouveau pour la Grésigne où Rabil l'avait régulièrement rencontré, toujours très localisé dans le centre-nord du massif, où nous l'avons aussi revu (jamais ailleurs). Ce qui semble étonnant, c'est que cette localité est très isolée par rapport aux données de l'Est et du Nord signalées par Villiers (1978).
- √ *Akimerus schaefferi* (Laicharting, 1784) est rare en Grésigne. Cette espèce avait fait «le nom» de Rabil dans ses débuts. Cette population, comme la plupart des autres, est isolée (Vincent, 1982). L'hypothèse d'une originalité génétique est appuyée par la capture de trois femelles de la variété noire *nigrinus* Pic (1 en 1991 par D. Mazabrey et 2 en 1999 dans nos pièges à bière). En faisant le décompte des captures de différents collègues, la proportion de femelles noires serait proche de 8 % en Grésigne. Malgré les très abondantes observations dans le bassin de la Loire, aucune forme noire n'a semble-t-il été trouvée, mais à l'inverse, des femelles jaunes de la variété *renatae* Rivalier et Barthe sont régulièrement observées (C. Auvray, comm. pers.). De nombreuses espèces saproxyliques, comme *Osmoderma eremita*

(Scopoli) ou *Limoniscus violaceus* (Müller) par exemple, ont une répartition fragmentée. Ceci pose le problème de la pérennité de ces populations isolées et privées de brassage génétique. La typicité de ces populations mériterait confirmation par analyse moléculaire. Cela justifie la conservation de différents patrimoines génétiques au sein d'espèces qui présentent des répartitions discontinues. La responsabilité patrimoniale serait ainsi posée à l'échelle locale.

- ✓ *Corymbia trisignata* (Fairmaire, 1852) est une espèce réputée méditerranéenne. Elle est présente à «La Janade» (pièges hauts : 1 ex. du 16 au 31/07/98 et 1 ex. du 12 au 28/07/99).
- ✓ *Obrium* (*Obrium*) *cantharinum* (Linnaeus, 1767) paraît nouveau pour la Grésigne (pièges hauts : 1 ex. à «Montoulieu» du 11 au 26/07/96 et 1 ex. à «Pontraute» du 29/05 au 11/06/96). Ces observations sont à mettre en relation, dans le Sud-Ouest, avec la relative fréquence de cette espèce polyphage (plus de 50 ex. capturés à «La Janade» en 1998).
- ✓ *Cerambyx welensii* Küster, 1846 a été rencontré en Grésigne au «Pas del Riou» (1 ex., piège bas, du 11 au 26/07/96) et a été repris aux «Terrassols» (1G, piège à bière haut, 28/07 au 16/08/2000). Cette espèce est donc bien présente jusqu'au cœur de la forêt, et sûrement dans tous les peuplements les plus xérophiles dispersés çà et là sur la plupart des crêtes en Grésigne.
- ✓ *Purpuricenus globulicollis* Mulsant, 1839 a été capturé en Grésigne : «un au vol le 15/07/75 à environ 1 km. du Pont-Grand ; un en battant le feuillage de chênes le 11/06/89 aux Terrassiols et un au piège le 29/07/89 en Forêt de Sivens» (D. Mazabrey, *in litteris*). L'espèce est certainement plus abondante sur les causses entourant la forêt où nous l'avons prise à «La Janade» (pièges hauts, 6 ex. en juillet 1998 et 1999). *Purpuricenus kaehlerii* (L.) est bien plus fréquent, de forme *ruber* Serville en général.
- ✓ *Deroplia genei* (Aragona, 1830) qui avait été pris une fois par Bosc, a été retrouvé en Grésigne (1 ♀ à «Pontraute», piège bas, du 29/05 au 11/06/96 et 1 ♀ très défraîchie à «Montoulieu», piège bas, 13 au 28/07/2000). Cette espèce hivernale se capture habituellement par battage de branches de chênes tuées par le *Coroebus florentinus* Herbst. Elle n'est pas forcément rare dans le Sud-Ouest et nous l'avons aussi obtenue par éclosion à partir de branches de chênes pubescents à Clermont-le-Fort (F-31 ; octobre 1993 : 3 ex.). La difficulté réside dans la hauteur et la nature des arbres : comment en effet trouver et battre une branche morte de chêne qui ne se distingue pas des autres en hiver ! La technique est plus aisée dans des peuplements rabougris, à feuilles persistantes.
- ✓ *Acanthocinus aedilis* (L., 1758) : Découvert à « Mespel » par piégeage (pièges vitres à la térébenthine : 7 ex., 12/04 au 31/05/2000). Il est très étonnant que cette grosse espèce soit passée inaperçue en Grésigne jusqu'à présent, à moins qu'il ne s'agisse d'une colonisation récente.

SCOLYTIDAE (Rabil, 1992 : 163-166 ; *T. Noblecourt det.*) :

- ✓ *Hylastinus obscurus* (Marsham, 1802) : 2 ex. à «Montoulieu» (Piège vitre, 16/05 au 3/06/97) et 1 ex. à « La Janade » (Piège vitre, 8 au 29/04/98).
- ✓ *Crypturgus cinereus* (Herbst, 1793) : 3 ex. éclos de branches de pin noir le 26/04/97.
- ✓ *Pityogenes bistridentatus* (Eichhoff, 1878) : au moins 20 ex. éclos de branches de pin noir du 15 au 19/02/97.

III.1 2 - Bilan faunistique

Outre les mentions précédentes, d'autres taxa ont également été signalés pour la première fois de la forêt de Grésigne (Brustel et Clary, 2000 ; Brustel, 2001c). L'ensemble de ces travaux fait apparaître 116 nouveaux taxa par rapport au catalogue de Rabil (1992, 1995), qui représentent des réalités différentes : 88 espèces nouvelles découvertes en Forêt de Grésigne ou dans ses très proches limites, 25 espèces capturées et mal déterminées par Rabil, 3 espèces prises par Rabil qui n'étaient pas déterminées. Il convient également de soustraire 17 espèces mal déterminées du catalogue précédent (Rabil, 1992, 1995). Globalement, le catalogue des coléoptères de cette forêt passe ainsi de 2375 à 2474 espèces, soit 99 espèces supplémentaires (+ 4,2 %). C'est pour les 22 familles plus particulièrement étudiées lors des piégeages, que les progrès sont les plus sensibles, avec un gain de 43 espèces (de 326 à 369 espèces, soit + 13,2 %).

III.2 - Contributions méthodologiques

III.2 1 - Approches exploratoires pour quelques techniques

□ Les enceintes à émergence

Les émergences de tous les coléoptères ont été enregistrées durant trois années (de 1995 à fin 1997) sur les deux lots de bois posés à « Montoulieu » et à la « Grande-Baraque » pour cette expérience (Tableau XXX page suivante).

La première remarque est que le nombre d'espèces obtenu est faible au regard du potentiel de cette forêt (Rabil, 1992). Même si le temps de suivi est réduit, la phase de préparation n'est pas négligeable et il est long d'attendre quatre ans (depuis la coupe jusqu'à l'arrêt des enregistrements des données présentées) pour si peu de données. Cette expérience s'avère peu efficace et assez peu efficace, mais elle n'illustre pas tout l'intérêt de la méthode. D'autres récoltes de bois réalisées dans différentes forêts montrent qu'il y a toujours peu d'espèces avec de gros effectifs dans un type de bois donné, mais en dehors des espèces les plus banales, elles sont souvent différentes d'une expérience à une autre (*obs. pers.*). Ces observations vont dans le sens des résultats d'Økland (1996). Les exclusions compétitives dans un volume localisé de bois sont sans doute fréquentes, ce qui implique de réitérer et varier le plus possible des récoltes de bois pour obtenir un maximum d'espèces différentes, objet de tout inventaire. Cependant, l'unique capture de *Ropalopus femoratus* illustre sans doute une dissémination de la ponte chez cette espèce (Brustel *et al.*, 2001) et incite à prélever suffisamment de chaque type de bois pour multiplier les chances d'observer de telles espèces. Ces résultats apportent quelques informations sur les durées des cycles : un an pour les *Scolytidae*, *Agrilus* spp. ou quelques *Cerambycidae* ; deux à trois ans pour la majorité des *Cerambycidae*, *Anobiidae* ...

Tableau XXX : Résultats d'émergence sur trois ans, de deux ensembles de bois semblables dans deux stations différentes de la forêt de Grésigne (Tarn).

	Grande Baraque			Montoulieu		
	1995	1996	1997	1995	1996	1997
ANOBIIDAE						
<i>Ptilinus pectinicornis</i>		77	57		12	2
<i>Autres Anobiidae</i>		3	12		1	27
BUPRESTIDAE						
<i>Anthaxia salicis</i>		1				
<i>Agrilus angustulus</i>	6			7		
<i>Agrilus laticornis</i>				2		
<i>Agrilus sulcicollis</i>				4		
<i>Agrilus olivicolor</i>				1		
CERAMBYCIDAE						
<i>Stenopterus rufus</i>		1	6			1
<i>Callimus angulatum</i>			1			
<i>Callimus abdominale</i>		2	3			
<i>Ropalopus femoratus</i>				1		
<i>Pyrrhidium sanguineum</i>				2		
<i>Phymatodes testaceus</i>	10	2	1	1		
<i>Poecilium alni</i>				4		
<i>Xylotrechus arvicola</i>		15	23		4	9
<i>Xylotrechus antilope</i>	3	1				
<i>Clytus arietis</i>		8	2		8	2
<i>Pseudosphegistes cinereus</i>			1			
<i>Chlorophorus glabromaculatus</i>		26	45			2
<i>Chlorophorus figuratus</i>					3	
<i>Exocentrus adspersus</i>				2	71	4
CLERIDAE						
<i>Tillus unifasciatus</i>		1				1
SALPINGIDAE						
<i>Rhinosimus planirostris</i>					1	
SCOLYTIDAE						
<i>Scolytus intricatus</i>	6			48		
<i>Taphrorychus villifrons</i>	1			35		

Au-delà de la période 1995-1998, les années suivantes ont montré de nouvelles émergences de xylophages stricts (*Anobiidae* et *Chlorophorus glabromaculatus*) qui ont vraisemblablement re-pondu dans le bois sec. Plus généralement, seuls les xylophiles sont représentés dans cette expérience où les bois ont été rapidement soustraits du milieu, et donc non colonisés par des cortèges saproxyliques successifs. Outre la réitération sur des bois frais, cette technique gagne donc à être pratiquée aussi sur des bois plus ou moins évolués pour avoir une image plus juste de l'ensemble du cortège saproxylique présent.

□ Autres techniques

En dehors des pièges à bière qui apportent des résultats d'ordre méthodologique (dont il est question ci-après), l'ensemble des autres techniques utilisées (pièges) ont surtout à leur crédit des apports faunistiques. Le piégeage d'interception à la térébenthine avait pour objectif de préciser la répartition des insectes liés aux résineux dans le massif de Grésigne. Ce piégeage, actuellement à l'étude, s'est avéré particulièrement efficace pour nombre de coléoptères saproxyliques des résineux mais n'a pas donné de grands résultats pour les buprestes parmi les espèces visées. Il faut reconnaître que cette méthode est très aléatoire pour cette seule famille, comme le signalait déjà Zach (1997). Outre l'efficacité d'une telle technique pour des inventaires en pinèdes, un intérêt supplémentaire réside dans sa grande sélectivité : 70 % de l'ensemble des arthropodes capturés dans cette expérience (menée également dans deux autres forêts) sont des coléoptères, soit 1342 coléoptères pour seulement 4 pièges en Grésigne durant la saison 2000 (Brustel, 2001c ; Ibanez Justicia, 2001 ; Noblecourt, 2001).

Le seul piège vitre plan de « Montoulieu » a également demandé beaucoup de travail de dépouillement et de détermination car les récoltes étaient encore plus abondantes tout en restant de qualité (2302 coléoptères soit 55,2 % des arthropodes capturés). Outre les nouveautés ou autres espèces remarquables mentionnées, ce seul piège a permis durant une seule saison l'observation d'espèces discrètes ou rares telles que *Laemophloeus monilis* (> 30 ex.), *Dicerca berolinensis* (3 ex.), *Lymexylon navale* (10 ♀ ♀), *Triphyllus bicolor* (4 ex.), *Phloeotrya vaudoueri* (14 ex.), *Denticollis linearis* (12 ex.), *Ampedus ruficeps* (1 ex.) ...

III.2 2 - Effort de collecte par piège à bière

Onze stations ont été équipées de pièges à bière durant une à sept saisons (33 itérations sur les 7 x 11 = 77 possibilités d'une telle matrice : Tableau XIX). Pour les 22 familles de coléoptères étudiés, 206 espèces représentées par 9979 individus ont été capturées (Annexe 8) sur les 369 espèces que comptent ces mêmes familles en forêt de Grésigne.

L'effort de collecte par pièges à bière peut être visualisé (Figure 38) par la courbe de richesse spécifique cumulée obtenue sur 33 relevés.

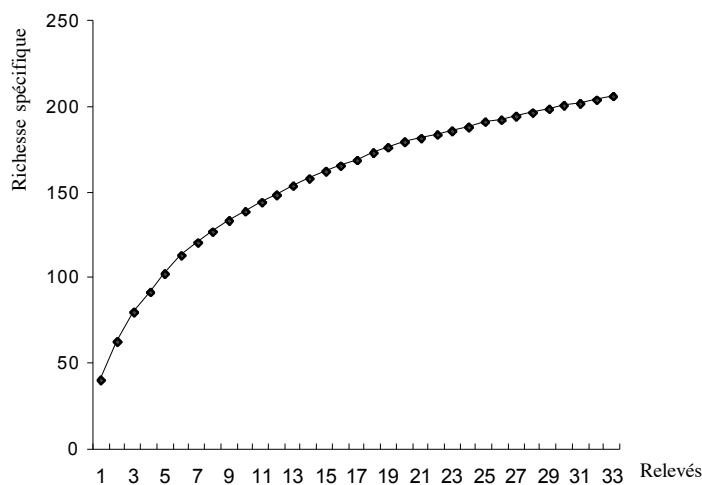


Figure 38 : Effort de collecte par pièges à bière de 1994 à 2000 en forêt de Grésigne (courbe de richesse cumulée pour les 33 relevés saisonniers)

Si les pièges à bière permettent seulement, après 33 relevés annuels, la capture d'un peu plus de la moitié des espèces étudiées présentes en forêt de Grésigne, cette collecte atteint tout de même 79,14 % du potentiel de richesse spécifique (Jackknife) de la méthode appliquée. Ce résultat et la courbe de richesse cumulée (Figure 38) confirment que notre protocole approche sa limite maximale d'efficacité.

Sur le plan pratique, une telle intensité de piégeage est importante (moyens mis en œuvre). Il est intéressant de noter qu'avec un protocole réduit de moitié, 80 % des espèces recherchées auraient pu être capturées (166 espèces à 16 relevés). Cette piste de progrès en terme de faisabilité ne dit cependant pas s'il faut bien choisir une seule station et la piéger 16 années ou s'il vaut mieux 16 stations piégées une seule saison (ou 8 stations piégées 2 saisons, ...).

III.2 3 - Itération spatiale et temporelle d'un piégeage

Dans le cadre du piégeage à bière en forêt de Grésigne, des programmes d'inventaires se sont succédés avec des objectifs et des intensités différentes (Tableau XXIX). Les trois principaux facteurs de variabilité dans le protocole global sont :

- ✓ les différentes années de piégeage (1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999 et 2000) ;
- ✓ les différentes stations piégées ;
- ✓ et la quantité de pièges (20 en 1994 et 1995 sur les stations « 1 » et « 2 » ; 10 sur l'ensemble des stations les années suivantes).

L'effet propre de chacun de ces facteurs ne peut pas être facilement quantifié en raison de l'hétérogénéité des jeux de données. Dans des cadres méthodologiques comparables, les effets de ces facteurs peuvent cependant être visualisés par des courbes de richesse cumulée pour :

- ✓ les années 1996 et 1997 (pour les stations 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7 ; toutes équipées de 10 pièges) et les années 1997 et 1998 (pour les stations 1, 2, 8, 9 et 10 ; avec également 10 pièges) : Figure 39 (effets années) ;
- ✓ les stations « 1 » (« Grande Baraque ») et « 2 » (« Montoulieu ») (années 1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999 et 2000) : Figure 40 (effet station) ;
- ✓ les 20 pièges à bière (10 « hauts » et 10 « bas » des quatre relevés de 1994 et 1995 sur 2 stations) par rapport aux 10 pièges à bière (5 « hauts » et 5 « bas » des autres relevés sur ces mêmes stations de 1995 à 2000) : Figure 41 (effet nombre de pièges sur une station).

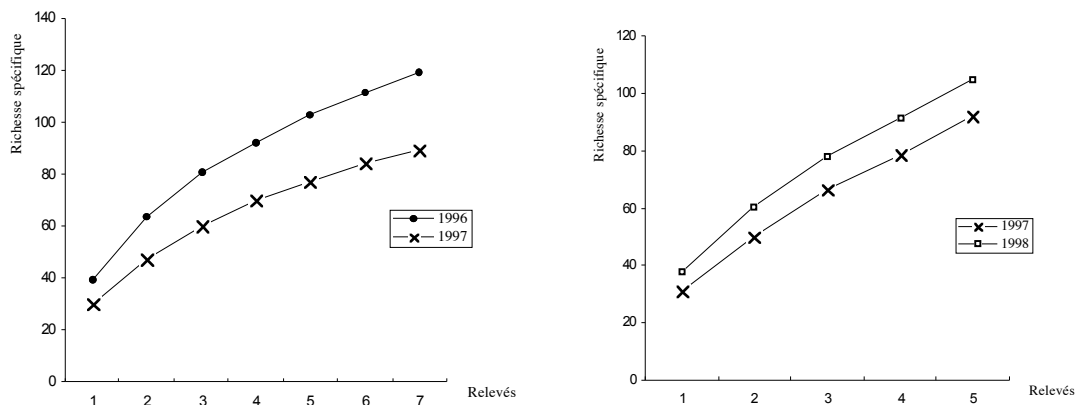


Figure 39 : « Effets années » sur les courbes de richesse spécifique cumulée (pour 7 et 5 stations en forêt de Grésigne)

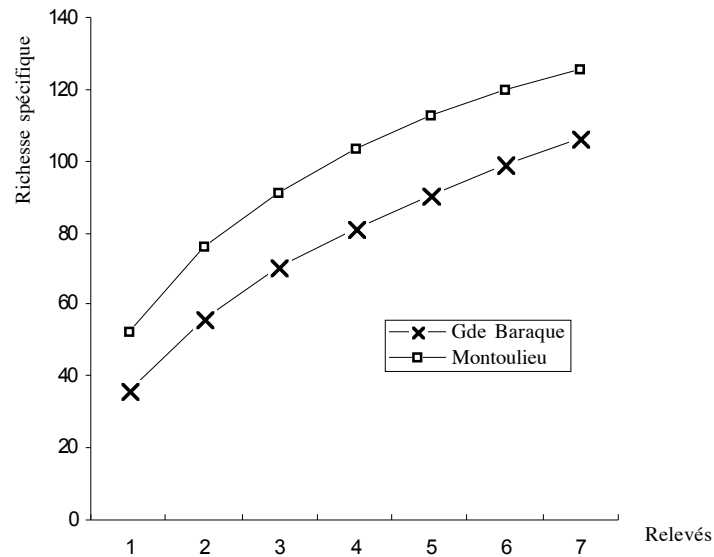


Figure 40 : « Effet station » sur les courbes de richesse spécifique cumulée (durant 7 saisons de piégeage en forêt de Grésigne)

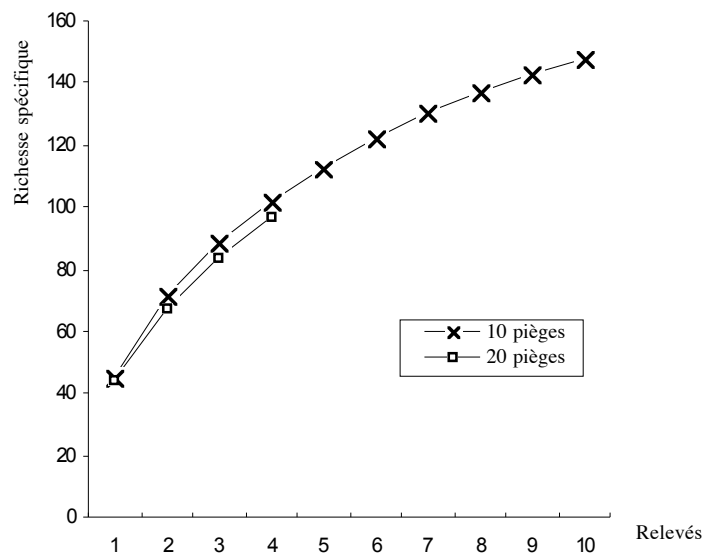


Figure 41 : « Effet nombre de pièges » sur les courbes de richesse spécifique cumulée (pour 2 stations de piégeage en forêt de Grésigne)

L'effet année est très visible (Figure 39) pour les stations 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7, entre 1996 et 1997 : 1996, avec 119 espèces capturées, a été une meilleure campagne que 1997 (89 espèces). De la même manière, nous pouvons affirmer que l'année 1997 (92 espèces) a également été une moins bonne campagne de piégeage que la saison 1998 (105 espèces), pour les stations 1, 2, 8, 9 et 10, dans ce cas. Des hypothèses explicatives seraient à rechercher sur des particularités climatiques de ces années.

L'effet station est également montré entre « Montouliou » et « La Grande Baraque » (Figure 40) avec un potentiel d'espèces plus grand dans la réserve biologique (Jackknife : 162 espèces à « Montouliou ») que dans une station plus représentative de la forêt de Grésigne (Jackknife : 149 espèces à « La Grande Baraque »). La maturité et la diversité des boisements de « Montouliou » expliquent sans doute le plus fort potentiel d'espèce de cette station.

L'intérêt de multiplier le nombre de pièges dans une station ne semble pas pertinent (Figure 41). Avec 20 pièges, le potentiel de capture sur deux stations en 1994 et 1995 (Jackknife : 137 espèces) est plus faible que les captures réellement enregistrées avec 10 pièges, sur ces deux mêmes stations, les années suivantes (entre 1996 et 2000 : 148 espèces). Dans ces jeux de données, les effets années jouent forcément un très grand rôle en annulant, ou en compensant, l'effet de l'intensité du piégeage sur les stations. Une année « favorable » aurait donc plus d'influence sur la richesse des captures que le doublement du nombre de piège sur une année « défavorable ».

III.3 - Les coléoptères saproxyliques bioindicateurs en Grésigne

Les résultats de l'inventaire des bioindicateurs (121 espèces) se partagent entre trois sources principales : nos pièges, nos récoltes actives et les récoltes actives de Rabil (Tableau XXXI).

Tableau XXXI : Coléoptères saproxyliques bioindicateurs en Grésigne : origine des données

ESPECES	If	Ips	Rabil	P. à bière	P. vitre	Chasses	ESPECES	If	Ips	Rabil	P. à bière	P. vitre	Chasses
ALLECULIDAE							<i>Morinus asper</i> (Sulzer)	1	2	X			X
<i>Allecula morio</i> (F.)	3	2	X	X	X		<i>Necydalis ulmi</i> Chevrolat	2	3	X	X		
<i>Prionychus ater</i> (F.)	3	2	X			X	<i>Pedostrangalia revestita</i> (L.)	1	3	X	X		X
<i>Pseudocistela ceramboides</i> (L.)	3	2	X	X	X	X	<i>Phymatoderus pusillus</i> (F.)	1	2	X			
ANTHRIBIDAE							<i>Pogonocherus caroli</i> Mulsant	1	3	X		X	X
<i>Anthribus albinus</i> (L.)	2	2	X		X	X	<i>Prionus coriarius</i> (L.)	2	2	X	X	X	X
<i>Dissolucous niveirostris</i> (F.)	2	2	X	X		X	<i>Pseudosphegistes cinereus</i>	1	3	X	X		X
<i>Enebreutes sepicola</i> (F.)	2	2	X		X		<i>Purpuricenus kaehleri</i> (L.)	1	2	X	X		X
<i>Platyrhinus resinosis</i> (Scop.)	2	2	X		X	X	<i>Purpuricenus globulicollis</i> Muls.	1	3		X		
<i>Tropideres albirostris</i> (Herbst)	2	2	X	X			<i>Rhagium sycophanta</i> (Schrank)	1	2	X	X	X	X
BOSTRICHIDAE							<i>Rhamnusium bicolor</i> (Schrank)	2	3	X			
<i>Lichenophanes varius</i> (Illiger)	2	2	X		X	X	<i>Ropalopus femoratus</i> (L.)	1	3	X	X		X
BOTHRIDERIDAE							<i>Ropalopus varimi</i> (Bedel)	1	3	X	X		
<i>Oxylaemus cylindricus</i> (Panzer)	3	2	X	X	X	X	<i>Saperda punctata</i> (L.)	1	2	X			
<i>Oxylaemus variolosus</i> (Dufour)	3	3		X	X		<i>Stenocorus meridianus</i> (L.)	2	3	X	X		
BUPRESTIDAE							<i>Trichoferus pallidus</i> (Olivier)	1	2	X	X		X
<i>Coroebus undatus</i> (F.)	1	2	X	X		X	<i>Xylotrechus antilope</i> (Schönh.)	1	2	X	X		X
<i>Dicerca berlinensis</i> (Herbst)	2	3	X		X	X	CEROPHYTIDAE						
<i>Eurythyrea quercus</i> (Herbst)	2	3	X	X		X	<i>Cerophytum elateroides</i> Lat.	3	3	X			
<i>Phaenops formaneki</i> Jakob.	1	3				X	CETONIIDAE						
<i>Phaenops sumptuosa</i> (Ab.)	1	4		X		X	<i>Cetonischema aeruginosa</i> Dru.	2	2	X	X		X
CERAMBYCIDAE							<i>Gnorimus variabilis</i> L.	2	2	X	X		X
<i>Aegomorphus clavipes</i> (Schr.)	1	2	X			X	<i>Liocola lugubris</i> Herbst	2	3	X	X		X
<i>Aegosoma scabricorne</i> (Scop.)	1	2	X			X	<i>Potosia fieberi</i> Kraatz	2	3	X	X		X
<i>Akimerus schaefferi</i> (Laich.)	2	3	X	X			CLERIDAE						
<i>Anoploclera rufipes</i> (F.)	1	2	X	X		X	<i>Allonyx quadrimaculatus</i> (Schal.)	2	3			X	
<i>Anoploclera sexguttata</i> (F.)	1	2	X	X	X	X	<i>Dermestoides sanguinicollis</i> (F.)	3	4		X	X	
<i>Callimellum abdominalis</i> (Oliv.)	1	3	X	X		X	<i>Opilo mollis</i> L.	2	2	X	X	X	X
<i>Callimellum angulatum</i> (Schr.)	1	2	X			X	<i>Opilo pallidus</i> (Olivier)	2	2	X	X		X
<i>Cerambyx cerdo</i> L.	1	1	X	X		X	<i>Tillus elongatus</i> L.	2	2	X	X	X	X
<i>Cerambyx welensii</i> Küster	1	2		X			COLYDIDAE						
<i>Clytus tropicus</i> (Panzer)	1	3	X	X			<i>Aulonium ruficorne</i> Olivier	2	2				X
<i>Corymbia erythroptera</i> (Hagen.)	2	3	X				<i>Colobicus marginatus</i> Latreille	2	2	X	X		X
<i>Corymbia scutellata</i> (F.)	2	2	X	X		X	<i>Pycnomerus terebrans</i> (Olivier)	3	3	X	X	X	X
<i>Corymbia trisignata</i> (Fairmaire)	1	3		X			ELATERIDAE						
<i>Deroplia genei</i> (Aragona)	1	3		X			<i>Ampedus cardinalis</i> (Schiodte)	3	3				X
<i>Ergates faber</i> (L.)	2	2	X			X	<i>Ampedus cinnabarinus</i> (Eschs.)	3	2	X			
<i>Mesosa curculionoides</i> (L.)	1	2	X										

Tableau XXXI (suite) : Coléoptères saproxyliques bioindicateurs en Grésigne : origine des données

ESPECES	If	Ips	Rabil	P. à bière	P. vitre	Chasses	ESPECES	If	Ips	Rabil	P. à bière	P. vitre	Chasses
ELATERIDAE							HISTERIDAE						
<i>Ampedus cardinalis</i> (Schiödte)	3	3				X	<i>Aeletes atomarius</i> (Aubé)	3	3	X	X		
<i>Ampedus cinnabarinus</i> (Eschs.)	3	2	X				<i>Plegaderus discisus</i> Erichson	2	2	X			
<i>Ampedus elongatulus</i> (F.)	3	2	X	X	X	X	<i>Plegaderus dissectus</i> Erichson	2	2	X			X
<i>Ampedus nigerrimus</i> Lacordaire	2	2	X	X	X	X	LISSOMIDAE						
<i>Ampedus pomorum</i> (Herbst)	2	2	X	X		X	<i>Drapetes cinctus</i> (Panzer)	2	3	X	X	X	X
<i>Ampedus praeustus</i> (F.)	3	3	X	X		X	LUCANIDAE						
<i>Ampedus ruficeps</i> (Muls. & G.)	3	3	X	X	X		<i>Aesalus scarabaeoides</i> Panz.	3	3	X		X	X
<i>Ampedus rufipennis</i> (Stephens)	3	2	X	X	X	X	<i>Lucanus cervus</i> L.	2	1	X	X		X
<i>Brachygonus bouyoni</i> Chassain	3	3		X			<i>Platycerus caraboides</i> L.	2	2	X	X		X
<i>Brachygonus megerlei</i> (Lacord.)	3	2	X	X	X	X	MELANDRYIDAE						
<i>Cardiophorus gramineus</i> (Scop.)	3	2	X	X		X	<i>Abdera flexuosa</i> (Paykull)	3	3				X
<i>Elater ferrugineus</i> L.	3	2	X	X			<i>Hypulus quercinus</i> (Quensel)	3	3	X			X
<i>Ischnodes sanguinicollis</i> (Panz.)	3	3	X	X		X	<i>Melandrya caraboides</i> (L.)	2	2	X			X
<i>Lacon querceus</i> (Herbst)	3	3	X	X	X	X	<i>Orchesia undulata</i> (Kraatz)	2	2	X	X	X	X
<i>Limoniscus violaceus</i> (Müller)	3	4	X			X	<i>Orchesia luteipalpis</i> Muls. et Guill.	3	3				X
<i>Podeonius acuticornis</i> (Germar)	3	4	X	X		X	<i>Orchesia micans</i> (Panzer)	3	2	X	X		
<i>Procræus tibialis</i> (Lacordaire)	3	3	X			X	<i>Phloeotrya vaudoueri</i> Mulsant	1	2	X	X	X	X
<i>Selatosomus bipustulatus</i> (L.)	3	3	X	X		X	MYCETOPHAGIDAE						
<i>Stenagostus rhombeus</i> (Ol.)	2	2	X	X	X	X	<i>Mycetophagus 10-punctatus</i> F.	3	3	X	X		
<i>Stenagostus rufus</i> (De Geer)	3	2	X		X		<i>Mycetophagus piceus</i> (F.)	3	2	X	X	X	X
EROTYLIDAE							<i>Mycetophagus populi</i> F.	3	4	X	X		X
<i>Triplax lacordairei</i> Crotch	3	3	X	X	X		<i>Triphyllus bicolor</i> (F.)	3	2	X		X	X
EUCNEMIDAE							OEDEMERIDAE						
<i>Dirhagus emyi</i> Rouget	2	3	X	X	X		<i>Ischnomera caerulea</i> (L.)	2	2	X	X		X
<i>Dirhagus pygmaeus</i> (F.)	2	2	X	X	X	X	<i>Ischnomera cyanea</i> (F.)	2	2	X			
<i>Dromeolus barnabita</i> (Villa.)	2	2	X	X	X		<i>Ischnomera sanguinicollis</i> (F.)	2	2	X			
<i>Eucnemis capucina</i> Ahrens	2	3	X	X	X	X	PROSTOMIDAE						
<i>Hylis cariniceps</i> (Reitter)	2	3	X	X	X	X	<i>Prostomis mandibularis</i> F.	3	3				X
<i>Hylis olexai</i> (Palm.)	2	2	X	X	X		TENEBRIONIDAE						
<i>Hylis simonae</i> (Olexa)	2	3	X	X	X	X	<i>Corticeus fasciatus</i> F.	2	3	X			X
<i>Isorhipis marmottani</i> Bonv.	2	3	X	X	X	X	<i>Platydema violaceum</i> F.	3	2	X	X		X
<i>Isorhipis melasoides</i> Lap.	2	2	X	X		X	TETRATOMIDAE						
<i>Rhacopus pyrenaicus</i> (Bonv.)	2	4	X			X	<i>Tetratoma desmaresti</i> (Latreille).	3	3	X			
<i>Rhacopus sahlbergi</i> (Mannh.)	2	3	X				TROGOSITIDAE						
							<i>Temnochila caerulea</i> (Olivier)	2	2			X	X
							<i>Thymalus limbatus</i> (F.)	3	2	X	X	X	X

Une donnée portant sur notre liste de référence n'est pas mentionnée dans ce tableau (*Dicerca alni* ; *Buprestidae* : *D. Mazabrey leg.*) car c'est la seule capture qui n'entre pas dans les catégories présentées (nos pièges, nos récoltes actives et les récoltes actives de Rabil).

Dans cette synthèse faunistique d'une forêt aussi intéressante que la Grésigne, la complémentarité des techniques d'échantillonnage (discutée ci-après) est la principale explication pour l'obtention d'une telle liste d'espèce où 20 % des espèces ont été observées au moyen d'une seule méthode. Par rapport à notre connaissance faunistique du massif (Rabil, 1992, 1995 ; Brustel et Clary, 2000 ; Brustel, 2001c ; Delrieu, in litt. ; autres obs. pers.), il est utile de souligner que seules 4 espèces de cette liste (*Phaenops formaneki*, *Rhamnusium bicolor*, *Saperda punctata* et *Tetratoma desmaresti*) ne sont aujourd'hui connues que par des captures uniques d'un seul exemplaire. Ceci signifie que la faune listée dans ce tableau reste sans doute bien implantée dans le massif et que la connaissance des coléoptères saproxyliques de notre liste de référence, en forêt de Grésigne, est aujourd'hui satisfaisante (cf. troisième partie : § III.4.4)

➤..... IV - DISCUSSION ET PERSPECTIVES DE CONSERVATION

IV.1 - Apport du piégeage pour la bioévaluation en forêt

C'est en termes d'efforts déployés et de rapidité de réalisation de l'inventaire entomologique actuel que nous devons analyser de tels résultats. L'apport de Rabil est très important et notre inventaire des forêts de qualité a bénéficié de peu d'autres travaux comparables. Penser qu'il soit possible de déployer le même effort pour les forêts peu connues est irréaliste. Nos recherches actives très ciblées atteignent elles aussi des résultats probants mais ne sont pas transposables. Il reste à apprécier les résultats obtenus par les pièges, très intéressants également par rapport aux objectifs et aux moyens humains tels qu'ils se répartissent dans cette opération.

Suivant l'inventaire de Rabil et nos apports faunistiques, les 22 familles étudiées lors des piégeages représentent 369 espèces dans cette forêt. L'effort de collecte par pièges à bière atteint 56 % de cet inventaire. Potentiellement, la poursuite de l'effort de piégeage pourrait théoriquement aller un peu au-delà car l'indicateur Jackknife au 33^{ème} relevé (1 relevé = 1 station x 1 année) correspond à 70,5 % des 369 espèces de l'inventaire actuel. Ces écarts établissent donc que **les pièges à bière peuvent, au mieux, observer 1/2 à 2/3 des espèces présentes après une campagne significative de piégeage dans une forêt**. Le recours à des techniques différentes et complémentaires représente sans doute une solution pour atteindre une meilleure image de la richesse spécifique de notre matériel cible dans une forêt, plutôt que de prolonger plus longtemps une seule technique. Par exemple, les différentes techniques passives testées ponctuellement dans cette forêt (pièges vitre amorcés ou pas et multidirectionnels ou plans, pièges blancs amorcés, enceintes à émergence) permettent des apports faunistiques non négligeables.

Le protocole appliqué en Grésigne ne se distingue pas seulement par la diversité des techniques utilisées, il est surtout l'illustration d'un inventaire mené avec des moyens limités. En dehors des récoltes directes et de la pose des pièges (une journée par an pour cette opération), le reste des journées de terrain (relevés et repose des pièges) a été réalisé par les forestiers locaux. Le Tableau XXIX (p. 239) montre que nos résultats sont liés à 55 jours de terrain pour l'entomologiste (48 de chasse + 7 journées pour poser les pièges) et 60 journées pour les forestiers (8 à 10 relevés par an). Le travail en laboratoire est par contre très important pour dépouiller et analyser ces captures. Cette quantification est à comparer à la pression de chasse de Jean Rabil (52 semaines x 2 jours x 30 ans = 3020 jours de chasse ?), moins focalisé que nous sur certaines espèces et ne pratiquant que les récoltes actives (Figure 42).

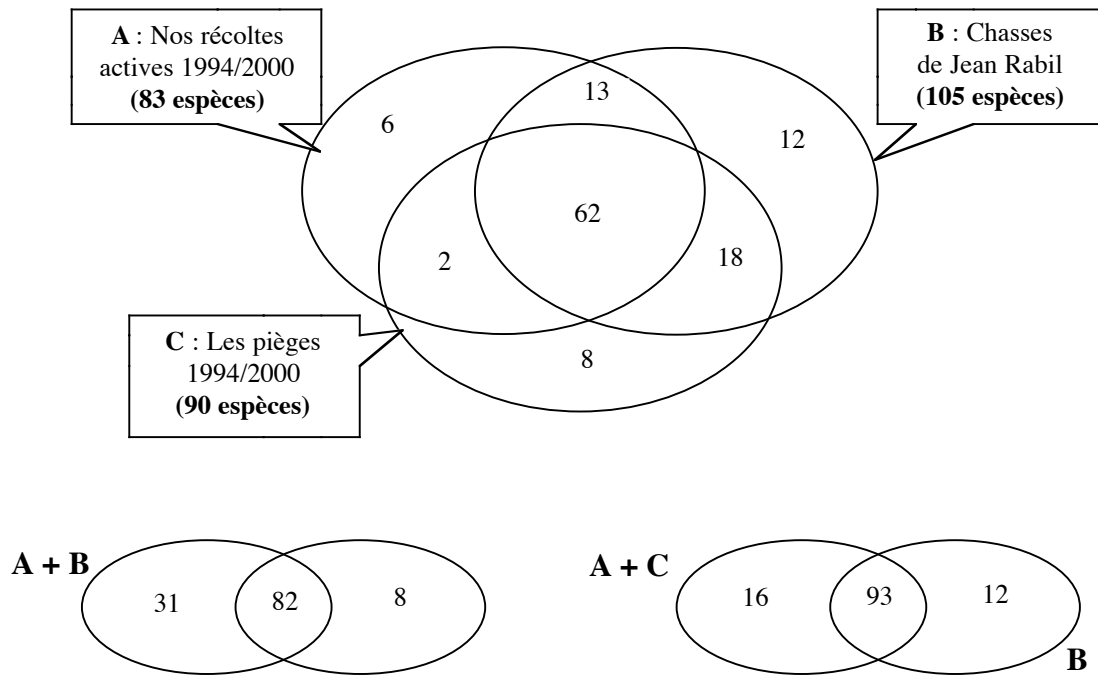


Figure 42 : Origines des données sur les coléoptères saproxyliques bioindicateurs en Grésigne

Le piégeage est donc une voie à retenir pour le diagnostic de la qualité des forêts, comme l'illustre cette application (74 % des bioindicateurs de Grésigne ont ainsi été capturés). Les récoltes actives des entomologistes ne peuvent pas être remplacées pour autant (93 % de ces espèces, dont 25 % propres à ces techniques). Cette recommandation implique surtout de bien dimensionner un protocole en fonction des moyens, toujours limités, pour l'inventaire des coléoptères saproxyliques.

Disney (1986) affirme que les différences de résultats liés à des techniques passives (à condition toutefois de se situer dans des contextes de milieux comparables) sont davantage le fait des caractéristiques différentes des sites, car tout site est unique, que du comportement fluctuant d'une même technique. Cette affirmation est ici illustrée par ce que nous avons nommé « l'effet station ». Il convient aussi de tenir compte de « l'effet année », connu plus ou moins intuitivement par tous les naturalistes et ici confirmé par nos résultats avec des pièges à bière en forêt de Grésigne.

Pour l'inventaire des coléoptères saproxyliques d'une forêt feuillue de plaine, nos observations incitent donc à adopter :

- des protocoles de piégeage (avec pièges vitre et pièges à bière) et des récoltes actives ;
- des techniques variées plutôt que d'intensifier une seule technique ;
- le maximum de contrastes dans les caractéristiques des stations prospectées ;
- une répétition pluriannuelle (au moins pour compenser les « mauvaises » années, imprévisibles à l'époque où sont définis les protocoles).

Cette expérience n'a pas seulement ce diagnostic « rapide » de qualité à son crédit, la connaissance faunistique globale de la forêt de Grésigne a progressé de près de 100 espèces nouvelles de coléoptères et tous les coléoptères saproxyliques (et non les seuls 3 représentants des annexes de la directive Habitat présents en ces lieux) focalisent aujourd'hui l'attention du gestionnaire.

IV.2 - Réflexions sur la qualité et pour la conservation de la forêt de Grésigne

La forêt de Grésigne est de grande qualité au regard de ses cortèges de coléoptères saproxyliques. Elle se situe au deuxième rang des forêts de plaine de qualité d'après nos analyses (cf. troisième partie : § III.3 et § III.4.4), après la forêt de Fontainebleau. Il ne s'agit pas pour autant d'une forêt naturelle en raison des impacts humains subis au cours des temps. Cette forêt reste une forêt de production, mais faisant aujourd'hui partie du réseau Natura 2000, sa gestion est aujourd'hui revue.

IV.2 1 - L'histoire de la Grésigne, semblable aux autres forêts de plaines

S'il n'est pas exclu que quelques sites de montagne n'aient jamais été directement anthropisés, en particulier dans des zones difficiles d'accès ou plus ponctuellement au niveau d'accidents topographiques (éboulis, replats sur des falaises ...), ce ne doit pas être le cas en plaine.

Il n'existe pas de forêts naturelles parmi celles les plus réputées aujourd'hui, en Europe. Les forêts anciennes et en bon état de conservation pourraient être plus nombreuses en Europe de l'Est comme Bialowieza en Pologne (Good et Speight, 1996), la « Pàlava Biosphere Reserve of UNESCO » en Slovaquie (Kolibàc, 1996) ou Krivoklátsko, également Réserve de Biosphère, en Bohême (Rejzek et Rébl, 1999). L'impression d'une plus grande qualité des forêts en Europe de l'Est, malgré une industrialisation et une urbanisation peu scrupuleuses des ressources naturelles durant le siècle écoulé, pourrait refléter de moindres atteintes à la biodiversité dans un passé plus lointain (Mikusinski et Angelstam, 1998). Des mottes castrales du Moyen-Âge, des traces d'un actif charbonnage et de nombreuses formes d'exploitation des forêts (coupes, pâturage ...), ces 10 derniers siècles, sont pourtant connues à Bialowieza en Pologne (Falinski, 1991) ou en forêt de Grésigne dont l'état de « ruine absolue » fut constatée au XVII^{ème} siècle (ONF, 1995c). Cependant, les intenses activités humaines des siècles passés ont laissé, dans certaines situations, des sites où la faune est encore diversifiée et riche en coléoptères saproxyliques. Pour l'Angleterre, les forêts actuellement les plus riches sont interprétées comme le produit de taillis sous futaies ayant maintenu des grands arbres (réserves) succédant aux dernières forêts naturelles d'il y a 3000 ans (Harding et Alexander, 1994). Pour la France, cette situation est certainement la plus courante en plaine, comme en témoignent les historiques cités pour la forêt de Fontainebleau (Luce, 1995) ou pour la Grésigne (ONF, 1995b, 1995c), situation ayant été relayée par l'ordonnance de Colbert dans les forêts royales (« réformation » de 1666), qui visait à satisfaire la marine de guerre en gros bois de chêne. Au sud de la Suède, les zones à *Osmoderma eremita*, ou hébergeant les *Elateridae* les plus rares, sont par contre liées à des arbres épars situés souvent en prairie pâturée (Nilsson et Baranowski, 1994, 1996 ; Nilsson *et al.*, 1995 ; Antonsson, 1998 ; Ranius et Hedin, 2001). Ces arbres sont devenus sur-matures en raison d'une loi qui, durant les XVI et XVII^{ème} siècles, a attribué leur propriété à l'État qui avait des besoins en bois de marine (Antonsson, 1998).

Au regard des impacts anciens, les taillis à courte révolution pour le bois énergie ont porté atteinte en priorité à la quantité des plus gros bois mais il n'est jamais évoqué l'impact de l'affouage pratiqué par les populations locales rurales aux dépens de petits bois morts accessibles. Ce dernier a certainement aussi affecté les populations de coléoptères saproxyliques des branches et tiges mortes de petits diamètres. Cette hypothèse ne doit pas être négligée, même si les stades sur-matures, aujourd'hui, sont plus rares que les petits bois morts, debouts ou au sol (rémanents d'exploitation en particulier), sauf en zones « urbaines » où un nettoyage excessif est pratiqué suivant une conception très anthropocentrique de la beauté « d'une Nature » propre, et donc non « naturelle ».

IV.2 2 - Évolution récente des pratiques sylvicoles en Grésigne

Au niveau de la diversité floristique, en particulier des arbres, les anciens usages (bois de feu, charbon de bois), auxquels était lié le traitement en taillis, ont assurément favorisé le chêne qui rejette bien de souche et qui, retenu comme essence objectif, a toujours eu la faveur des forestiers. Le hêtre a fait les frais de cette gestion. Heureusement, le charme est très dynamique et il constitue souvent l'essence d'accompagnement

du chêne. Le charme abrite une faune saproxylique semblable à celle du hêtre (*Dicerca berolinensis*, *Isorhipis melasoides*, *Tillus elongatus*, ...) et aussi des espèces quasi-inféodées (*Isorhipis marmottani* par exemple). Il existe aussi d'autres types de peuplements à l'intérieur et autour des futaies de chêne. Ainsi, les pins représentent un facteur de diversité qui ne peut être négligé (essence de développement des *Phaenops* spp., *Ergates faber*, ...).

Les peuplements peu productifs (taillis médiocres en position de crête, à chêne pubescent, cornouiller, filaria et érables), dans lesquels aucune intervention sylvicole n'est prévue (hormis de rares interventions à intérêt cynégétique : gagnages ligneux) sont sans doute favorables aux insectes en raison de la diversité des essences en présence. La constitution actuelle de la forêt (et peut-être plus encore il y a trente ans) est certainement plus favorable aux insectes que ce qu'elle a dû être durant le dernier millénaire. Depuis le constat de « ruine absolue » de la Grésigne (1666), il semble que rien n'ait pu enrayer cette surexploitation avant le début du XIX^{ème} siècle (ONF, 1995c). Il n'est donc pas étonnant que l'on constate aujourd'hui l'absence de très gros arbres, et que des espèces, telle *Osmoderma eremita* (Scopoli), n'aient pas été trouvées (espèce qui existe pourtant dans la région). Par contre, tous les peuplements aujourd'hui à maturité, montrent combien le régime du taillis a été favorable aux nécroses à la base des arbres, aux cavités basses et à l'intéressante faune qui s'y développe (*Limoniscus violaceus* par exemple).

Ces éléments illustrent que certaines situations ont bien involontairement épargné, voire favorisé, certaines espèces sensibles au cours des siècles. Dans un passé proche (1964 à 1994), la sylviculture menée a été dénoncée par les naturalistes et ce à juste raison. En effet, la préoccupation constante du gestionnaire d'assurer le renouvellement de la forêt l'a conduit à faire disparaître des vieux peuplements d'un grand intérêt pour la faune. Si les positions ont évolué depuis, l'actuel document de gestion (aménagement 1986-2005 (ONF, 1995b)) ne dissipe pas encore toutes les inquiétudes quant à l'avenir du milieu et de l'entomofaune de Grésigne.

Dans la première série «futaie de chêne» (représentant 90 % de la surface), le chêne sessile est l'essence objectif (avec maintien à raison de 20 % de feuillus divers dans l'étage dominant), la régénération naturelle est favorisée et l'âge objectif est fixé à 180 ans pour un diamètre de 60 cm. « *L'objectif principal est la production de bois de chêne de la meilleure qualité* ». Dans ces conditions, il apparaît dès aujourd'hui que ces arbres ont toutes les chances de rester sains jusqu'à exploitation, contrairement aux cycles précédents où le passage du taillis à la futaie sur souche a permis la genèse d'habitats intéressants (nécroses, cavités, polypores ...).

Dans cette même série, des éléments exceptionnels comme une tornade en 1982, les grands gels de 1985/1986 et une sécheresse de 1989 à 1991 ont provoqué des dépérissements et l'ouverture par places des peuplements. La peur de « l'agrile » et du « grand capricorne » et surtout la volonté de sauvegarder les semis apparus, ont justifié une modification du plan de gestion pour la période 1994-2005, qui entraîne une augmentation des surfaces classées en régénération (ONF, 1995b). Ces deux éléments induisent en particulier l'élimination systématique du châtaignier (de qualité non marchande dans ce secteur) et le rajeunissement global des peuplements.

IV.2 3 - Action concertée entre forestiers et naturalistes pour la conservation

Compte tenu de la grande richesse entomologique du site, des actions significatives se sont développées dans une bonne interprétation des possibilités offertes par le contexte idéologique et législatif actuel (cf. première partie). Ceci est le produit :

- ✓ des nombreuses pressions qui se sont exercées depuis des années pour que ce patrimoine soit reconnu et conservé (Torossian, 1974 ; Rabil, 1977, 1990) ;
- ✓ d'un progrès dans la politique globale de reconnaissance et de conservation du patrimoine naturel (création des Zones Naturelles d'Intérêt Écologique, Floristique et Faunistique, puis instruction de la directive Habitat) ;
- ✓ de l'élaboration par l'ONF de directives pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière (ONF, 1993a, 1993b) ;

√ du changement d'attitude très sensible des forestiers locaux qui n'hésitent pas à demander conseil aux naturalistes.

Ainsi, la modification d'aménagement 1994-2005 (ONF, 1995b) est en réel progrès avec la création de la réserve biologique dirigée à Montoulieu, le maintien d'arbres à cavités lors des martelages (ceux-là même qui étaient autrefois les premiers enlevés par les forestiers), et la mise en place d'îlots de vieillissement dans toutes les parcelles en cours de régénération. Destinés à préserver les habitats favorables aux organismes saproxyliques et à constituer des points à partir desquels ces derniers pourront coloniser les peuplements alentour, ces îlots seront maintenus (en l'absence d'accidents naturels) jusqu'à la limite de survie des arbres. Systématiquement mis en place depuis 1997, ils représentent 5 % environ des surfaces en régénération (ils sont localement compris ici comme des îlots de sénescence).

La forêt de Grésigne ayant été proposée comme site d'importance communautaire au titre de la directive Habitat, les actions en faveur de la conservation de la biodiversité s'intensifient et se précisent. D'une part, dans le cadre de l'élaboration du document d'objectifs, les études et réflexions, limitées auparavant à la seule réserve biologique de Montoulieu, sont élargies à l'ensemble de la forêt et à d'autres aspects floristiques et faunistiques (phytosociologie, champignons, chiroptères et écrevisses). D'autre part, une révision anticipée du document de gestion (aménagement prévu pour 15 ans à partir de 2003) est engagée de façon à intégrer les recommandations du document d'objectifs, et à concilier les différents usages humains (production de bois, chasse, accueil du public) et la conservation des coléoptères saproxyliques. Compte tenu de l'évolution des techniques de gestion forestière, des progrès devraient être enregistrés à plusieurs niveaux.

√ Les objectifs sylvicoles (essence objectif, traitement) seront définis en fonction des potentialités du sol et non plus par parcelles entières. Cela permettra de constituer des unités de gestion adaptées à la variabilité écologique. C'est le principe d'une futaie plus irrégulière des peuplements, par parquet, avec des finalités éventuellement différentes pour ces unités de tailles variables. De nature plus complexe, cette gestion, s'inspirant des dynamiques naturelles, peut préserver voire générer une diversité de micro-conditions propices à la faune.

√ Une structure étagée (présence d'un sous-étage de charme, néflier, alisier, ...) et le mélange des essences, avec augmentation de la proportion des essences d'accompagnement (hêtre, frênes, merisier, ...) jusqu'à 25-30 % voire plus, seront recherchés.

√ La sylviculture du chêne sera adaptée aux différentes conditions rencontrées. Il est envisagé de réintroduire des techniques du passé comme le taillis fureté ou le taillis sous futaie, là où la futaie régulière ne permet pas de répondre aux objectifs fonctionnels assignés à l'unité de gestion. En futaie régulière, les mesures spécifiques déjà mises en place (îlots de vieillissement, maintien d'arbres nécrosés ou à cavités) seront poursuivies, en liaison avec la poursuite de la formation des agents de terrain à la reconnaissance des niches écologiques les plus intéressantes (chandelles, cavités à *Limoniscus*, trous de Pic, ...). Les arbres présentant ces habitats, et ceux qui les présenteront à terme (grosses blessures, polypores, ...) sont déjà reconnus et conservés lors des martelages, sans faire référence à des quotas comme cela est souvent dit (« au moins un arbre par ha », ONF, 1993a, 1993b). Les espèces seront là où elles pourront être et non là où l'on voudrait qu'elles soient !

√ La durée de régénération des futaies sera allongée pour assurer le renouvellement naturel des arbres (c'est déjà le cas aujourd'hui). Outre une meilleure prise en compte des aspects paysagers, cette mesure permet de mieux suivre l'apparition et la croissance des jeunes semis (sous réserve toutefois que la pression des cervidés ne soit pas excessive et ne menace pas, comme aujourd'hui, la pérennité même de la forêt). Il n'est pas impossible alors que des différences de 30 à 50 ans existent à l'avenir dans des futaies régulières (*i.e.* qui sont sensés avoir le même âge !).

√ En dehors des zones exploitées, où la volonté d'augmenter le volume de bois mort est prévue, de nouvelles réserves biologiques seront créées en différents points de la forêt pour passer des 40 ha actuels à plus de 300 ha dans un proche avenir.

√ Au niveau de l'exploitation forestière, de nombreux gestes du passé seront remis en cause afin de préserver certaines espèces : les houppiers ne seront plus systématiquement démantelés et brûlés, les cavités basses d'arbre ne devront plus servir à faire du feu, les parties de grumes cariées ou creuses seront laissées en forêt, les restes de chandelles ne seront plus coupés pour «faire propre» ; comme ceci est précisé par cahier des charges aux exploitants.

La reconnaissance de la richesse entomologique de cette forêt et l'acquisition de nouvelles données représentent un facteur important dans le dialogue avec le gestionnaire. Bien sûr, certains regretteront que cela ne serve pas à soustraire la Grésigne de toute action humaine. Cette intégration, qui renvoie aux généreux concepts de multifonctionnalité ou de gestion durable, est un enjeu constructif. Dans nos forêts, en l'absence de dialogue, le gestionnaire ou le propriétaire auront le dernier mot sur les revendications des naturalistes ! Nous souhaitons que l'expérience menée en Grésigne puisse servir à des progrès dans la gestion d'autres forêts en France. Si la sensibilité des parties prenantes sur un site le permet, c'est avant tout au niveau des documents de gestion que les choses doivent évoluer. Les propositions d'action sont subordonnées à l'intégration des particularités patrimoniales dans la description du site. Sur le terrain, deux actes majeurs sont ensuite à accompagner - les martelages et les travaux (dont l'exploitation) - car le visage de la forêt de demain se joue à ces occasions (... et aussi lors de grosses tempêtes !). La formation des agents de terrain demeure donc indispensable.

CONCLUSION

*« Nos espèces sont très inégalement distribuées. Certaines, comme le *Limoniscus violaceus*, sont réellement très rares, très localisées et ne subsistent plus que dans un petit nombre de vieilles forêts particulièrement bien conservées dont l'énumération s'impose »
(Sainte-Claire-Deville, 1935-1938).*

Les questions qui ont guidé notre démarche dans l'étude des coléoptères saproxyliques pour la conservation des forêts de qualité peuvent s'énoncer ainsi :

✓ Qu'est-ce que la qualité biologique d'une forêt ?

✓ Quelles sont les forêts de qualité en France ?

✓ Quelle est la démarche pour évaluer les sites ?

Aujourd'hui, alors que le discours sur la gestion durable et la conservation du patrimoine naturel est omniprésent, il y a urgence à répondre à ces questions. Ceci tient à la crainte de voir se développer une gestion dite « patrimoniale » dont le vocabulaire cache des pratiques à géométrie variable qui pourraient avoir des effets désastreux. En effet, on peut aujourd'hui proposer la conservation de la zone où existe une espèce protégée mais banale, et se savoir juridiquement libre de ne pas s'occuper d'un haut lieu d'endémisme ou d'un site remarquablement conservé abritant nombre d'espèces rares. Notre travail s'inscrit donc dans un projet large : que la gestion forestière intègre réellement une gestion conservatoire des patrimoines biologiques que sont la biodiversité (les invertébrés), la naturalité et une fonction particulière et essentielle en forêt, la dégradation de la nécromasse ligneuse.

Nos principaux résultats

C'est dans une perspective à la fois appliquée et fondamentale que nous avons orienté l'essentiel de nos recherches. Les grandes étapes de notre démarche ont été les suivantes :

1. analyse et synthèse bibliographique sur les coléoptères saproxyliques et la conservation de la biodiversité des forêts françaises ;
2. élaboration de deux indices basés sur les patrons de rareté des espèces, l'un lié à la sténocécie (If) et l'autre à la rareté biogéographique (Ip), en vue de classer les espèces de coléoptères saproxyliques dans une perspective de conservation de la biodiversité ;
3. à partir de ces indices et de la consultation de 59 entomologistes à l'échelle nationale : établissement d'une liste de référence de 300 espèces de coléoptères saproxyliques destinée à l'évaluation de la valeur biologique des forêts françaises (liste de bioindicateurs de la qualité des forêts) ;
4. à partir de cette liste, en utilisant les données issues de la littérature et de cette même consultation : identification de 54 forêts françaises de qualité ;
5. évaluation de l'intérêt et des limites de ces bioindicateurs comme indicateurs de biodiversité globale ;
6. mise en évidence des biais inhérents à ce type de sélection ; corrections envisageables au niveau des données et au niveau de l'échantillonnage ;
7. amélioration de l'échantillonnage : élaboration d'un protocole d'évaluation des résultats d'un piégeage (efficacité, efficacité et sélectivité) ;
8. tests comparatifs de l'efficacité de différentes techniques de récolte et proposition de protocoles d'échantillonnage appliqués à la bioévaluation des milieux forestiers ;
9. évaluation des possibilités d'utilisation des coléoptères saproxyliques bioindicateurs et des techniques de piégeage dans les politiques de gestion forestières et de gestion de la biodiversité : application réussie en forêt de Grésigne (Tarn).

Limites et perspectives

A l'issue de ce travail, il est clair que la connaissance de la faune saproxylique des forêts de France est trop limitée pour permettre un diagnostic de la valeur biologique de l'immense majorité d'entre elles, et que les outils de bioévaluation, en ce domaine, restent embryonnaires. Les implications de ce constat sont préoccupantes en terme de conservation de la biodiversité, plus particulièrement au niveau du processus essentiel de sélection des sites à conserver, à l'heure où se mettent en place les sites Natura 2000 en Europe et la réactualisation des ZNIEFF en France. Il est donc urgent de développer des protocoles et des outils de bioévaluation rapides, efficaces, souples, et bien entendu standardisés. Il s'agit de répondre ponctuellement aux sollicitations des gestionnaires ou aux politiques engagées au

niveau national, et à plus long terme d'enrichir notre base de connaissances sur laquelle devraient se définir les politiques à venir. Il faut aussi rappeler que c'est à travers une comparaison cohérente des biodiversités sous différentes conditions environnementales que l'on peut espérer en identifier les déterminismes.

L'approche technique que nous avons développée visait à améliorer l'échantillonnage faunistique sur des critères d'efficacité, d'efficience et de sélectivité. Il s'agit d'un chantier immense, et notre contribution à ce niveau est restée modeste. Dans la limite des études réalisées en Grésigne, il est cependant montré qu'un piégeage standardisé et multiforme se révèle supplétif aux méthodes actives des entomologistes, beaucoup plus parcimonieux en terme d'effort d'échantillonnage et qui peut être mis en œuvre par des non-spécialistes. S'il se trouvait confirmé pour d'autres types de forêts, ce résultat signifierait qu'il est possible de dresser un inventaire de la biodiversité en coléoptères saproxyliques d'un site forestier, dans des délais compatibles avec les exigences d'une bioévaluation sérieuse.

Les progrès sur les techniques d'échantillonnage sont nécessaires compte tenu de l'urgence d'accéder à de nouvelles données, malgré un nombre modeste d'entomologistes disponibles. Ce problème, partagé par Grove et Stork (1999) n'est peut-être pas insoluble pour peu que l'on dépasse la situation actuelle d'attente des données que voudront bien enregistrer et communiquer les naturalistes. La première priorité est de prévoir la formation de taxinomistes sur le long terme. Comme l'expose Rémy (2001), il est nécessaire aussi d'allouer des moyens à la collecte des données si l'on veut réellement mettre en œuvre la politique affichée actuellement (directive Habitat).

Un piégeage efficace, comme la compilation de l'immense littérature entomologique ou le recueil d'informations inédites auprès des entomologistes actifs tel que nous les avons réalisés, permet une accumulation rapide de données brutes. Dans une perspective de gestion patrimoniale, cette information va prendre un sens dès qu'elle sera organisée et hiérarchisée en lien avec les caractéristiques biologiques et chorologiques des espèces. Toute espèce est bioindicatrice puisqu'elle ne persiste qu'à travers des interactions avec son milieu, et toute espèce possède une valeur biologique en termes de rareté. C'est la quantification de ces deux attributs et la standardisation de cette quantification qui vont permettre de faire d'un inventaire brut un véritable outil comparatif de bioévaluation. La quantification en deux indices que nous proposons pour les coléoptères saproxyliques vient s'ajouter à l'arsenal disponible pour d'autres groupes fonctionnels. L'étape suivante serait d'harmoniser ces différentes méthodes de quantification, afin d'élargir la base de bioévaluation des milieux.

L'application des deux indices de valeur biologique des espèces nous a permis de sélectionner 300 bioindicateurs de la qualité des forêts françaises. La mise en œuvre de cet outil potentiel se heurte cependant à l'insuffisance de nos connaissances : il est illusoire d'espérer établir des comparaisons solides entre sites, basées sur les données de la littérature car elles sont beaucoup trop hétérogènes. En revanche, il semble dès à présent possible d'utiliser les données disponibles sur des sous-ensembles bien connus de cette liste tels que les *Cerambycidae* ou les *Cetoniidae* (i.e. « grosses bêtes brillantes »), pour lesquels le nombre d'inventaires locaux est plus important et plus exhaustif que sur des familles moins connues. Dans tous les cas, la mise en œuvre de protocoles standardisés d'échantillonnages est certainement la solution la plus rigoureuse, non exclusive d'ailleurs de la première approche.

La bioévaluation d'un site sera d'autant plus crédible qu'elle concernera un éventail plus large d'organismes, d'habitats ou, le cas échéant, de fonctions. D'autres groupes engagés dans les processus de dégradation du matériel ligneux méritent certainement d'être pris en compte au même titre que les

coléoptères. Il n'a pas en effet été démontré que la diversité ou la présence des uns puisse être prédite par celle des autres. Contrepartie de cette validité accrue, l'accumulation d'espèces utilisables pour la bioévaluation rendra sa mise en œuvre plus laborieuse, en accroissant exagérément l'effort d'échantillonnage, de tri et d'identification. La recherche de bioindicateurs, tout particulièrement de « bioindicateurs de biodiversité » (Williams et Gaston, 1994, 1998) qui permettraient de réduire le nombre d'espèces à prendre en compte dans le processus de bioévaluation, mérite donc d'être entreprise. Nos résultats préliminaires en ce domaine, basés sur les rares sites où les données sont « suffisantes », laissent entrevoir une certaine corrélation entre biodiversité globale et biodiversité des bioindicateurs de notre liste de référence. C'est à l'intérieur de la liste même de coléoptères bioindicateurs qu'il conviendra de développer ce travail. Nous pensons notamment évaluer dans quelle mesure les résultats de l'application de cette liste à un ensemble de sites varient lorsque le seuil adopté pour inclure une espèce dans la liste est modifié.

Objectifs, outils et protocoles de bioévaluation, même s'ils sont opérationnels aux yeux du scientifique, ne peuvent se concevoir qu'en étroite collaboration avec les utilisateurs finaux et les gestionnaires, car ce sont eux qui choisiront de les mettre en œuvre ou de les ranger au placard. Dans la conception purement productiviste, la conservation d'espèces saproxyliques rares n'a de sens que si elles assurent à elles seules une fonction fondamentale dans l'accroissement de la biomasse ligneuse. La prise en compte des valeurs biologiques concerne un tout autre registre que le public a progressivement imposé aux gestionnaires. En menant notre travail de terrain avec les forestiers locaux, nous avons dû concilier ces différentes approches, ce qui a permis une intégration encourageante de notre travail et de nos recommandations dans les plans de gestion forestière. Il reste vrai que gestionnaires de terrain et institutions européennes impliquées dans la conservation de la biodiversité ne sont pas sur les mêmes longueurs d'ondes. Des ajustements méthodologiques et conceptuels seront donc nécessaires pour rendre nos propositions compatibles avec les instruments juridiques existant à l'échelle Européenne.

L'effervescence scientifique et politique autour des problèmes de conservation permet d'envisager pour un futur proche des procédures de bioévaluation plus réalistes du point de vue biologique qui respectent dans une certaine mesure l'importance relative des différents groupes vivants au sein de la biodiversité globale. Les forêts qui abritent les habitats dominants à l'origine sous nos latitudes, et les coléoptères saproxyliques, qui contribuent largement à la fonction essentielle de dégradation du matériau ligneux, représentent un enjeu exemplaire dans ce contexte.

Quelles gestions adaptées à la conservation des forêts de qualité ?

L'ensemble du cortège des organismes saproxyliques présente une capacité à dégrader, recycler et s'auto-réguler, en l'absence de biocides, face à une opportunité trophique (abondance de bois mort) : le toilettage des forêts (comme ce fut encore affirmé après les tempêtes de 1999 : Jospin, 2000) et certaines règles de gestion du passé les ayant laissés pour compte. La « non-exploitation » doit être réaffirmée comme une possibilité qui n'est pas nécessairement « un foyer de problèmes parasitaires ». La dégradation naturelle se réalisera quel que soit le contexte. « *Il est désormais banal de rappeler que la protection des espèces sauvages n'est possible que si l'on protège en même temps les milieux dont elles dépendent pour l'accomplissement de leur cycle vital. Il est non moins banal d'affirmer que ce n'est pas en transformant en sanctuaires quelques lopins de terre et en artificialisant tout le reste que l'on conservera le patrimoine naturel* » (Blandin, 1986).

Dans la perspective appliquée de notre travail, un souhait est l'émulation entre scientifiques et gestionnaires pour faire évoluer concrètement la gestion des milieux, comme nous en avons été témoin en forêt de Grésigne, site qui peut aujourd'hui être pris en exemple à bien des égards. Nombre d'éléments sont à instruire et la première étape est certainement de convaincre les gestionnaires. Cette

étape ne peut s'envisager sans avoir des éléments tangibles pour justifier l'engagement d'une telle collaboration. L'absence de connaissance faunistique sur un secteur fait partie de ces justifications, mais une problématique apparaîtra sans doute plus urgente : lorsque la gestion actuelle laisse imaginer un impact immédiat ou probable sur un « patrimoine faunistique remarquable » préalablement mis en évidence. Une approche judicieuse est de développer l'information et la formation des gestionnaires directement concernés, trop souvent négligées au profit de recettes techniques distillées, certes avec beaucoup de bonnes intentions, mais par des naturalistes qui ne feront pas le travail des forestiers. Par exemple, que penser des quotas d'arbres morts par unité de surface quand on sait que cette ressource est en général inégalement répartie dans l'espace, y compris en forêt naturelle ? Donner des quotas pousse à atteindre ces objectifs, compris comme des optima, alors qu'il s'agit de minima. Par contre, le forestier formé et convaincu aura parfois à cœur d'aider le naturaliste dans son secteur de responsabilité, c'est-à-dire la connaissance locale (inventaire faunistique) et la compréhension circonstancielle de son matériel d'étude (compréhension et identification locale des déterminants biologiques des espèces).

Parfois, la renaissance des forêts de qualité est souhaitée, au moyen d'actions anthropiques proactives. Le « génie écologique », le « grand bon sens subjectif », le jeu de « l'apprenti sorcier » ou la « gestion forestière proche de la nature », peu importe le vocabulaire, beaucoup voudraient savoir et proposent une « anthropisation naturaliste ». L'intérêt d'un traitement en taillis sur de petites surfaces tournantes pour atteindre une complexité de la mosaïque des milieux (stratification, ouvertures, essences, gros bois, rémanents d'exploitation ...) de Barbalat et Gétaz (1999) peut effectivement convenir à des xylophiles primaires thermophiles. La conviction qu'« un milieu livré à lui-même tend naturellement dans nos régions à s'appauvrir » (Bruneau de Miré, 1999), qui suscite l'intérêt de l'exploitation forestière pour l'ouverture des milieux et admet l'indifférence de la faune à la fréquentation humaine (manœuvres militaires et accueil du public), est très critiquable. Aller jusqu'au génie écologique pour la restauration des habitats en train de disparaître, comme la mutilation volontaire des arbres (Ball et Key, 1997) ou la création artificielle de niches pour une espèce particulière (comme *Limoniscus violaceus* : Green, 1996) est un aveu d'échec. C'est l'échec de la conservation de ce qui pouvait l'être encore quelques années plus tôt et c'est une révélation des lacunes sur l'anticipation des problèmes qui ne manqueront pas de survenir dans quelques décennies, suite à des erreurs de gestion actuelles.

La longévité des arbres est nettement plus importante que l'âge d'exploitabilité fixé par la sylviculture. C'est pourtant entre cet âge, où l'arbre est à son optimum de croissance et de qualité de bois (sain), et l'espérance maximale de survie que certains des plus intéressants cortèges saproxyliques peuvent commencer à s'installer, sans compter qu'un chêne de cinq siècles qui meurt intéresse pendant encore de nombreuses années des successions d'organismes saproxyliques. Il s'agit là sans doute de la distance la plus importante qui reste à combler entre la sylviculture et les coléoptères saproxyliques : jusqu'à cinq siècles d'action ! Abandonner aujourd'hui des îlots ou des arbres déjà vieux, en particulier les derniers lambeaux de ce que nous avons hérité du passé sans grandes modifications (sub-naturalités) à ces longues dynamiques est indispensable mais pas suffisant. Il ne faut pas seulement regarder les habitats aujourd'hui présents, mais également la régénération et la dynamique des peuplements les plus jeunes dans lesquels se développeront les espèces les plus exigeantes, dans les décennies et même les siècles à venir (Ball et Key, 1997 ; Mc Comb et Lindenmayer, 1999 ; Brin, 1999). La question des continuités d'habitats, aussi bien dans l'espace que dans le temps, suggère qu'une étude prospective sur le long terme soit initiée.

L'inventaire des espèces est un préalable à toute évaluation de milieux et aux réflexions générales sur la conservation. Cet inventaire est utile pour une majorité des forêts, mais dans le cas d'une action

locale, l'inventaire nécessaire doit être compris comme une étape préliminaire à une évaluation en relation avec un ensemble plus large (forêt, région, pays). Les questions de gestionnaire que nous souhaiterions entendre aujourd'hui ne sont pas « quelles sont les espèces protégées ici présentes ? » ou « ...de l'annexe II de la directive habitat ? » mais bien :

- ✓ Quelles sont les espèces présentes ici et quelles sont celles qui sont les plus intéressantes ?
- ✓ Les espèces présentes sont-elles plus intéressantes ou plus nombreuses ici que dans d'autres stations de la forêt ou dans d'autres forêts comparables ?
- ✓ Où et comment vivent-elles ? Quels sont les habitats, traits de vie et déterminants de la survie de ces espèces ?
- ✓ Quels sont les impacts des activités forestières sur ces espèces et quelles sont les règles de gestion compatibles avec leur conservation ?

BIBLIOGRAPHIE

- ABERLENC, H.-P., 1987 - Coléoptères de l'Ardèche, premier supplément à l'inventaire de J. Balazuc (1984). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 56 (10) : 320 - 349.
- ADAMUS, P. R., CLOUGH, G. C., 1978 - Evaluating species for protection in natural areas. *Biological Conservation*, 13 : 165 - 178.
- ALET, B., 1986 - L'oiseau dans le géosystème. Essai de cartographie de l'avifaune dans le massif de Grésigne (Tarn). *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 57 (3) : 343 - 361.
- ALLEMAND, R., 1981 - Captures aux pièges à vin. *L'Entomologiste*, 37 (2) : 101.
- ALLEMAND, R., 1986 - Captures de *Hesperophanes (Trichoferus) pallidus* Olivier (Col. Cerambycidae). *L'Entomologiste*, 42 (3) : 176.
- ALLEMAND, R., 1995 - Identification et répartition des espèces françaises d'*Ischnomera (Coleoptera Oedemeridae)*. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 64 (3) : 137 - 142.
- ALLEMAND, R., ABERLENC, H.-P., 1991 - Une méthode efficace d'échantillonnage de l'entomofaune des frondaisons : le piège attractif aérien. *Bulletin de la société Entomologique Suisse*, 64 : 293 - 305.
- ALLEMAND, R., CONSTANTIN, R., BRUSTEL, H., 1999 - Inventaire commenté des Lycidae de la Faune de France. Redécouverte de *Benibotarus alternatus* (Fairmaire) dans les Pyrénées. (Coleoptera, Cantharoidea). *Bull. Soc. Ent. France*, 104 (1) : 91 - 100.
- ALM, S. R., HALL, F. R., MC GOVERN, T. P., WILLIAMS, R. N., 1986 - Attraction of *Glischrochilus quadri-signatus* (Coleoptera : Nitidulidae) to Semiochemicals : Butyl Acetate and Propyl Propionate. *Journal of Economic Entomology*, 79 (3) : 654 - 658.
- ALZIAR, G., BERGER, P., CORNET, M., DOGUET, S., LESEIGNEUR, L., MALAUSA, J.C., PONEL, P., sans date - Liste régionale des espèces déterminantes d'insectes en P.A.C.A.: 10 p.
- ANDRE, J., 1989 - L'inventaire écologique des espèces, une réponse pour identifier des espaces d'intérêt faunique. Un exemple : l'inventaire national des mollusques terrestres continentaux. In DE BEAUFORT, F., MAURIN, H. (éds.) 1989 - Utilisation des inventaires d'Invertébrés pour l'identification et la surveillance d'espaces de grand intérêt faunistique. *Inventaires de Faune et de Flore*, 53. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 9 - 29.
- ANDREI-RUIZ, M. C., 1996 - Système permettant d'échantillonner le houppier des grands arbres. *L'Entomologiste*, 52 (4) : 153 - 155.
- ANDRIEU-PONEL, V., PONEL, P. 1999 - Human impact on mediterranean wetland coleoptera: an historical perspective at tourves (var, france). *Biodiversity & Conservation*, 8 (3) : 391 - 407.
- Anonyme, 1998 - Volet agricole du projet de coalition entre le S.P.D. et les Verts. *Germagri, numéro spécial*, 206, 4 p.
- ANTONSSON, K., 1998 - Zoom projet - Le doux parfum du succès pour un obscur coléoptère. *Natura 2000, Lettre d'information nature, commission européenne (DG XI)* : 4 - 6.
- ARNAIZ, L., 1996 - Nuevas aportaciones corológicas de Coleoptera Buprestidae para la Peninsula Ibérica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 14 : 64.
- BABUDER, G., POHLEVEN, F., BRELIH, S., 1996 - Selectivity of synthetic aggregation pheromones Linoprax and Pheroprax in the control of the bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) in a timber storage yard. *J. Appl. Ent.*, 120 : 131 - 136.
- BACHELARD, P., 1999 - Observations de deux coléoptères rares dans le département de l'Allier (Col. Cerambycidae et Buprestidae). *Arvensis*, 12 : 2 - 4.
- BAKKE, A., KVAMME, T., 1978 - Kairomone response by the predators *Thanasimus formicarius* and *Thanasimus rufipes* to the synthetic pheromone of *Ips typographus*. *Norw. J. Ent.*, 25 : 41 - 43.
- BALAZUC, J., 1984 - Coléoptères de l'Ardèche, contribution à l'inventaire d'une faune régionale. *Société linnéenne de Lyon éds.*, Lyon, 334 p.
- BALAZUC, J., DESCARPENTRIES, A., 1964a - Sur *Lampra gautieri* Bruyant et quelques autres Buprestidae fossiles des schistes de Menat (Puy-de-Dôme) (Col.). *Bull. Soc. Ent. de France*, 69, janv.-fév. 1964 : 47 - 56.
- BALAZUC, J., DESCARPENTRIES, A., 1964b - Sur *Lampra gautieri* Bruyant et quelques autres Buprestidae fossiles des schistes de Menat (Puy-de-Dôme) (Col.) (suite et fin). *Bull. Soc. Ent. de France*, 69, mars-avr. 1964 : 101 - 108.
- BALL, S.G., KEY, R.S., 1997 - The management of ancient trees for the benefit of their saproxylic invertebrate fauna : the British experience. Colloquy on conservation, management and restoration of habitats for invertebrates : enhancing biological diversity. *Environmental encounters*, 33 : 84 - 93.
- BARAUD, J., 1993 - Les Coléoptères *Lucanoidea* de l'Europe et du nord de l'Afrique. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 62 (2) : 42 - 64.
- BARAUD, J., MORETTO, P., 1986 - Remarques au sujet des *Eupotosia* Miksic de la faune de France (Col. Cetoniidae). *L'Entomologiste*, 42 (3) : 143 - 144.

- BARBALAT, S., 1995a - Influence de l'exploitation forestière sur trois familles de coléoptères liés au bois dans les Gorges de l'Areuse. *Rev. Suisse Zool.*, 103 (2) : 1 - 12.
- BARBALAT, S., 1995b - Efficacité comparée de quelques méthodes de piégeage sur certains coléoptères et influence de l'anthophilie sur le résultat des captures. *Bull. Soc. Neuchâteloise des Sciences Naturelles*, 118 : 39 - 52.
- BARBALAT, S., 1997 - Influence de l'exploitation et des structures forestières sur quatre familles de coléoptères (Lucanidae, Scarabaeidae phytophages, Buprestidae et Cerambycidae) dans les Gorges de l'Areuse (Neuchâtel, Suisse). *Thèse, Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel. Laboratoire d'Ecologie Animale et d'Entomologie*, 143 p.
- BARBALAT, S., GÉTAZ, D., 1999 - Influence de la remise en exploitation de taillis-sous-futaie sur la faune entomologique. *Schweiz. Z. Forstwes*, 150 (1999) 11 : 429 - 436.
- BARBAULT, A., 1993 - La biodiversité : un intérêt nouveau pour la diversité biologique. *In La biodiversité - Notions et réalités. E.N.G.R.E.F., A.O.M.E.* : 13 - 15.
- BARBAULT, R., 2000 - Recherche fondamentale et pratiques de conservation : un dialogue indispensable. *In BARRE, V., BIGAN, M., GIRAL, J., (Coord.) 2000 - Devenir des populations animales et végétales introduites ou réintroduites: déclin ou prolifération?. Revue d'écologie (le terre et la vie), supplément 7:* 11 - 17.
- BARTHE, E., 1928 - Tableaux analytiques des Coléoptères de la Faune Franco-Rhénane, Familles LIII, LIV, *Cerophytidae, Eucnemidae. Miscellanea Entomologica*, XXXI, 48 p.
- BARTHOD, Ch., 1993 - La conférence des nations-unies sur l'environnement et le développement (Rio de Janeiro, 3-14 juin 1992) et la Forêt. *Revue Forestière Française*, XLV (1) : 7 - 25.
- BARTHOD, Ch., CHEVALIER, B., ROMAND-AMAT, B., 1998 - Que retenir du XI^e congrès forestier mondial (Antalya, octobre 1997) ?. *Revue Forestière Française*, L (2) : 180 - 184.
- BARTHOD, Ch., OLLAGNON, H., 1993 - Vers une gestion patrimoniale de la protection et de la qualité biologique des forêts. *Revue Forestière Française*, XLV (2) : 159 - 163.
- BARTHOD, Ch., TOUZET, G., 1994 - De Strasbourg à Helsinki. Les deux premières conférences ministérielles pour la protection des forêts en Europe. *Revue Forestière Française*, XLVI (4) : 319 - 334.
- BASSET, Y., 1985 - Comparaison de quelques méthodes de piégeage de faune dendrobie. *Bull. Romand Entomol.*, 3 : 1 - 14.
- BELLAN, G., 1984 - Indicateurs et indices biologiques dans le domaine marin. *Bull. Ecol.*, 15 (1) : 13 - 20. (*in Blandin, 1986*)
- BENSE, U., 1995 - Longhorn beetles, illustrated key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe. *Druckerei Steinmeier, Nördlingen, Germany*, 512 p.
- BERGLUND, H., JONSSON, B. G., 1999 - Distribution of plants, lichens and wood-inhabiting fungi on small isolated forest patches. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May - 3 June 1999, Umeå, Sweden*) Submitted abstract, 1 p.
- BETIS, L., 1908 - Synopsis des Coléoptères du Var. *Imprimerie Négro, Draguignan*, 969 p.
- BIANCO, J.L., 1998 - La forêt: une chance pour la France. *Revue Forestière Française*, 6 : 487 - 607.
- BINON, M., GICQUEL, J.M., SECCHI, F., 1998 - Les coléoptères d'une cavité de chêne, en forêt domaniale d'Orléans. *L'Entomologiste*, 54 (2) : 65 - 67.
- BINON, M., ROUGON, D., SECCHI, F., 2000 - Longicornes du Loiret (*Coleoptera Cerambycidae*). *L'Entomologiste* 56 (5) : 181 - 194.
- BILY, S., 1976 - *Phaenops formaneki* Jakobson (Coleoptera, Buprestidae), with description of a new subspecies. *Acta ent. Bohemoslov.*, 73 : 32 - 35.
- BIZOUARD, T., 1993 - Notes de chasse et observations diverses - A propos de *Rosalia alpina* L. en Corse (*Col. Cerambycidae*). *L'Entomologiste*, 49 (5) : 266.
- BLACKMORE, S., 1996 - Knowing the Earth's Biodiversity : Challenges for the infrastructure of Systematic Biology. *Science*, 274 : 63 - 64.
- BLANDIN, P., 1986 - Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Association « Atelier vert de la forêt de Fontainebleau », Contrat du Ministère de l'Environnement N°82 160 : « Synthèse et évaluation des recherches sur la mise au point d'indicateurs biologiques permettant de caractériser l'état et les transformations des écosystèmes. ».* *Bull. Ecol.*, 17 (4) : 215 - 231 ; 291 - 306.
- BLANDIN, P., 1989 - Sur la richesse spécifique et la rareté comme critères d'évaluation des systèmes écologiques. *In DE BEAUFORT, F., MAURIN, H. Eds. - Utilisation des inventaires d'Invertébrés pour l'identification et la surveillance d'espaces de grand intérêt faunistique. Inventaires de Faune et de Flore*, 53. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 71 - 80.
- BLANDIN, P., 1995 - Les forêts : Développement ou conservation durable ?. *Courrier de l'Environnement de l'I.N.R.A.*, 25 : 47 - 52.

- BLANDIN, P., LUCE, J.-M., 1994 - La surveillance des systèmes écologique et de la biodiversité. Problème conceptuels et méthodologiques. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 99 (n spécial) : 39 - 54.
- BOCQUILLON, J.-C., 1997 - Note de chasse - *Scintillatrix festiva* Linné (Col. Buprestidae) est arrivé dans l'Oise. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 31 : 151.
- BODDY, L., 1999 - Fungal community ecology and wood decomposition processes : from standing tree to complete decay of coarse woody debris. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden*) Submitted abstract, 1 p.
- BONNEAU, P., 1984 - Deux captures intéressantes à la Sainte-Baume (Col. *Cerambycidae*). *l'Entomologiste*, 40 (1) : 26.
- BOUCHÉ, M., 1990 - Ecologie opérationnelle assistée par ordinateur. *Masson, Paris*, 572 p.
- BOUCHE, S., 1998 - Délimitation des zones naturelles en France et à l'étranger (Introduction aux sujets exposés et débattus au cours du séminaire). in MAURIN, H., LE LAY, G., DE FERAUDY, E., 1998 - *Zoner les espaces naturels ? Objectifs, méthodes et perspectives (séminaire du 2 décembre 1996)*. Collection *Patrimoines Naturels*, 33, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris : 11 - 14.
- BOURDONNÉ, J.-C., VINCENT, R., 1981 - Matériaux pour un catalogue des Coléoptères des Pyrénées (Première partie). *L'Entomologiste*, 37 (3) : 147 - 152.
- BOURGOIN, T., 1983 - *Clytini* (Col. *Cerambycidae*) en forêt de Saint-Germain-en-Laye (78). *Ent. gall.* 1 (1) : 4.
- BOUVAREL, P., 1994 - La diversité biologique : Notion ambiguë. *Revue Forestière Française*, XLVI (1) : 46 - 48.
- BOUYON, H., 1999a - Petites bêtes, grandes raretés : *Rhizophagus simplex* Reitter et *Mycetophagus populi* F. en forêt de Fontainebleau. *Le Coléoptériste*, 37 : 191 - 192.
- BOUYON, H., 1999b - Quelques coléoptères remarquables des chênes du massif forestier de Saint-Germain. *Le Coléoptériste*, 37 : 169 - 172.
- BOUYON, H., SOLDATI, F., SOLDATI, L., 1999 - Les *Corticus* Piller & Mitterpacher, de France. *C. bicoloroides* Roubal, espèce nouvelle pour la faune de France (Coleoptera, Tenebrionidae). *Bull. Soc. Ent. de France*, 104 (5) : 441 - 445.
- BRATTLI, J., G., ANDERSEN, J., NILSSEN, A.C., 1998 - Primary attraction and host tree selection in deciduous and conifer living Coleoptera : Scolytidae, Curculionidae, Cerambycidae and Lymexylidae. *J. Appl. Ent.*, 122 : 345 - 352.
- BRATTON, J., ANDREWS, J., 1991 - Wildlife habitat management - Invertebrate conservation - principles and their application to broad-leaved woodland. *British Wildlife*, 2 : 335 - 344.
- BRIN, A., 1999 - Comment préserver le Grand Capricorne (*Cerambyx cerdo*, L.) dans un réseau bocager traversé par l'A 28. *Mémoire d'Ingénieur, E.S.A.P.*, 58 p.
- BRUNEAU DE MIRE, P., 1994 - La protection des Insectes en Ile-de-France. Le cas des Coléoptères. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 19 : 7 - 15.
- BRUNEAU DE MIRE, P., 1995 - Plaidoyer pour une liste rouge. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 23 : 21 - 51.
- BRUNEAU DE MIRÉ, P., 1999 - L'Homme et la biodiversité, le cas de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Ent. de France*, 104 (5) : 487 - 492.
- BRUSTEL, H., 1997, Deux nouvelles localités Françaises pour *Paratillus carus* NEWMAN, 1840 (col. Cleridae), *L'Entomologiste*, 53 (4) : 159.
- BRUSTEL, H., 1998a - Utilisation de bioindicateurs entomologiques forestiers pour une gestion patrimoniale des forêts de feuillus de Midi-Pyrénées : Application en forêt domaniale de Grésigne, rapport de fin d'étude (ONF, ENMP, ESAP), 92 p. + Annexes.
- BRUSTEL, H., 1998b - Les Coléoptères saproxyliques, bio-indicateurs de la qualité des milieux forestiers. Cas des forêts feuillues métropolitaines en plaines et collines. In *Actes colloque « Les insectes, bio-indicateurs de la qualité des milieux » U.E.F., AIDEC (Dijon, 2,3 et 4/12/1997) ; Apport de l'entomologie à une politique de développement durable, cahier de l'AIDEC*, 36 : 173 - 184.
- BRUSTEL, H., 2000 - Comparaison des Sylvicultures et Coléoptères saproxyliques. (Convention d'étude ESAP / IDF Toulouse du 21/04/1999) ESAP, 32 p.
- BRUSTEL, H., 2001a - Etude préliminaire au document d'objectif en forêt domaniale de Grésigne (Tarn), Coléoptères saproxyliques, (Convention d'étude ESAP / ONF SID Castres du 16/12/1999) document de synthèse, ESAP, 22 p.
- BRUSTEL, H., 2001b - Sur les traces de Bauduer et de Delherm de Larcenne : Coléoptères saproxyliques des vieux chênes lièges gascons. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 29 (3) : 3 p.
- BRUSTEL, H., 2001c - « Oh, cette Grésigne ! », données faunistiques nouvelles pour cette forêt (Coleoptera), (deuxième supplément au catalogue de Jean Rabil, 1992, 1995). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 106 (5) : 473-482.

- BRUSTEL, H., BERGER, P., COCQUEMPOT, C., (accepté 31/10/2000 ; *sous presse*) *- Catalogue des Cerambycidae et Vesperidae de la faune de France (Coleoptera). *Annales de la Société Entomologique de France* : 24 p.
- BRUSTEL, H., CLARY, J., 2000 - « Oh, cette Grésigne ! », acquisitions remarquables pour cette forêt et le sud-ouest de la France : données faunistiques et perspectives de conservation (Coleoptera), (premier supplément au catalogue de Jean Rabil, 1992, 1995). *Bull. Soc. Ent. de France*, 105 (4) : 357 - 374.
- BRUSTEL, H., FREEMAN, J.-C., VALLADARES, L., VAN MEER, C. 2001 - Données originales sur quelques Cerambycidae des Pyrénées et régions voisines (Coleoptera). *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 29 (1) : 11 - 20.
- BRUSTEL, H., ROGÉ, J., 1998 - Sur quelques Coléoptères rares ou peu connus du sud-ouest de la France. *L'Entomologiste*, 54 (5) : 203 - 209.
- BRUSTEL, H., ROGÉ, J., 1999 - Sur quelques Coléoptères rares ou peu connus du sud-ouest de la France, (2° partie). *L'Entomologiste*, 55 (3) : 91 - 101.
- BRUSTEL, H., VAN MEER, C., 1999 - Sur quelques éléments remarquables de l'entomofaune saproxylique pyrénéenne et des régions voisines (Coleoptera). *Bull. Soc. Ent. de France*, 104 (3) : 231 - 240.
- BUCHHOLZ, L., 1987 - The description of the larva and pupa of *Podeonius acuticornis* (Germar, 1824) (Coleoptera, Elateridae) with notes on its taxonomy, biology, and geographical distribution. *Bull. Ent. de Pologne*, 56 : 861 - 881.
- BUCKLAND, P. C., COOPE, G. R., 1991 - A Bibliography and Literature Review of Quaternary Entomology. J.R. Collins Publications, Department of Archaeology & Prehistory, University of Sheffield, 85 p.
- BUCKLAND, P.C., DINNIN, M.H., 1993 - Holocene woodlands, the fossil insect evidence. In « Dead wood matters : the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain ». KIRBY, K. J., DRAKE, C. M. *English Nature Sciences*, 7 : 6 - 20.
- BUREL, F., 1989 - Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology*, 2 (4) : 215 - 226.
- BURGMAN, M. A., LINDENMAYER, D. B., 1998 - Conservation Biology for the Australian Environment. *Surrey Beatty & sons* : 380 p.
- BYERS, J. A., 1992 - Attraction of bark beetles, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliatus*, and *Trypodendron domesticum* and other insects to short chain alcohols and monoterpenes. *Journal of Chemical Ecology*, 18 : 2385 - 2402.
- BYERS, J.A., 1999 - Effects of attraction radius and flight paths on catch of scolytid beetles dispersing outward through rings of pheromone traps. *Journal of Chemical Ecology*, 25 (5) : 985 - 1005.
- CAILLOL, H., 1935 - Les xylophages provençaux. *Bulletin « Le Chêne »*, 40 (3-4) : 193 - 209.
- CALLOT, H., 1994 - *Hypocoelus procerulus* Mannerheim (Col. Eucnemidae) en Alsace. *Bull. Soc. Ent. de Mulhouse*, Oct.Déc. 1994 : 83.
- CALLOT, H., 1995 - Coléoptères des branchages et tiges mortes de taillis. Essai d'inventaire pour l'Alsace. *Bull. Soc. Ent. de Mulhouse*. janv.mars 1995 : 1 - 10.
- CALLOT, H., 1998 - Catalogue et Atlas des Coléoptères d'Alsace - Tome 9 - « Clavicornes »1, *Trogositidae*, *Byturidae*, *Rhizophagidae*, *Cucujidae*, *Erotylidae*, *Phalacridae*, *Mycetophagidae*, *Colydiidae*, *Endomychidae*, *Coccinellidae*, *Sphindidae*. *Société Alsacienne d'Entomologie. Musée zoologique de l'université et de la ville de Strasbourg*, 123 p.
- CALLOT, H., 1999 - *Rhopalocerus rondanii* Villa pas si mythique que ça, du moins en Alsace ! (Col. *Colydiidae*). *L'Entomologiste*, 55 (1) : 1 - 9.
- CALLOT, H., 2001 - *Corticeus (Paraphloeus) longulus* Gyllenhal, nouveau pour la faune de France (Coleoptera, Tenebrionidae). *Bull. Soc. ent. Mulhouse*, 57 (1) : 8 - 9.
- CALLOT, H., SCHOTT, C., 1991 - Catalogue et Atlas des Coléoptères d'Alsace - Tome 3 - *Elateridae*, *Buprestidae*, *Cerophytidae*, *Eucnemidae*, *Throscidae*. *Société Alsacienne d'Entomologie. Musée zoologique de l'université et de la ville de Strasbourg*, 100 p.
- CAMBEFORT, Y., 1994 - Diversité des Coléoptères Scarabeidae. In Journée d'étude sur la conservation de la Biodiversité entomologique, Paris, 6 mars 1993. *Bull. Soc. Ent. de France*, 99 (numéro spécial) : 87 - 92.
- CANADAY, C.L., 1987 - Comparison of insect fauna captured in six different trap types in a Douglas-fir forest. *The Canadian Entomologist*, 119 : 1101 - 1108.
- CANTONNET, F., CASSET, L., TODA, G., 1997 - Coléoptères du massif de Fontainebleau et de ses environs. *Assoc. des naturalistes de la vallée du Loing et du massif de Fontainebleau*, 251 p.
- CANTOT, P., PHALIP, M., MARTINEZ, M., 1990 - Le capricorne de l'Eucalyptus acclimaté en Corse, menace-t-il le continent ? *Phytoma*, n°415 : 43 - 46.
- CARBIENER, D., 1996 - Pour une gestion écologique des forêts européennes . *Courrier de l'Environnement de l'I.N.R.A.*, 29 : 19 - 38.

- CARILLON, R., 1979 – L'agriculture avant toute chose ! Pour cela, l'intensification. *Etudes du CNEEMA*, 448, 60 p.
- CASTELLA, E., SPEIGHT, M.C.D., 1996 - Knowledge representation using fuzzy coded variables : an example based on the use of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands. *Ecological Modelling*, 85 : 13 - 25.
- CECCHI, B., BARTOLOZZI, L., 1997 - I Coleotteri xilofagi e subcorticicoli del Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi, Monte Falterona e Campigna. *Boll. Soc. entom. ital.*, 129 (2) : 119 - 139.
- CHANSIGAUD, V., 1997 – Les invertébrés. Problèmes posés et solutions envisagées pour leur conservation. Mémoire de stage DEA 96/97 Environnement Temps Espaces Sociétés, Orléans, 96 p.
- CHARARAS, C., 1983 - Régime alimentaire et activités osidasiques des insectes xylophages. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 108 (3) : 389 - 397.
- CHARARAS, C., 1987 - Sélection de la plante-hôte par les Scolytidae et mécanismes d'installation des Insectes (attraction primaire et attraction secondaire). *Bull. Soc. Ent. de France.*, 91 (5-6) : 137 - 160.
- CHARARAS, C., BERTON, A., 1961 - Nouvelle méthode d'analyse des exhalaisons terpéniques de *Pinus maritima* et comportement de *Blastophagus piniperda* (Col. Scolytidae). *Revue de Pathologie végétale et d'Entomologie agricole de France*, 39 (4) : 235 - 242.
- CHASSAIN, J., 1992a - Contribution à la connaissance du sous-genre *Brachygonus* Buysson 1912 avec description d'une espèce nouvelle (Col. Elateridae). *l'Entomologiste*, 48 (6) : 323 - 335.
- CHASSAIN, J., 1992b - *Ectamenogonus montandoni*, espèce nouvelle pour la faune de France (Col. Elateridae). *l'Entomologiste*, 48 (6) : 289 - 295.
- CHASSAIN, J., VAN MEER, C., 2000 - Données complémentaires sur la distribution du genre *Hylis* (Col. Eucnemidae) en France. *L'Entomologiste*, 56 (3) : 119 - 125.
- CHÉNIER, J.V.R., PHILOGÈNE, B. J. R., 1989 – Evaluation of three trap designs for the capture of conifer-feeding beetles and other forest coleoptera. *Can. Ent.*, 121 : 159 - 167.
- CHIRON, R., 1999 - Les champignons lignicoles. *Mémoire bibliographique, E.S.A.P.*, 35 p.
- CHRISTENSEN, M., EMBORG, J., 1996 - Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 85 (1-3) : 47 - 51.
- CLEU, H., 1950 - Les Cérambycides des Cévennes médianes. *L'Entomologiste*, VI (1), 1 - 4.
- COACHE, A., GOMPEL, N., 1995 - Insectes Coléoptères rencontrés sur les crêtes de Lure et de Pelegrine (Alpes de Haute Provence). *Compte rendu d'étude ICAHP pour ONF*, (1), 43 p.
- COCQUEMPOT, C., 1982 - Les *Cerambycidae* d'Indre-et-Loire. *L'Entomologiste*, 38 (6) : 251 - 255.
- COBOS, A., 1986 - *Fauna Iberica de Coleopteros Buprestidae*. Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Madrid, 426 p.
- CODY, M.L., 1986 – Diversity, rarity, and conservation in mediterranean-climate regions. In COULE, M., Conservation Biologie. The science of scarcity and diversity. Chapter 7. *Sinauer Assoc.* : 123 - 152.
- COLAS, G., 1974 – Guide de l'entomologiste. L'entomologiste sur le terrain ; Préparation Conservation des insectes et des collections. *Eds N. Boubée & Cie*, Paris, 329 p.
- COLLINS, N.M., WELLS, S.M., 1987 - Invertébrés ayant besoin d'une protection spéciale en Europe. *Council of Europe Eds., Strasbourg*, 170 p.
- COLWELL, R. K., CODDINGTON, J. A., 1994 - Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions the Royal Society London, Series B - Biological*, 345 (1311) : 101 - 118.
- CONDRILLIER, G., 1951 - Contribution à la faune entomologique de la forêt de la Sainte-Baume. *l'Entomologiste*, VII (1) : 18 - 28.
- CONSEIL DE L'EUROPE, 1988 - Recommandation R (88) 10 du comité des ministres aux états membres pour la conservation des organismes saproxyliques et leurs biotopes, 2 p.
- CONSEIL DES COMMUNAUTÉS EUROPÉENNES, 1992 – Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvage. *Journal officiel des Communautés européennes*, L206 (22-VII-1992) : 7 - 49.
- COMPTE, A., 1988 - Buprestidos de la provincia de Madrid (Coleopteros). *Actas III Congreso Ibérico de Entomologia*, Granada : 323-332.
- COUDROY, J.-P., 1979 - Contribution à l'étude écologique et biocénotique des insectes xylophages du Sapin (*Abies alba*) en Vallée d'Ossau, Pyrénées Atlantiques. *Thèse d'Ecologie Appliquée, Université d'Orléans*, 252 p.
- COURTECUISSÉ, R., 2000 - Mécanismes de décomposition du bois par les polypores. *Arborescences*, 85 : 20.
- CREPIN, L., 1979 - Chasse sous les écorces de platane. Note complémentaire. *Bull. Soc. Ent. Mulhouse.*, juill-sept. 1979 : 37 - 39.
- CURLETTI, G., 2000 - Gli *Agrilus* della spedizione « Radeau des Cimes » - Gabon 1999 (Coleoptera, Buprestidae). *Lambillionea*, C, 3 : 459 - 470.

- CZOKAJLO, D., TEALE, S.A., 1999 - Synergistic effect of ethanol to alpha-pinene in primary attraction of the larger pine shoot beetle, *Tomicus piniperda*. *Journal of Chemical Ecology*, 25 (5) : 1121 - 1130.
- DAJOZ, R., 1948 - Notes de chasse en Indre et Loire. *L'Entomologiste*, IV (1) : 50 - 53.
- DAJOZ, R., 1964 - Les coléoptères des fleurs de chêne vert (*Quercus ilex*) dans le massif des Albères (Pyrénées-Orientales). *L'Entomologiste*, 20 (3) : 60 - 73.
- DAJOZ, R., 1965 - Catalogue des coléoptères de la forêt de la Massane. *Vie et Milieu*, 9 (Supplément), 207 p.
- DAJOZ, R., 1966a - Ecologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie. (1ère partie). *Vie et milieu*, série C, 17 (1) : 531 - 636.
- DAJOZ, R., 1966b - Ecologie et biologie des coléoptères xylophages de la Hêtraie (fin). *Vie et Milieu*, 17 (2) - série C : 637 - 763.
- DAJOZ, R., 1970 - Précis d'Ecologie. *Dunod, Paris* : 357 p.
- DAJOZ, R., 1971 - Sur trois coléoptères du Massif du Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Cahiers des Naturalistes, Bull.N.P.*, n.s. 27 : 13 - 20.
- DAJOZ, R., 1974 - Dynamique des Populations. *Collection d'Ecologie, Masson et Cie.* : 301 p.
- DAJOZ, R., 1977 - Coléoptères : *Colydiidae* et *Anommataidae* paléarctiques. *Faune de l'Europe et du bas - sin méditerranéen*, Masson, Paris, (8), 275 p.
- DAJOZ, R., 1981 - Note sur les Coléoptères d'un champignon Ascomycète de Tunisie. *L'Entomologiste*, 37 (4-5) : 203 - 211.
- DAJOZ, R., 1985 - Répartition géographique et abondance des espèces du genre *Triplax* Herbst (Coléoptères, *Erotylidae*). *L'Entomologiste*, 41 (3) : 133 - 145.
- DAJOZ, R., 1990 - Coléoptères et Diptères du Pin à crochets dans les Pyrénées-Orientales. Etude biogéographique et écologique. *L'Entomologiste*, 46 (6) : 253 - 270.
- DAJOZ, R., 1998 - Les insectes et la forêt ; Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier. *Lavoisier, Paris, Technique & Documentation*, 594 p.
- DAUGUET, P., 1993 - Dix ans de chasse en Vallouise (Hautes-Alpes). (Conférence du 17-XI-1992). *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 16 : 49 - 54.
- DAUGUET, P., 1994 - Captures intéressantes en Corse. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 20 : 17 - 18.
- DAUGUET, P., 1996 - Remarques sur le piégeage aérien. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 26 : 57.
- DAUGUET, P., 1997 - Le piégeage aérien - Techniques, Performances, Discussion. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 29 : 57 - 65.
- DAUGUET, P., 2000 - Queyras et Guillestrois : paradis pour entomologistes ?. *Le Coléoptériste*, 38 : 11 - 15.
- DE BEAULIEU, J.L., ANDRIEU, V., PONEL, P., REILLE, R., LOWE, J.J., 1994 - The weichselian lateglacial in southwestern europe (iberian peninsula, pyrénées, massif central, northern apennines). *Journal of quaternary science* 9 (2) : 101 - 107.
- DE GROOT, P., DE BARR, G.L., 1998 - Factors affecting capture of the white pine cone beetle, *Conophthorus coniperda* (Schwarz) (Col. Scolytidae) in pheromone traps. *J. Appl. Ent.*, 122 : 281 - 286.
- DE RICQLES, A., 1993 - Les racines épistémologiques de la biodiversité : du mot au concept. In *La biodiversité - Notions et réalités. E.N.G.R.E.F., A.O.M.E.* : 9 - 12.
- DECONCHAT, M., 1999 - Exploitation forestière et Biodiversité - Exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. *Thèse de doctorat de L'Université Paul Sabatier (Toulouse III)*, 191 p.
- DEFAUT, B., 1994 - Les synusies orthoptériques en région paléarctique occidentale. *Association des Naturalistes de l'Ariège éditions*, 275 p.
- DEGALLIER, N., ARNAUD, P., 1995 - Utilisation du piège d'interception. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 23 : 57 - 58.
- DEHARVENG, L., BEDOS, A., 1995 - ECOBASE/Soil, a programme for data management and biodiversity analysis of soil animal communities. 4th seminar on Apterygota, Bialowieza, Poland, 1994. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 64 : 335 - 340.
- DEHARVENG, L., DALENS, H., DRUGMAND, D., SIMON-BENITO, J.C., DA GAMA, M.M., SOUSA, P., GERS, C., BEDOS, A., 2000 - Endemism mapping and biodiversity conservation in western Europe : an Arthropod perspective. *Belgian Journal of Entomologie*, 2 (1) : 59 - 75.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1951 - Les bois décomposés. Chapitre XVI In *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux*. Supplément n°1 à « *Vie et Milieu* », *Hermann et Cie Eds* : 227 - 240.
- DELGADO-CASTILLO, L., DELOYA, C., 1990 - Observaciones sobre los macro-coleopteros saproxilofilos de los bosques tropicales subcaducifolios de acahuizotla, Guerrero, Mexico. *Folia Entomol.Mex.*, 80 : 281 - 282.
- DELHERM DE LARCENNE, L'abbé E., 1877 - Catalogue des insectes coléoptères trouvés jusqu'à ce jour dans les départements du Gers et du Lot-&-Garonne. *Travaux de la Société d'agriculture, Sciences et Arts d'Agen*, V, première partie : 5 - 39 ; deuxième partie : 41 - 96 ; troisième partie : 5 - 57 ; quatrième partie : 59 - 142 ; Appendice I (E. Abeille de Perrin) : 1 - 3.

- DELPECH, R., DUMÉ, G., GALMICHE, P., TIMBAL, J., 1988 - Typologie des Stations Forestières - Vocabulaire. *Ministère de l'agriculture/Direction des forêts, I.D.F.* Eds, 243 p.
- DELPY, D., BURLE, F., 1992 - Contribution à la connaissance des Coléoptères du Lot et des causses du Quercy. III. - *Elateridae*. *L'Entomologiste*, 48 (2) : 93 - 98.
- DELVARE, G., ABERLENC, H.P., 1989 - Les Insectes d'Afrique et d'Amérique Tropicale. - Clés pour la reconnaissance des Familles. *C.I.R.A.D., Prifas, Acridologie opérationnelle - Ecoforce internationale*, 298 p.
- DENDALETCHÉ, C., 1973 - Guide du naturaliste dans les Pyrénées Occidentales, Moyennes montagnes. *Delachaux et Niestlé*, Neuchâtel et Paris, 347 p.
- DENOSMAISON, J.C., VERNIER, D., 1989 - Coléoptères intéressants capturés en Forêt de Compiègne. *L'Entomologiste*, 45 (2) : 88.
- DERLETH, P., BÜTLER, R., SCHLAEPFER, R., 2000 - Le Pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) : un indicateur de la qualité écologique de l'écosystème forestier du Pays-d'Enhaut (Préalpes suisses). *Schweiz. Z. Forstwes*, 151 (8) : 282 - 289.
- DESCIMON, H., 2001 - A propos de la Thaïs d'Honorat (morphe *honorati* de la Proserpine, *Zerynthia rumi* - *na* Esper) (Lepidoptera, Papilionidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 106 (2) : 109 - 126.
- DESPRÈS, A., NORMANDIN, D., 1996 - Les services d'environnement fournis par la forêt : évaluation et régulation. *Cahiers d'économie et sociologie rurales*, 41 : 62 - 91.
- DEUVE, T., PAN, Y., ZHANG, J., 2000 - Recherches sur le genre *Carabus* L. dans les réserves naturelles de Ailao Shan et Wuliang Shan, Yunnan, Chine (Coleoptera, Carabidae). *Bull. Soc. Ent. de France*, 105 (1) : 43 - 51.
- DIPPEL, C., HEIDGER, C., NICOLAI, V., SIMON, M., 1997 - The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (Coleoptera: Scolytidae). *Entomologia Generalis*, 21 (3) : 161 - 175.
- DISNEY, R. H. L., 1986 - Assessments using invertebrates : posing the problem. In : USHER, M.B. ed., *Wildlife Conservation Evaluation*, Chapman & Hall, London : 271 - 293.
- DONALDSON, J. M. I., MC GOVERN, T. P., LADD, T. L., 1986 - Trapping Techniques and Attractants for *Cetoniinae* and *Rutelinae* (Coleoptera : Scarabaeidae). *Journal of Economic Entomology*, 79 (2) : 374 - 377.
- DONALDSON, J. M. I., MC GOVERN, T. P., LADD, T. L., 1990 - Floral Attractants for *Cetoniinae* and *Rutelinae* (Coleoptera : Scarabaeidae). *Journal of Economic Entomology*, 83 (4) : 1298 - 1305.
- DONISTHORPE, H., 1935 - The British Fungicolous Coleoptera. *Ent. Monthly Mag.*, 71 : 21 - 31.
- DÖRING, E., 1955 - Zur Biologie des grossen Eichenbockkäfers (*Cerambyx cerdo* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Populationsbewegungen im Areal. *Zeitschrift Angewandte Zoologie*, 42 : 251 - 373.
- DRURY, W. H., 1974 - Rare species. *Biological Conservation*, 6 (3) : 162 - 169.
- DU CHATENET, G., 1967 - Pièges aériens. *L'Entomologiste*, 23 (1) : 7 - 9.
- DUBOURDIEU, J., 1997 - Manuel d'aménagement forestier. Gestion durable et intégrée des écosystèmes forestiers. *Office National des Forêt, Lavoisier, Tec & Doc.*, 241 p.
- DUBOURDIEU, J., MORTIER, F., HERMELINE, M., 1995 - Biologie et forêt - Biodiversité et gestion des forêts publiques en France : du concept à la pratique. *Revue Forestière Française*, XLVII, 3 : 223 - 229.
- DUELLI, P., 1997 - Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agricultural Ecosystems & Environment*, 62 (2-3) : 81 - 91.
- DUPONT, P., LUMARET, J.P., 1997 - Les invertébrés continentaux et la gestion des espaces naturels. *Ministère de l'Environnement, Réserves Naturelles de France, Publication de l'ATEN, Série Aménagements écologiques*, 258 p.
- DUPUIS, C., 1946 - Captures en forêt de Sénart (S. et O.). *L'Entomologiste*, 2 (6) : 268.
- ECHAUBARD, M., 1994 - Effets des pollutions sur les peuplements entomologiques. In Journée d'étude sur la conservation de la Biodiversité entomologique, Paris, 6 mars 1993. *Bull. Soc. Ent. de France*, 99 (numéro spécial) : 19 - 38.
- EIDT, D. C., 1995 - The importance of insect taxonomy and biosystematics to forestry. *The Forestry Chronicle*, 71 (5) : 581 - 583.
- ELZINGA, R. J., 1978 - Fundamentals of Entomology. (Fourth Edition), *Prentice-Hall, New Jersey*, 475 p.
- EYRE, M. D., 1994 - Invertebrates in monitoring environmental quality and change. *British Journal of Entomology and Natural History*, 7 (Supp. 1) : 27 - 35.
- EYRE, M. D., RUSHTON, S. P., 1989 - Quantification of conservation criteria using invertebrates. *Journal of Applied Ecology*, 26 : 159 - 171.
- FALCOZ, L., 1926-1930 - Faune des Coléoptères de la région lyonnaise. Clavicornia. *Ann. Soc. linn. Lyon*, 1926-1927, 73 : 122 - 141 ; 1928, 74 : 105 - 126 ; 1929, 75 : 74 - 86 ; 1930, 76 : 110 - 118.
- FALD, J., JONSELL, M., NORDLANDER, G., BORGKARLSON, A.K., 1999 - Volatiles of bracket fungi *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius* and their functions as insect attractants. *Journal of Chemical Ecology* 25 (3) : 567 - 590.

- FALINSKI, J.-B., 1991 – Le Parc national de Bialowieza et le système intégral des espaces protégés en Pologne. in Patrimoines Naturels Forestiers. *Revue Forestière Française*, numéro spécial : 190 - 206.
- FAURIÉ, C., FERRA, C., MÉDORI, P., DEVAUX, J., 1998 - Ecologie, approche scientifique et pratique. *Lavoisier, Tec & Doc.*, 339 p.
- FETTIG, C.J., SALOM, S.M., PLATT, J.O., 1998 - Mark and recapture studies of *Hylobius pales* (Herbst) (Col. Curculionidae) for measuring bait and trap efficacy. *Journal of Applied Entomology*, 122 (8): 423 - 430.
- FOSSLI, T.E., ANDERSEN, J., 1998 - Host preference of *Cisidae* (Coleoptera) on tree-inhabiting fungi in northern Norway. *Entomologica Fennica*, 9 (2) : 65 - 78.
- FOURNIER, E., Des insectes indicateurs de la restauration de la biodiversité en milieu agricole intensif. Le cas des Carabidés en Beauce. *Insectes*, 118 (3) : 5 - 8.
- FOWLES, A. P., 1997 - The saproxylic quality Index: an evaluation of dead wood habitats based on rarity scores, with examples from Wales. *Coleopterist*, 6 (2) : 61 - 66.
- FOWLES, A. P., ALEXANDER, K. N. A., KEY, R. S., 1999 - The saproxylic quality Index: evaluating wooded habitats for the conservation of dead-wood Coleoptera. *Coleopterist*, 8 (3) : 121 - 141.
- FRANC, V., 1992 - Myrmecophilous beetles of Slovakia with special reference to their endangerment and perspectives for protection. *Acta Universitatis Carolinae Biologica*, 36 : 299 - 324.
- FRANC, V., 1997a - Mycetophilous beetles (Coleoptera mycetophila) - indicators of well preserved ecosystems. *Biologia, Bratislava*, 52 (2) : 181 - 186.
- FRANC, V., 1997b - Old trees in urban environments - Refugia for rare and endangered beetles (Coleoptera). *Acta Universitatis Carolinae Biologica*, 41: 273 - 283.
- FRANZ, H., 1972 – Urwaldrelikte in der Koleopterenfauna des Pannonischen Klimagebietes im Osten Österreichs (Col.). *Folia Entomologica Hungarica*, XXV (19) : 313 - 325.
- FRAVAL, A., 1997 - L'étude des populations: un problème difficile. *Insectes*, 107 (4) : 29 - 30.
- FREEMAN, J.-C., 1998 – *Platydemus dejeani* Laporte de Castelnau et Brullé (Coleoptera Tenebrionidae) une espèce répandue dans les Pyrénées-Atlantiques. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 26 (1) : 1 - 10.
- FREEMAN, J.C., VANMEER, C., 2000 - *Lasiochlaena* Pouzar (= *Ischnoderma* Karst), (Polyporales), un genre de champignon hôte de *Boletophagus interruptus* Illiger (Coleoptera Tenebrionidae) dans les Pyrénées Occidentales : Coléoptères associés et importance patrimoniale. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 28 (1) : 1 - 21.
- FRIESER, R., 1981 - Die Anthribiden der Westpaläarktis einschließlich der Arten der UdSSR (Coleoptera, Anthribidae). *Mitt. Münch. Ent. Ges.*, 71 : 33 - 107.
- FROISSARD, D., LEMESLE, B., 1996 - *Lampra festiva* Linné, 1767 sur *Thuja* (Coleoptera, Buprestidae). *Bulletin de l'Entomologie Tourangelle*, 17 (3-4) : 60 - 62.
- FRONTIER, S., PICHOD-VIALE, D., 1998 - Ecosystèmes, Structure, Fonctionnement, Evolution. (2^e édition), *Dunod.*, Paris, 447 p.
- GADANT, J., 1992 – Le 10^e Congrès forestier mondial. *Revue forestière française*, XLIV (1) : 7 - 11.
- GALIBERT, H., 1932 – Dix-huit années de chasse aux coléoptères dans le bassin de l'Agout (Tarn), Catalogue des espèces recueillies pendant cette période. *Bull. Soc. Hist. Nat. De Toulouse*, 63 : 27 - 477.
- GANGLOFF, L., 1991 - Catalogue et Atlas des Coléoptères d'Alsace - Tome 4 - Lamellicornia, Scarabaeidae, Lucanidae. *Société Alsacienne d'Entomologie. Musée zoologique de l'université et de la ville de Strasbourg*, 106 p.
- GARLAND, S. P., 1983 - Beetles as primary woodland indicators. *Sorby records*, 21 : 3 - 38.
- GARRIGUE, J., MAGDALOU, J. A., 2000 - Suivi forestier et cartographie assistée par système d'information géographique. Réserve Naturelle de la Massane, *travaux 55, Association des amis de la Massane*, 44 p. (+ 1 carte).
- GASTON, K. J., 1994 - Rarity. *Edition Chapman & Hall*, London, 205 p.
- GAUDIN, A., GOMY, Y., SECQ, M., 1999 - Notes de biologie imaginaire et pré-imaginaire sur *Merohister ariasi* (Marseul, 1864) (Coleoptera, Histeridae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 68 (10) : 299 - 304.
- GAUTHIER, C., 1998 - Donner une valeur à la biodiversité. *Cahiers d'économie et sociologie rurales*, 46 - 47 : 6 - 27.
- GAVOY, M.L., 1897-1905 - Catalogue des insectes coléoptères trouvés jusqu'à ce jour dans le département de l'Aude. *Bulletin de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude*, 1897 - Première partie, VIII : 163 - 212 ; 1898 - Deuxième partie, IX : 97 - 124 ; 1901 - Quatrième partie, XII : 97 - 148 ; 1905 - Supplément, XVI : 281 - 308.
- GEISER, R., 1984 - Rote liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. *Naturschutz Aktuell I. Kilda. Greven*: 75 - 107.
- GIMARET, C., 1995 - Méthodes d'échantillonnage et d'évaluation de la biodiversité. *D.E.A., Université Claude Bernard Lyon I*, 39 p.

- GOBERT, E., 1873-1880 - Catalogue raisonné des Insectes Coléoptères des Landes. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 1873 - 7 : 295 - 318 ; 1875 - 9 (2) : 137 - 166 ; 1876 - 10 : 29 - 115 ; 1878 - 12 (1) : 55 - 80 ; 1878 - 12 (2) : 81 - 93 ; 1878 - 12 (3) : 156 - 178. ; 1880, 14 (1) : 46 - 64. ; 1880 - (fin) 14 (2) : 65 - 164.
- GONZALEZ, R., CAMPOS, M., 1995 - A preliminary study on the use of trap-trees baited with ethylene for the integrated management of the olive beetle, *Phloeotribus scarabaeoides* (Bern) (Col., Scolytidae). *J. Appl. Ent.*, 119 : 601 - 605.
- GOOD, J. A., 1997 - The use of Macroinvertebrate Indicator assemblages for Pan-European Habitat Conservation of Saproxylic Communities. Colloquy on conservation, management and restoration of habitats for invertebrates : enhancing biological diversity. *Environmental encounters*, 33 : 94 - 101.
- GOOD, J. A., SPEIGHT, M. C. D., 1996- Saproxylic Invertebrates and their Conservation throughout Europe, « *Draft Copy* », 58 p.
- GOODMAN, D., 1975 - The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quarterly Review of Biology*, 50 (3) : 238 - 266.
- GREEN, E.F., 1996 - Click Beetle is Spoilt Rotten ... *English Nature*, 24 : 10.
- GROUPE DE TRAVAIL « BIODIVERSITÉ ET GESTION DURABLE », 1998 - Présentation des critères et indicateurs de gestion durable des forêts de Midi-Pyrénées. *Direction Régionale de l'Environnement Midi-Pyrénées, Direction Régionale de l'Agriculture et de la forêts Midi-Pyrénées*, 68 p.
- GROVE, S.J., STORK, N.E., 1999 - The conservation of saproxylic insects in tropical forests: a research agenda. *Journal of Insect Conservation* 3 : 67 - 74.
- GUELORGET, O., PERTHUISOT, J.-P., 1984 - Indicateurs biologiques et diagnose écologique dans le domaine paralytique. *Bull. Ecol.*, 15 (1) : 67 - 76. (in Blandin, 1986)
- GUERIN, J.C., 1994 - Perspectives d'évolution de la sylviculture et de l'aménagement forestier dans les forêts françaises. *Bulletin du Conseil Général du G.R.E.F.*, 38 : 33 - 50.
- GUILBOT, R., 1990 - La protection des insectes en France: le point sur la situation actuelle. *Alexandor* 16 (4) : 225 - 231.
- GUSTAFSSON, M., HOLMER, L., STENLID, J., 1999 - Occurrence of fungal species in Norway spruce log from Ramnäs, Sweden. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May - 3 June 1999, Umeå, Sweden*), Submitted abstract, 1 p.
- GUTOWSKI, J. M., 1986 - Species composition and structure of the communities of longhorn beetles (Col., *Cerambycidae*) in virgin and managed stands of *Tilio-Carpinetum stachyetosum* association in the Bialowieza Forest (NE Poland). *Zeitschrift fuer Angewandte Entomologie*, 102 : 380 - 391.
- GUTOWSKI, J. M., 1988 - The role of *Cerambycidae* and *Buprestidae* (Coleoptera) in forest ecosystems and some remarks on their economic significance. *IVth symposium on the protection of forest ecosystems, Warsaw Agricultural University SGGW-AR.* : 165 - 175.
- GUTOWSKI, J. M., 1995 - Changes in communities of longhorn and buprestid beetles (Coleoptera: *Cerambycidae*, *Buprestidae*) accompanying the secondary succession of the pine forests of Puszcza Bialowieska. *Fragmenta Faunistica*, 38 (20) : 389 - 409.
- HALL, D.W., 1990 - The Environmental Hazard of Ethylene Glycol in Insect Pit-fall Traps. (Scientific note). *The Coleopterists bulletin*, 45 (2) : 193 - 194.
- HAMMOND, P.-M., LAWRENCE, J.F., 1989 - Appendix : Mycophagy in Insects. In WILDING, N., COLLINS, N.-M., HAMMOND, P.-M., WEBBER, J.-F.- Insect-Fungus interactions. *Academic Press*, London : 276 - 325.
- HAMON, J., 1994 - La protection des insectes et de leurs biotopes. Quelle stratégie adopter ?. *Insectes*, 94 (3) : 23 - 26.
- HARDING, P. T., 1993 - The saproxylic invertebrates of historic parklands : progress and problems. in « Dead wood matters : the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain ». KIRBY, K. J., DRAKE, C. M. *English Nature Sciences*, n°7 : 58 - 73.
- HARDING, P. T., ALEXANDER, K. N. A., 1994 - The use of saproxylic invertebrates in the selection and evaluation of areas of relic forest in pasture-woodland.. *British Journal of Entomology and Natural History*, 7 (Supp. 1) : 21 - 26.
- HATSCH, E., DUPOUEY, J.L., DUBREUIL, B., GUILLAUD, J., 1999 - Impact du champignon parasite *Phellinus robustus* et des cavités nidifiables sur la croissance des chênes sessile et pédonculé. *Revue Forestière Française*, LI (4) : 511 - 521.
- HELIÖVAARA, K., VÄISÄNEN, R., 1984 - Effects of modern forestry on north-western european forest invertebrates : a synthesis. *Acta Fore. Fenn.*, 189 : 1 - 32.
- HERARD, F., MERCADIER, G., 1996 - Natural enemies of *Tomicus piniperda* and *Ips acuminatus* (Col, *Scolytidae*) on *Pinus sylvestris* near Orleans, France: Temporal occurrence and relative abundance, and

- notes on eight predatory species. *Entomophaga*, 41, (2): 183 - 210.
- HERVÉ, P., 1955 - La protection de la nature : le cas des microbiocénoses. *Revue Forestière Française* : 421 - 429.
- HEWITT, G. M., 1999- Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 68 : 87 - 112.
- HOFFMANN, A., 1945 - Faune de France 44 - Coléoptères Bruchidae et Anthribidae. *Lib. Fac. Sci., Paris*, 184 p.
- HOFFMANN, A., 1954 - Faune de France 59 - Coléoptères Curculionides (Deuxième partie). *Office Central de Faunistique, Editions Lechevalier* : 487 - 1208.
- HOLDGATE, M., 1996 - The Ecological Significance of Biological Diversity. *Ambio*, 25 (6) : 409 - 416.
- HÖLLING, D., 2000a - Unterwuchs als wichtige Habitatqualität für xylobionte Käfer. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.*, 12 : 49 - 54.
- HÖLLING, D., 2000b - Unterwuchs als wichtige Habitatqualität für xylobionte Käfer im Buchenwald. *Zool. Forschungsinstitut u. Museum A. Koenig, Bonn, Thesis Abstract*, 1 p.
- HOLZSCHUH, C., 1984 - Rote liste der in Österreich gefährdeten Bockkäfer (*Cerambycidae*) und Borkenkäfer (*Scolytidae*). In Geep, J., (Hrsg.) Rote Liste gefährdeter Tiere Österreichs. *Im Auftrag des Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz*. Wien : 127 - 129.
- HOULBERT, C., BARTHE, E., 1935 - Melandryidae. *Tableaux analytiques des coléoptères de la faune Franco-Rhénane. Famille LXX, Miscellanea Entomologica*, 35, 72 p.
- HUTCHESON, J., JONES, D., 1999 - Spatial variability of insect communities in a homogenous system : Measuring biodiversity using Malaise trapped beetles in a *Pinus radiata* plantation in New Zeland. *Forest Ecology and Management*, 118 : 93 - 105.
- HUTCHESON, J., KIMBERLEY, M. O., 1999 - A pragmatic approach to characterising insect communities in New Zeland : malaise trapped beetles. *New Zeland Journal of Ecology*, 23 (1) : 69 - 79.
- HUTCHESON, J., WALSH, P., GIVEN, D., 1999 - The potential value of indicator species for conservation and management of New Zealand terrestrial communities. *Science for Conservation*, 109, 97 p.
- IABLOKOFF, A. Kh., 1943 - Ethologie de quelques élatérides du massif de Fontainebleau. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, nouvelle série*, XVIII (3) : 81 - 160 + 10 planches.
- IABLOKOFF, A. Kh., 1945 - Notes sur la faune des Alisiers en fleur. *L'Entomologiste*, 1 (4-5) : 72 - 74.
- IABLOKOFF, A. Kh., 1951 - Communications - Reliques glaciaires et réserves biologiques. *C. R. Som. Scéances Soc. Biogéographie*, 247 : 185 - 199.
- IABLOKOFF, A. Kh., 1972 - Les Réserves biologiques : un nouveau cri d'alarme. *L'Entomologiste*, 28 (3) : 66-73.
- IBANEZ-JUSTICIA, A., 2001 - Méthodes de capture des coléoptères en Forêts. Mémoire d'Ingeniero Superior de Montes (Spécialité : *Ciencia y Tecnologia Forestal*). ESAP Toulouse & ETSEA Lleida, 75 p. + Annexes.
- IKEDA, T., OHYA, E., MAKIHARA, H., NAKASHIMA, T., SAITOH, A., TATE, K., KOJIMA, K., 1993 - Olfactory Responses of *Anaglyptus subfasciatus* Pic and *Demonax transalis* Bates (Coleoptera : Cerambycidae) to flower Scents. *J. Jpn. For. Soc.*, 75 (2) : 108 - 112.
- IMAI, T., MAEKAWA, M., TSUCHIYA, S., FUJIMORI, T., 1998 - Field attraction of *Hoplia communis* to 2-Phényléthanol, a major volatile component from host flowers, *Rosa* spp. *Journal of Chemical Ecology*, 24 (9) : 1491 - 1497.
- IRMLER, U., HELLER, K., WARNING, J., 1996 - Age and tree species as factors influencing the populations of insects living in dead wood (Coleoptera, Diptera : Sciaridae, Mycetophilidae). *Pedobiologia*, 40 : 134 - 148.
- JACQUIN, D., CHAUVEL, G., 1993 - Etat sanitaire des végétaux forestiers et d'ornement. Bilan de 1992... et séquelles des années précédentes. *Phytoma, La défense des Végétaux*, 450 : 37-41.
- JAMES, D.G., BARTELT, R.J., MOORE, C.J., 1996 - Trap design effect on capture of *Carpophilus* spp. (Coleoptera: Nitidulidae) using synthetic aggregation pheromones and a coattractant. *Journal of Economic Entomology*, 89 (3) : 648 - 653.
- JANVIER, H., 1963 - La mouche de la Truffe (*Helomyza tuberiperda* Rondani) (Dipt. Helomyzidae). *Bull. Soc. Ent. de France*, 68 : 140 - 147.
- JAY-ROBERT, P., 1997 - Les atlas faunistiques : cartographie des insectes... ou cartographie des entomologistes ? (in Comptes rendus des séances de l'année 1997), *Bulletin de la Société entomologique de France*, 102 (5) : 502 - 503.
- JONSELL, M., 1999 - Insects on Wood-Decaying Polypores : Conservation Aspects. *Swedish Doctoral thesis, University of Agricultural Sciences*, 47 p. + Articles (x 6).
- JONSELL, M., NORDLANDER, G., 1995 - Field attraction of Coleopterato odours of the wood-decaying polypores *Fomitopsis pinicola* and *Fomentarius*. *Ann. Zool. Fennici*, 32 : 391-402.

- JONSELL, M., NORDLANDER, G., EHNSTRÖM, B., 1999 – Substrate preferences of insects breeding in wood-decaying fungi. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden*) Submitted abstract, 1 p. ; manuscrit intégral in JONSELL, 1999 : 39 p.
- JONSELL, M., WESLIEN, J., EHNSTRÖM, B., 1997 - Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7 : 749 - 764.
- JONSSON, B.G., JONSELL, M., 1999 - Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation*, 8 : 1417 - 1433.
- JONSSON, M., NORDLANDER, G., JONSELL, M., 1997 - Pheromones affecting flying beetles colonizing the polypores *Fomes fomentarius* and *Fomitopsis pinicola*. *Entomologica Fennica*, 8 (3) : 161 - 165.
- JOSPIN, L., 2000 – Reconstruire et rénover la forêt française. *Arguments* 246 (du premier ministre) : 1 p.
- KAILA, L., 1993 - A new method for collecting quantitative samples of insects associated with decaying wood or wood fungi. *Entomologica Fennica*, 4 : 21 - 23.
- KAILA, L., MARTIKAINEN, P., PUNTTILA, P., 1997 - Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, 6 : 1 - 18.
- KARJALAINEN, L., KUULUVAINEN, T., 1999 – Amount, quality and variability of coarse woody debris within a natural pine-dominated forest landscape. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden*) Submitted abstract, 1 p.
- KATO, M., INOUE, T., HAMID, A. A., NAGAMITSU, T., BEN MERDEK, M., NON, A. R., ITINO, T., YAMANE, S., YUMOTO, T., 1995 - Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a Dipterocarp Forest in Sarawak. *Res. Popul. Ecol.*, 37 (1) : 59 - 79.
- KEITH, D., 1990 - Qui n'a pas encore chassé dans les pièges à scolytes ? *L'Entomologiste*, 46 (2-3) : 137 - 138.
- KELNER-PILLAULT, S., 1967 - Etude écologique du peuplement entomologique des terreaux d'arbres creux. (Châtaigniers et saules). *Ann. Scie. Nat. Zoologie, Paris.*, 9 (12) : 1 - 228.
- KEY, R., 1993 - What are saproxylic invertebrates ? in « Dead wood matters : the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain ». KIRBY, K.J., DRAKE, C.M. *English Nature Sciences*, n°7 : 5.
- KIRBY, K.J., 1988 - A woodland survey handbook. *Nature Conservation Committee, Research and Survey in Nature Conservation*, n°11, 164 p.
- KIRBY, K.J., 1992 - Accumulation of dead wood - a missing ingredient in coppicing ? *Ecology and Management of Coppice Woodlands.*, BUCKLEY, G.P., : 99 - 112.
- KIRBY, K.J., DRAKE, C.M., 1993 - Dead wood matters : the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain. *English Nature Sciences*, n°7, 104 p.
- KIRBY, K.J., PETERKEN, G.F., SPENCER, J.W., WALKER, G.J., 1984 - Inventories of ancient semi-natural woodland. *Nature Conservancy Council, Focus on nature Conservation*, n°6 : 67 p.
- KLETECKA, Z., 1996 - The xylophagus beetles (Insecta, Coleoptera) community and its succession on Scotch elm (*Ulmus glabra*) branches. *Biologia Bratislava*, 51 (2) : 143 - 152.
- KÖHLER, F., 2000 - Totholzkaefer in Naturwaldzellen des noerdlichen Rheinlandes. Vergleichende Studien zur Totholzkaeferfauna Deutschlands und deutschen Naturwaldforschung. *Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen VII. Schriftenreihe der Landesanstalt für Oekologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen (Schrr. LÖBF/LAFAO NRW) (Recklinghausen)*, 18, 351 p.
- KÖHLER, F., KLAUSNITZER, B. (Hrsg.), 1998 – Entomofauna Germanica. Verzeichnis der Käfer Deutschlands. - *Entomologische Nachrichten und Berichte* (Dresden), Beiheft 4, 185 p.
- KOLIBAC, J., 1996 - Coleoptera : Cleroidea 1 (*Phloiophilidae, Trogositidae* and *Cleridae*). *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis, Biologia*, 94 : 471 - 474.
- KOLIBAC, J., 1996 - Terrestrial Invertebrates of the Pálava Biosphere Reserve of Unesco, III Coleoptera : Cleroidea 1 (*Phloiophilidae, Trogositidae* and *Cleridae*). *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis, Biologia*, 94 : 471 - 474.
- KOOMEN, P., VAN HELSDINGEN, P.J., 1996 - Liste des biotopes d'Europe d'après leur importance pour les invertébrés. *Sauvegarde de la nature, Conseil de l'Europe*, n°77, 67 p.
- KULA, E., BOHAC, J., JELINEK, J., 1999 - Insect fauna of selected polypore fungi on birch stems in northern bohemia. *Miscel. Iània Zoologica*, 22 (1) : 75 - 85.
- LACLOS, E. de, 1998 – La nomenclature « Corine Biotopes » : Apport de la phytosociologie à l'entomologie. In Actes colloque « Les insectes, bio-indicateurs de la qualité des milieux » U.E.F., A.I.D.E.C. (Dijon, 2,3 et 4/12/1997) ; Apport de l'entomologie à une politique de développement durable, cahier n°36 de l'AIDEC : 89 - 91.
- LACOSTE, A., SALANON, R., 1996 - Eléments de biogéographie et d'Ecologie. *Nathan Université Eds., Coll. Fac. Géographie*, 189 p.

- LAIBNER, S., 2000 - Elateridae of the Czech and Slovak Republics. *Kabourek, Zlin*, 292 p.
- LAMOTTE, M., 1994 - Problématiques & débats - à propos de la Biodiversité. *Courrier de l'Environnement de l'I.N.R.A.*, 24 : 5 - 12.
- LANDMANN, G., 1994 - Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. *Revue Forestière Française*, XLVI (5) : 405 - 415.
- LAWRENCE, J.F., NEWTON, A.F., 1995 - Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data of family-group names). in PAKALUK, J. and SLIPINSKY, S.A. (Eds) : *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa* : 779 - 1006.
- LEBLANC, P., 1992 - Catalogue des Cerambycidae de l'Aube. *Association de Gestion de l'Unité de Recherche sur la Nature, Publications scientifiques du pavillon St-Charles, Troyes*, 128 p.
- LEBLANC, P., 1994 - Etude sur le peuplement entomologique du taillis-sous-futaie et de la futaie régulière (Forêt d'Orient, Aube). *Courrier Scientifique du Parc Naturel régional de la Forêt d'Orient*, 14 : 35 - 40.
- LEBRUN, P., 1981 - L'usage des bioindicateurs dans le diagnostic sur la qualité du milieu de vie. In : *Ecologie appliquée : indicateurs biologiques et techniques d'études*, Journées d'études, Grenoble, 13-14 novembre 1980, Association Française des Ingénieurs Ecologues, Mainvilliers : 175 - 202. (in Blandin, 1986).
- LECOMTE, J., 1999 - Problématiques & Débats - Réflexions sur la naturalité. *Courriers de l'Environnement de l'I.N.R.A.*, 37 : 5 - 10.
- LECOMTE, J., 2001 - Conservation de la nature, des concepts à l'action. *Courrier de l'environnement de l'INRA*, 43 : 59 - 73.
- LECOQ, J.C., 1997 - Buprestes et Thuyas (*Col. Buprestidae*). *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 27 : 70.
- LEFEBVRE, W., 1995 - Captures intéressantes en région parisienne. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 25 : 63 - 64.
- LEMESLE, B., 1993 - Quelques captures de Coléoptères intéressants pour l'Indre-et-Loire (*Coleoptera, Cerambycidae, Rutelidae, Carabidae*). *Bull. Ent. tourangelle*, 14 (4) : 36 - 37.
- LEONIDE, J.C., 1987 - Une charte sur les Invertébrés votée au Conseil de l'Europe. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 92 (3-4) : 69 - 72.
- LEPLAT, J., 1994 - Piégeage aérien. *Sciences Nat*, 81 : 31 - 32.
- LESEIGNEUR, L., 1961 - Note sur les *Hypocoelus* Eschtz (= *Hylis* Gozis) de France, Additions à la faune de France (*Col. Eucnemidae*). *L'Entomologiste*, XVII (4-5) : 74 - 76.
- LESEIGNEUR, L., 1962 - A propos de dégâts commis dans des immeubles grenoblois par des insectes xylophages. *Bulletin de la société Dauphinoise d'Etudes Biologiques et de Protection de la Nature (Bio-Club)*, 4 : 1 - 12.
- LESEIGNEUR, L., 1972 - Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, Suppl., 379 p.
- LESEIGNEUR, L., 1978 - Les *Hypocoelus* (*Col. Eucnemidae*) de la faune de France, Systématique et distribution. *L'Entomologiste*, 34 (3) : 105 - 123.
- LESEIGNEUR, L., 1998 - Une mise à jour de la Directive Habitats-Faune-Flore. *U.E.F., Les nouvelles de l'Entomologie française*, 5 : 6 - 7.
- LESNE, P., 1901 - Synopsis des Bostrychides paléarctiques. *L'Abeille*, 30 : 73 - 136.
- LEVEQUE, C., 1994 - Environnement et diversité du vivant. *Collection Explora, cité des sciences et de l'industrie, O.R.S.T.O.M.* Eds, 127 p.
- LÉVIEUX, J., LIEUTIER, F., DELPLANQUE, A., 1985a - Les scolytes ravageurs de l'épicéa. *Revue Forestière Française*, 37 (5) : 347 - 358.
- LÉVIEUX, J., LIEUTIER, F., DELPLANQUE, A., 1985b - Les scolytes ravageurs du pin sylvestre. *Revue Forestière Française*, 37 (6) : 431 - 440.
- LHONORE, 1999 - Apports complémentaires de l'entomologie et des autres disciplines naturalistes pour une meilleure connaissance et une gestion durable des milieux. *U.E.F., Les nouvelles de l'Entomologie française*, 6 : 6 - 9 ; 7 : 18 - 19.
- LHONORÉ, J., BRUSTEL, H., 2000 - Proposition de Recommandation : Pour la prise en compte significative de l'endémisme dans les listes rouges. Table ronde « listes rouges », Colloque sur l'Endémisme, 15-17/02/1999, Moulis (F.). *Belgian Journal of Entomology*, 2 (1) : 15 - 20.
- LIEUTIER, F., VOULAND, G., PETTINETTI, M., 1997 - Test de choix de pins méditerranéens par les scolytides et autres insectes xylophages en conditions naturelles. *Revue Forestière Française*, XLIX (3) : 215 - 224.
- LINDENMAYER, D. B., 1999 - Future directions for biodiversity conservation in managed forests : indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecology and Management*, 115 : 277 - 287.

- LINDGREEN, M., 1999 – Polypores (Basidiomycetes) species richness in old-growth boreal forest of northeastern Finland and adjacent Russian Karelia. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden*) Submitted abstract, 1 p.
- LINDHE, A., 1999 – Actively created deadwood, especially high stumps, as habitats for wood-living beetles. (Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden) Submitted abstract, 1 p.
- LINDNER CZEDERPILTZ, D.L., 1998 - Species diversity of Wood-inhabiting Polyporoid and Corticoid Fungi in Northern Hardwood Forest Stands with Differing Management Histories. *Report, Master of Science (Plant Pathology), University of Wisconsin-Madison.*, 85 p.
- LISKENNE, G., 1998 - Nouvelles localisations de Buprestides paléarctiques (Coleoptera, Buprestidae). *L'Entomologiste*, 54 (2) : 77 - 80.
- LISKENNE, G., 2000 - Mise à jour du catalogue des Buprestides de l'Ile de France. *Le Coléoptériste*, 39 : 97 - 99.
- LISKENNE, G., MONCOUTIER, B., 1991 - Catalogue des Coléoptères de l'Ile de France, Fascicule II : *Buprestidae, Elateridae, Throscidae, Cerophytidae, Eucnemidae*. *Bull. ACOREP*, 12 (supplément) : 6 - 52.
- LOTT, D., 1999 - A comparison of saproxylic beetle assemblages occurring under two different management regimes in sherrwood forest. *Naturalist*, 124 : 67 - 74.
- LUCE, J.-M., (Coord.), 1996 - Atlas préliminaire des coléoptères saproxyliques de France: Cétoines, Buprestes, Cerambycides (Longicornes). MNHN/IEGB/SPN, 108 p.
- LUCE, J.-M., 1992 - Appel aux entomologistes amateurs - Inventaire et cartographie d'espèces de coléoptères saproxyliques bioindicatrices des forêts naturelles. *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 15 : 11 - 12.
- LUCE, J.-M., 1995 - Ecologie des Cétoines (*Insecta : Coleoptera*) microcavernicoles de la Forêt de Fontainebleau. Niches écologiques, relations interspécifiques et conditions de conservation des populations. *Thèse d'Ecologie Générale., Museum National d'Histoire Naturelle*, 168 p.
- LUCHT, W., CHASSAIN, J., 1998 - Première capture en France d'*Isorhipis nigriceps* (Mannerheim), espèce nouvelle pour la Faune de l'Europe occidentale, et seconde capture en France de *Nematodes filum* (Fabricius) (*Coleoptera, Eucnemidae*). *Le Coléoptériste*, 32 : 39 - 41.
- MACHARD, M., MACHARD, P., 1994 – Recoltes entomologiques en forêt de Blois (Loir-et-Cher) (*Coleoptera, Cerambycidae, Cetoniidae, Carabidae*). *Bull. Ent. Tourangelle*, 15 (1-4) : 38 - 39.
- MAETÔ, K., FUKUYAMA, K., SAJAP, A. S., WAHAB, Y. A., 1995 - Selective Attraction of Flower-visiting Beetles (Coleoptera) to Floral Fragrance Chemicals in a Tropical Rain Forest. *Jpn. J. Ent.*, 63 (4) : 851 - 859.
- MAGURAN, A.E., 1988 - Ecological Diversity and Its Measurement. *Croom Helm Australia*, 179 p.
- MAIZERET, C., OLIVIER, L., 1996 - Les objectifs de gestion des espaces protégés - éléments pour la définition des objectifs. *Ateliers technique des espaces naturels*, 89 p.
- MARQUET, M., 1873 - Sur la prétendue rareté des insectes. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 7 : 93 - 95.
- MARSHALL, S. A., ANDERSON, R. S., ROUGHLEY, R. E., BEHAN-PELLETIER, V., DANKS, H. V., 1994 - Terrestrial Arthropod biodiversity : planning a study and recommended sampling techniques. *Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Canadian Museum of Nature, Ottawa*, 33 p.
- MARTIKAINEN, P., 1999 – Are threatened beetles associated with aspen dependent on old-growth forest ?. (Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden) Submitted abstract, 1 p.
- MARTIKAINEN, P., SIITONEN, J., KAILA, L., PUNTTILA, P., 1996 - Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions : a comparison between Finnish and Russian Karelia. *J. Appl. Ent.*, 120 : 257 - 264.
- MARTIKAINEN, P., SIITONEN, J., KAILA, L., PUNTTILA, P., RAUH, J., 1999 - Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 116 : 233 - 245.
- MARTIKAINEN, P., SIITONEN, J., PUNTTILA, P., KAILA, L., RAUH, J., 2000 - Species richness of *Coleoptera* in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94 : 199 - 209.
- MARTINEZ, M., GAUVRIT, B., 1997 - Combien y a-t-il d'espèces d'Insectes en France ? . *Bull. Soc. Ent. de France*, 102 (4) : 319 - 332.
- MASSELOT, B., 1999 - Liste de référence. *Bulletin de liaison de OPIE-Benthos, Ephemera*, 2 (3) : 3.
- MATTER, J., 1998 - Catalogue et Atlas des Coléoptères d'Alsace - Tome 1. *Cerambycidae*. 2^{ème} Edition. *Société Alsacienne d'Entomologie.*, 101 p.
- MAURIN, H., (sous la direction de) 1994 – Le livre rouge. Inventaire de la faune menacée en France. WWF, MNHN, *Nathan Eds.*, 176 p.

- MAURIN, H., LE LAY, G., DE FERAUDY, E., 1998 – Zoner les espaces naturels ? Objectifs, méthodes et perspectives (séminaire du 2 décembre 1996). *Collection Patrimoines Naturels*, 33, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 83 p.
- MC COMB, W., LINDENMAYER, D., 1999 - Dying, dead, and down trees. In HUNTER, M. J - Maintaining biodiversity in forest ecosystems. *Cambridge University Press* : 337 - 372.
- MC LEAN, J.A., BAKKE, A., NIEMEYER, H., 1987 - An evaluation of three traps and two lures for the Ambrosia beetles *Trypodendron lineatum* (Oliv.) (Coleoptera : Scolytidae) in Canada, Norway, and west Germany. *The Canadian Entomologist*, 119 : 273 - 280.
- MÉQUIGNON, A., 1905 - Coléoptères de Touraine. Contributions à la faune du département d'Indre-et-Loire. *L'Abeille* 30 : 229 - 234.
- Merck Index, 1989 - An Encyclopedia of chemicals, drugs and biologicals. 7ème Edition. Centennial Edition, *The Merck Index*, 1606 p.
- MIKUSINSKI, G., ANGELSTAM, P., 1998 - Economic geography, forest distribution, and woodpecker diversity in central Europe. *Conservation Biology* 12 (1) : 200 - 208.
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PÊCHE, 1995a - La gestion durable des Forêts françaises. *Plan national de mise en oeuvre de la déclaration de principes forestiers adoptée par la CNUED (Rio de Janeiro, 1992)*, 76 p.
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PÊCHE, 1995b - Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises. *Document français de mise en oeuvre des décisions des pays participant aux conférences ministérielles pour la protection des forêts en Europe*, 49 p.
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DU DÉVELOPPEMENT RURAL, 1993 – Définition d'une politique nationale de prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière. *Circulaire DERF/SDEF/N°3002 du 28 janvier 1993*, 19 p.
- MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT, MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PÊCHE, 1993a – Arrêté du 22 juillet 1993 relatif à la liste des Insectes protégés en région Ile-de-France, complétant la liste nationale. *Journal officiel de la République française*, 23 septembre 1993 : 13236 - 13237.
- MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT, MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PÊCHE, 1993b – Arrêté du 22 juillet 1993 fixant la liste des Insectes protégés sur le territoire national. *Journal officiel de la République française*, 24 septembre 1993 : 1372.
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PÊCHE - DIRECTION DE L'ESPACE RURAL ET DE LA FORET, 2000 - Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises. Edition 2000, 131 p.
- MINISTÈRE DE L'AMÉNAGEMENT DU TERRITOIRE ET DE L'ENVIRONNEMENT, 2001 - Ordonnance n° 2001-321 du 11 avril 2001 relative à la transposition de directives communautaires et à la mise en oeuvre de certaines dispositions du droit communautaire dans le domaine de l'environnement. (Titre III : Réseau Natura 2000). *Journal Officiel de la République française*, 89, 14 avril 2001 : 5820 - 5829.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA, PESCA Y ALIMENTACIÓN*, 1989 - Ley de la conservación de los espacios naturales y de la flora y fauna silvestres. Ley 4/1989, de 27 de marzo 1989 *Boletín Oficial del Estado* del 28.3.1989 : 8262 - 8269. (*Espagne)
- MIZOTA, K., IMASAKA, S. 1997 - Comparison of Flower-Visiting Beetle Communities between Natural and Artificial Forests in Southern Kii Peninsula : Use of Benzyl Acetate Traps. *Research Bulletin Hokkaido University*, 54 (2) : 299 - 326.
- MONCOUTIER, B., 1993 - Aperçu sur la faune des vallées d'Aspe et d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques) (Conférence du 19 janvier 1993). *Bull. A.C.O.R.E.P.*, 17 : 35 - 44.
- MONCOUTIER, B., 1995 - Contribution à la connaissance de la Faune des Pyrénées Occidentales. Découverte d'une espèce nouvelle pour la France et redécouverte d'une espèce mythique (Col. *Elateridae* et *Rhizophagidae*). *L'Entomologiste*, 51 (3) : 133 - 138.
- MONTGOLFIER, J. de, NATALI, J.M., 1987 - Le patrimoine du futur. Approches pour une gestion patrimoniale des ressources naturelles. *Ed. Economica*, Paris, 248 p.
- MONTGOLFIER, J. de, NORMANDIN, D., 1990 - Le patrimoine : une lecture de la gestion des espaces boisés. *Cahiers d'économie et sociologie rurales*, 15-16 : 78 - 109.
- MORA, F., 1994 - Techniques et méthodes d'échantillonnage des peuplements d'invertébrés épigés circulant en système forestier exploité ou non. *Rapport bibliographique, Diplôme d'Etudes Approfondies Analyse et modélisation des systèmes biologiques*, Univ. Lyon I, 37 p.
- MORAGUES, G., PONEL, P., 1984 - Un haut lieu entomologique : le Haut-Var. *L'Entomologiste*, 40 (6) : 285 - 291.
- MOSCONI, P., 1992 - Randonnée entomologique dans la vallée de la Careença : Les Coléoptères. *R.A.R.E.*, I (2) : 1 - 3.

- MUONA, J., 1987 – The generic names of the beetle family *Eucnemidae* (Coleoptera). *Entomologica Scandinavica*, 18 : 79 - 92.
- N.P.P. (Natural Plant Protection), *sans date* - your partner in IPN : documentation d'entreprise, dossier, 22 fiches techniques.
- NAGELEISEN, L. M., 1993 - Le dépérissement actuel d'essences feuillues en France. *Revue Forestière Française XLV* (6) : 605 - 620.
- NAGELEISEN, L. M., 1999 - Étude de la densité et du rôle bioindicateur des fourmis rousses dans les forêts du Nord-Est. *Revue Forestière Française*, LI (4) : 487 - 495.
- NAGELEISEN, L. M., 1999b - Controverse sur la lutte contre les Scolytes : l'exemple du Parc National de Bavière. *La Lettre du Département de la Santé des Forêts*, 19 : 1 p.
- NEL, J., 1999 - Espèces nouvelles ou rarement signalées de microlépidoptères de France (Lepidoptera). *Bull. Soc. Ent. de France*, 104 (4) : 347 - 355.
- NEW, T. R., 1995.- An introduction to invertebrate conservation biology. *Oxford Science Publications*, 206 p.
- NEW, T. R., 1998.- Invertebrate surveys for conservation. *Oxford University Press*, 208 p.
- NICOLAS, J.-L., BARAUD, J., 1964 - Les espèces françaises de *Platycerus* Fourcr. (*Col. Lucanidae*). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 33 (8) : 317 - 321.
- NIEMELÄ, J., 1997 - Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology* 11 (3): 601 - 610.
- NIEMELÄ, J., 1999 - Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 115 : 127 - 134.
- NILSSON, S. G., ARUP, U., BARANOWSKI, R., EKMANS, S., 1995 - Tree-dependants lichens and beetles as indicators in conservation forests. *Conservation biology*, 9 (5) : 1208 - 1215.
- NILSSON, S.G., BARANOWSKI, R., 1994 - Indicators of megatree continuity - Swedish distribution of click beetles (Elateridae) dependent on hollow trees. *Ent.Tidskr.*, 115 : 81- 97. (en suédois : traduction Åsa CUGGE, 1999).
- NILSSON, S.G., BARANOWSKI, R., 1996 - Changes in the Swedish distribution of click beetles (Elateridae) occurring in the boreal forest. *Ent. Tidskr.*, 117 : 87-101. (en suédois : traduction Åsa CUGGE, 1999).
- NILSSON, S.G., BARANOWSKI, R., 1997 - Habitat predictability and the occurrence of beetles in old-growth beech forests. *Ecography* 20 : 491 - 498.
- NOBLECOURT, T., 1993 - Le piégeage par plateau coloré. *R.A.R.E.*, 2 (1) : 2 - 4.
- NOBLECOURT, T., MARY, J.-P., FIOL, J.-L., 1995 - Note sur *Platypus oxyurus* Dufour, 1843 (Coleoptera, Platypodidae). *L'Entomologiste*, 51 (6) : 295 - 296.
- NOBLECOURT, T., 2001 – Une méthode d'échantillonnage des coléoptères de la frondaison des résineux. Essai comparatif en sapinières régulières et jardinée. *Mémoire de Diplôme d'Etudes Supérieures Universitaires (Spécialité Sciences Naturelles)*. Univ. Paul Sabatier Toulouse, 69 p.
- NORSTEDT, G., RICHARD, F., COMMENVILLE, P., 2000 - En Corse, un patrimoine surprenant. Les polypores des vieilles futaies de pin laricio. *Arborescences*, 85 : 19 - 20.
- NOSS, R. -F., 1990 - Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4 (4) : 355 - 364.
- NOSS, R.F., 1999 - Assessing and monitoring forest biodiversity : A suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management*, 115 : 135 - 146.
- O.N.F., 1993a - Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière - Instruction. *Office National de Forêts*, 18 p.
- O.N.F., 1993b - Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière - Guide. *Office National de Forêts*, 32 p.
- O.N.F., 1995a - Instruction - Réserves biologiques dirigées et séries d'intérêt écologique particulier. *Office National de Forêts*, 20 p.
- O.N.F., 1995b - Forêt domaniale de Grésigne, 3527 ha 15 a 52 ca, Modification d'aménagement 1994-2005. *Office National des Forêts*, S.I.D. Castres, 45 p. + Annexes.
- O.N.F., 1995c - Forêt domaniale de Grésigne. (note de présentation) *Office National des Forêts*, S.I.D. Castres, 6 p.
- O.N.F., 1998 - Instruction - Réserves biologiques intégrales. *Office National de Forêts*, 36 p.
- O.N.F., 1999a - Arbres morts. Arbres à cavités. Pourquoi ? Comment ?. *Guide technique*. *Office National de Forêts*, 32 p.
- O.N.F., 1999b - Observatoire du Patrimoine Naturel des Reserves Biologiques, note methodologique sur la realisation de l'inventaire des reserves biologiques. *Office National de Forêts*, 44 p.
- O.N.F., 2002 - Document d'objectif du site FR 7300951 : Forêt de Grésigne. Directive européenne n° 92-43 du 21 mai 1992 (Directive Habitat). *Document de compilation*. *Office National des Forêts*, S.I.D. Castres, 34 p.

- OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE, 2000 – Le grand tétras. *Brochure technique de l'Office National de la Chasse*, 27, 36 p.
- ØKLAND, B., 1995 - Diversity patterns of two insect groups within spruce forests of Southern Norway. Thèse, *Agricultural University of Norway*, 125 p.
- ØKLAND, B., 1996 - A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *Eur. J. Entomol.*, 93 : 195 - 209.
- ØKLAND, B., BAKKE, A., HAGVAR, S., KVAMME, T., 1996 - What factors influence the diversity of saproxylic beetles ? A multiscaled study from a spruce forest in Southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5 : 75 - 100.
- OLIVIER, L., CHAUVET, M., 1993 – La conservation de la biodiversité. In *La biodiversité - Notions et réalités. E.N.G.R.E.F., A.O.M.E.* : 23 - 28.
- OLIVIER, L., GALLAND, J. P., MAURIN, H., (Coord.) 1995 - Livre rouge de la flore menacée de France. tome I : espèces prioritaires. IEGB ; SPN, *Collection Patrimoines Naturels, Série patrimoine génétique*, 20, 136 p. (pagination spéciale) + 486 p. (fiches) + Annexes.
- PAGEIX, J.P., 1968 - Sur les Cétonides des Chênes creux à Fontainebleau. *L'Entomologiste*, 24 (2) : 33 - 36.
- PASCAL, M., CLERGEAU, P., LORVELEC, O., 2000 - Invasions biologiques et biologie de la conservation (essai de synthèse). *Courrier de l'environnement de l'INRA* 40 : 23 - 32.
- PAULIAN, R., 1985 - Espèces rares, espèces introduites, espèces mythiques. *L'Entomologiste*, 41 (4) : 161 - 163.
- PAULIAN, R., 1988 - Biologie des Coléoptères. *Editions Lechevalier, Paris*, 719 p.
- PAULIAN, R., BARAUD, J., 1982 - Faune des Coléoptères de France II : Lucanoidea et Scarabaeoidea. *Encyclopédie Entomologique XLIII*, Lechevalier, Paris, 473 p.
- PECK, S. B., DAVIES, A. E., 1980 - Collecting small beetles with large-area « window » traps. *The Coleopterists Bulletin*, 34 (2) : 237 - 239.
- PÉES, A., LAQUET-FIAU, H., 1998 – Iraty. La forêt mythique basque. *Arborescences*, 75 : 1-16.
- PENA, A., CAMPOS, M., SANCHEZRAYA, A. J., 1998a - New device for ethylene release in pest management. *Journal of Agricultural Entomology*, 15 (1) : 9 - 21.
- PENA, A., LOZANO, C., SANCHEZRAYA, A.J., CAMPOS, M., 1998b - Ethylene release under field conditions for the management of the olive bark beetle, *Phloeotribus scarabaeoides*. *Journal of Agricultural Entomology*, 15 (1) : 23 - 32.
- PENTTILÄ, T., SIIPOLA, M., 1999 - CWD in the different succession stages in the forests of Pisavaara, Northern Finland. *Finnish Forest Research Institute, Rovaniemi Research Station (Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden)* : Poster.
- PERRIER, R., DE MANUEL, A., 1855 - Observations sur quelques coléoptères de la Savoie. *Annales de la Société d'Histoire Naturelle de Savoie pour 1854*, 31 p.
- PFEFFER, A., ZUMR, V., 1983 - Communities of Coleoptera on the silver fir (*Abies alba*). *Acta ent. bohemoslov.*, 80 : 401 - 412.
- PIERRE, F., 1946 - Sur la capture de *Brachycrepis (Anchastus) acuticornis* Germ. (*Col. Elateridae*). *L'Entomologiste*, 2 (6) : 247 - 249.
- POINTEREAU, P., BAZILE, D., 1995 - Arbres des champs - Haies, alignements, prés vergers ou l'art du bocage - Pour protéger, restaurer et gérer les arbres « hors la forêt ». *Solagro Eds*, 131 p.
- PONEL, P., 1995 - Rissian, Eemian and Würmian Coleoptera assemblages from La Grande Pile (Vosges, France). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 114 : 1 - 41.
- PONTHUS, C., 1996 - Inventaire des forêts subnaturelles des Pyrénées Françaises. *Mémoire 3ème année ENSA Toulouse. O.N.F., Section technique interrégionale Sud-Ouest*, 58 p. (+ 1 vol. d'Annexes)
- POPP, M.P., JOHNSON, J.D., LESNEY, M.S., 1995 - Changes in ethylene production and monoterpene concentration in slash pine and loblolly pine following inoculation with bark beetle vectored fungi. *Tree Physiology*, 15 : 807 - 812.
- PORTEVIN, G., 1931 - Histoire Naturelle des Coléoptères de France. Tome II - Polyphaga : Lamellicornia, Palpicornia, Diversicornia. *Lechevalier P., Paris*, 542 p.
- PORTEVIN, G., 1936 - La chasse dans les Champignons. *Bull. de l'Assoc. des Coléoptéristes de la Seine*, 1 (2) : 2 - 3.
- POUVREAU, A., 1996 - Les coléoptères et les fleurs. *Insectes*, 101 (2) : 23 – 27 ; (seconde partie), 102 (3) : 25 - 28.
- PUNTTILA, P., SIITONEN, J., LINDSTRÖM P., 1999- Effects of local host-tree density on saproxylic beetle occurring on fallen *Picea abies* trunks in southern Finland. *Habitat loss : Ecological, Evolutionary and Genetic Consequences, Helsinki, 7-12 September 1999* : 35.

- RABIL, J., 1972 - Sur la biologie d'*Anchastus acuticornis* (Col. Elateridae). *L'Entomologiste*, 28 (3) : 54 - 57.
- RABIL, J., 1977 - Ah, cette pauvre Grésigne ! *L'Entomologiste*, 33 (1) : 26 - 28.
- RABIL, J., 1985 - Pouvoir attirant des fruits. *L'Entomologiste*, 41 (5) : 227 - 228.
- RABIL, J., 1987 - Pouvoir attirant des fruits II. *L'Entomologiste*, 43 (4) : 201 - 202.
- RABIL, J., 1990 - Tribune libre - Déboisement... *L'Entomologiste*, 46 (2-3) : 129 - 133.
- RABIL, J., 1992 - Ah, cette Grésigne ! Catalogue des Coléoptères de la forêt de la Grésigne (Tarn). *Nouvelles archives du muséum d'histoire naturelle de Lyon*, 29 - 30, 174 p.
- RABIL, J., 1995 - Ah ! cette Grésigne ... ! *L'Entomologiste*, 51 (1) : 3 - 6.
- RAMADE, F., 1978 - Eléments d'écologie appliquée. Action de l'homme sur la biosphère. *McGraw-Hill Eds*, Ediscience, Paris, 576 p.
- RAMADE, F., 1994 - Qu'entend-t-on par Biodiversité et quels sont les problématiques et les problèmes inhérents à sa conservation ? *Bull. Soc. Ent. de France*, 99 (numéro spécial) : 7 - 18.
- RAMEAU, J.-C., 1997 - La directive « habitats » analyse d'un échec, réflexions pour l'avenir. *Revue Forestière Française XLIX* (5) : 399 - 414.
- RAMEAU, J.-C., GAUBERVILLE, C., DRAPIER, N., 2000 - Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire. France. Domaine atlantique. *Institut pour le développement forestier éditions*, 119 p.
- RAMEAU, J.-C., OLIVIER, L., 1991 - La biodiversité forestière et sa préservation. Intérêt patrimonial de la flore, de la végétation et des paysages forestiers. *In Patrimoines Naturels Forestiers. Revue Forestière Française*, XLIII (numéro spécial) : 19 - 27.
- RANIUS, T., HEDIN, J., 2001 - The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia*, 126 : 363 - 370.
- RANIUS, T., JANSSON, N., 2000 - The influence of forest regrowth; original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation* 95 : 85 - 94.
- RASMONT, P., TERZO, M., DJEGHAM, J., LECLERCQ, J., REMACLE, A., PAULY, A., GASPAR, Ch., 1993 - Etat de l'environnement Wallon. Les abeilles et les bourdons. *Ministère de la Région Wallone, Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement Eds* : 143 - 147.
- RATY, L., DRUMONT, A., DE WINDT, N., GRÉGOIRE, J.-C., 1995 - Mass trapping of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. : traps or trap trees ? *Forest Ecology and Management*, 78 : 191 - 205.
- REILLE, M., 1990 - Leçons de Palynologie et d'Analyse Pollinique. CNRS Eds., Paris, 206 p.
- REJZEK, M., RÉBL, K., 1999 - Cerambycidae of Krivoklátsko Biosphere Reserve (Central Bohemia) (Insecta : Coleoptera). *Mitteilungen*, supp. VI, 70 p.
- REJZEK, M., VLÁŠÁK, J., 2000 - Larval nutrition and female oviposition preferences of *Necydalis ulmi* Chevrolat, 1838. *Bioscosme Méditerranéenne*, 16 (1 - 2) : 55 - 66.
- RÉMY, E., 2001 - Natura 2000 : une expertise partagée. *Economie Rurale*, 262 : 19 - 34.
- RENAUDIÉ, D., 1995 - Été 1994 dans le Beaufortin (Savoie). *R.A.R.E.*, 4 (1) : 18.
- REY BENAYAS, J. M., SCHEINER, S. M., GARCÍA SÁNCHEZ-COLOMER, M., LEVASSOR, C., 1999 - Commonness and rarity : theory and application of a new model to Mediterranean montane grasslands. *Conservation Ecology* [online] 3(1) : (<http://www.consecol.org/vol3/iss1/art5>)
- RIBÉREAU-GAYON, J., DUBOURDIEU, D., DONECHE, B., LONVAUD, A., 1998 - Traité d'œnologie. Tome I : microbiologie du vin. *Dunod Eds, Paris*, 617 p.
- RIBÉREAU-GAYON, J., PEYNAUD, E., 1966 - Traité d'œnologie (Tome second : Composition, transformations et traitements des vins). *Dunod Eds, Paris*, 1065 p.
- RICHOUX, P., ALLEMAND, R., PUIPIER, R., DELAUNAY, L., 1986 - Biogéographie des *Purpuricenus* (Col. Cerambycidae) dans le sud de la France. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 55 (9) : 305 - 318.
- ROBERT, J.-Y., 1991 - Les techniques d'études des structures des peuplements d'invertébrés terrestres épi-gés. *Rapport bibliographique, Diplôme d'Etudes Approfondies. Analyse et modélisation des systèmes biologiques*. Univ. Lyon I, 35 p.
- ROGE, J., 1992 - Synopsis des espèces françaises appartenant au genre *Mycetophagus* Hellwig, 1792 (Col. Mycetophagidae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 61 (9) : 288 - 296.
- ROMAN, E., 1970 - Observations sur divers coléoptères évoluant dans les polypores (Champignons Basidiomycètes). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 39 (10) : 300 - 307.
- ROTH, M., 1966 - A propos de quelques insectes rares ou peu communs capturés aux « pièges colorés ». *Bull. Soc. Ent. de France*, 71 : 112 - 113.
- ROUSSIN, L., 1947 - La Faune des Champignons. *L'Entomologiste*, 3 (2) : 84 - 85.
- RUTER, G., 1967 - Note sur les sous-espèces françaises de *Potosia cuprea* (F.) et sur *Potosia fieberi* (Kraatz), espèce méconnue. *L'Entomologiste*, XXIII (2) : 27 - 38.

- RYKKEN, J. J., CAPEN, D. E., MAHABIR, S. P., 1997 - Ground beetles as indicators of land type diversity in the Green Mountains of Vermont. *Conservation Biology*, 11 (2) : 522 - 530.
- SAINT-ALBIN (de), E., 1963 - Aperçu de la faune coléoptérique d'une localité de Moyenne Provence. *L'Entomologiste*, XIX (1-2) : 21 - 31.
- SAINTE-CLAIRE-DEVILLE, J., 1914 - Catalogue critique des Coléoptères de Corse. Caen : 573 p.
- SAINTE-CLAIRE-DEVILLE, J., 1920 - Catalogue critique des Coléoptères de Corse, 2^e Supplément. *Ann. Soc. ent. Fr.*, LXXXIX : 377 - 404.
- SAINTE-CLAIRE-DEVILLE, J., 1926 - Catalogue critique des Coléoptères de Corse, 3^e Supplément. *Ann. Soc. ent. Fr.*, XCV : 113 - 130.
- SAINTE-CLAIRE-DEVILLE, J., 1935-1938 - Catalogue raisonné des Coléoptères de France (complété et publié par Méquignon). *l'Abeille*, 1935-1937, XXXVI, 467 p.
- SARTHOU, J.-P., 1996 - Contribution à l'étude systématique, biogéographique et agroécocénotique des *Syrphidae* (Insecta, Diptera) du Sud-Ouest de la France. *Thèse I.N.P. Toulouse*, Sciences Agronomiques, 250 p.
- SAVOIE, J.-M., 2001 - Etude préliminaire au document d'objectifs de la forêt domaniale de Grésigne. Les habitats naturels et les stations forestières. Guide simplifié d'identification des habitats et des stations. *ONF, Programme PASTEL, DIREN, ESAP*, 130 p.
- SCHAEFER, L., 1948 - Une nouvelle espèce française de Buprestide. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 17 (6) : 98 - 99.
- SCHAEFER, L., 1949 - Les buprestides de France., Famille LVI, Cabinet entomologique E. Le Moul, Tableaux analytiques des Coléoptères de la faune franco-rhénane, *Miscellanea Entomologica* (Supplément), Paris, 511 p.
- SCHAEFER, L., 1952 - Saint-Guilhem-le-Désert (Hérault), localité entomologique remarquable. *L'Entomologiste*, 8 : 136 - 150.
- SCHAEFER, L., 1955 - Les Buprestides de France (Supplément). *Miscellanea Entomologica*, XLVIII, *Cabinet entomologique E. Le moult*, Paris, 41 p.
- SCHAEFER, L., 1958 - Aberrations nouvelles de Buprestides. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 27 : 192.
- SCHAEFER, L., 1963 - Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales VII, Coléoptères Buprestides. Supplément à *Vie et Milieu*, XIV (4) : 1-38.
- SCHAEFER, L., 1964 - Dix voyages entomologiques en Corse (suite et fin). *Annales de la Société d'Hort. Hist. nat. Hérault*, 104 (4) : 269 - 286.
- SCHAEFER, L., 1968 - Coléoptères nouveaux ou intéressants pour le Languedoc-Roussillon et Confins. *Annales de la Société d'Hort. Hist. nat. Hérault*, 108 (2) : 73 - 83.
- SCHAEFER, L., 1971 - Catalogue des Coléoptères Buprestides de France. *Bull. mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 40 (9) : 275 - 284.
- SCHAEFER, L., 1972 - Catalogue des Coléoptères Buprestides de France (fin). *Bull. mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 41 (8) : 155 - 164.
- SCHAEFER, L., 1974 - Sur quelques Coléoptères du Languedoc-Roussillon-Pyrénées. *Ann. Soc. Hort. Hist. Nat. Hérault*, 114 (2) : 93 - 96.
- SCHAEFER, L., 1984 - Les Buprestides de France - Mise à jour 1983. *Miscellanea Entomologica*, Sciences Nat, Compiègne, 50 (1) : 1 - 72.
- SCHAEFER, L., MOREAU, G., 1960 -Aperçu entomologique sur le Caroux. *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault* , 100 : 121 - 128.
- SCHIEGG, K., 2000 - Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *Elsevier, Forest Ecology and Management* 5334 : 1 - 10 p.
- SCHIEGG, K., OBRIST, M., DUELLI, P., MERZ, B., EWALD, K.-C., 1999 - Diptera and Coleoptera collected in the forest reserve Sihlwald ZH. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 72 : 289 - 302.
- SCHROEDER, L. M., 1996 - Interactions between the predators *Thanasimus formicarius* (Col: Cleridae) and *Rhizophagus depressus* (Col: Rhizophagidae), and the bark beetle *Tomicus piniperda* (Col: Scolytidae). *Entomophaga* 41 (1) (Abstract) : 63 - 75.
- SCHROEDER, L.-M., 1997 - Oviposition behavior and reproductive succes of the cerambycid *Acanthocinus aedilis* in the presence and absence of bark beetle *Tomicus piniperda*. *Entomologica Experimentalis et Applicata* 82 (1) : 9 - 17.
- SCHWARZE, F.W.M.R., ENGELS, J., MATTHECK, C., 2000 - Fungal Strategies of wood decay in trees. *Springer-Verlag*, Berlin, 185 p.

- SCHWARZE, F.W.M.R., LONSDALE, D., FINK, S., 1997 - An overview of wood degradation patterns and their implications for tree hazard assessment. *Arboricultural Journal*, 21 : 1 - 32.
- SECQ, B., 1989 - Observations et remarques sur quelques Coléoptères intéressants de France...et de Suisse. *L'Entomologiste*, 45 (1) : 23 - 26.
- SECQ, M., SECQ, B., 1990 - Présence d'une quatrième espèce d'*Abraeus* Leach pour la faune Française (Col. *Histeridae*). *L'Entomologiste*, 46 (1) : 17 - 21.
- SECQ, M., SECQ, B., 1991 - Les *Plegaderini* de la faune de France (Col. *Histeridae*). *L'Entomologiste*, 47 (4) : 195 - 204.
- SEGUY, E., 1967 - Dictionnaire des termes techniques d'Entomologie Élémentaire, 200 figures. Eds Paul Lechevalier, Paris, 465 p.
- SHIBATA, E., SATO, S., SAKURATANI, Y., SUGIMOTO, T., KIMURA, F., ITO, F., 1996 - Cerambycid beetles (Coleoptera) lured to chemicals in Forests of Nara Prefecture, Central Japan. *Annals of the Entomological Society of America*, 89 (6) : 835 - 841.
- SHORE, T. L., LINDGREN, B. S., 1996 - Effect of ethanol and alpha-pinene on response of ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum*, to lineatin-baited funnel and drainpipe traps. *Journal of Chemical Ecology* 22 (12) : 2187 - 2196.
- SIITONEN, J., 1994 - Decaying wood and saproxylic *Coleoptera* in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Ann. Zool. Fennici* 31 : 89 - 95.
- SIITONEN, J., 1999 - Forest management, coarse woody debris and species richness of saproxylic organisms : Finnish boreal forests as an example. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May - 3 June 1999, Umeå, Sweden*) *Submit. abstract*, 1 p.
- SIITONEN, J., MARTIKAINEN, P., 1994 - Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula*: a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9 : 185 - 191.
- SIITONEN, J., MARTIKAINEN, P., KAILA, L., MANNERKOSKI, I., RASSI, P., RUTANEN, I., 1996 - New faunistic records of threatened saproxylic Coleoptera, Diptera, Heteroptera, Homoptera and Lepidoptera from the Republic of Karelia, Russia. *Entomologica Fennica*, 7 : 69 - 76.
- SIITONEN, J., MARTIKAINEN, P., PUNTTILA, P., RAUH, J., 2000 - Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128 : 211 - 225.
- SIITONEN, J., PENTTILÄ, R., KOTIRANTA, H., 2001 - Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia. *Ecological Bulletins*, 49 : 1 - 12.
- SIITONEN, J., PUNTTILA, P., KOSKELA, M., 1999- Effects of local and regional host-tree density on saproxylic beetle assemblages on dead pines. *Habitat loss : Ecological, Evolutionary and Genetic Consequences, Helsinki, 7-12 September 1999* : 37.
- SIMANDL, J., KLETECKA, Z., 1987 - Community of xylophagous beetles (*Coleoptera*) on *Sarothamnus scoparius* in Czechoslovakia. *Acta entomol. Bohemoslov.*, 84 : 321 - 329.
- SIMON, A., 1952 - 3 coléoptères rares dans la vallée du Queyras (05). *L'Entomologiste*, 8 (2) : 64.
- SIMON, A., 1954 - Note sur l'éthologie de *Rhopalopus insubricus* Germ (Col. Cerambycidae). *Ann. Soc. Ent. de France.*, 123 : 35 - 42.
- SIPPOLA, A.-L., RENVAL, P., 1999 - Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting : A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115 : 183 - 201.
- SIPPOLA, A.-L., SIITONEN, J., KALLIO, R., 1995 - Faunistics of Coleoptera in subarctic pine forests in Finnish Lapland. *Entomologica Fennica*, 6 : 201 - 210.
- SIPPOLA, A.-L., SIITONEN, J., KALLIO, R., 1998 - Amount and Quality of Coarse Woody Debris in Natural and Managed Coniferous Forests near the Timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13 : 204 - 214.
- SLIPINSKI, S.-A., LAWRENCE, J.-F., 1999 - Phylogeny and classification of *Zopheridae sensu novo* (*Coleoptera: Tenebrionoidea*) with a review of the genera of *Zopherinae* (excluding *Monommatini*). *Annales-Zoologici-Warsaw*, 49 (1-2) : 1 - 53.
- SNÄLL, T., 1997 - Dead wood quantity and edge effects on dead wood and fungal indicator-species, a study conducted in south-central Swedish key-habitats. *Swedish University of Agricultural Sciences, Master's thesis*, 20 p.
- SNEDECOR, G. W., COCHRAN, W. G., 1980 - Statistical Methods. (Seventh Edition). *The Iowa State University Press*, 507 p.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1978 - Ecological Methods, with particular reference to the study of insect populations. (Second Edition). *Chapman & Hall*, London, 524 p.

- SPEIGHT, M. C. D., 1989 - Les invertébrés saproxyliques et leur protection. *Collection Sauvegarde de la nature*, N°42, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 77 p.
- SPEIGHT, M. C. D., 1997 - Invertebrate species lists as management tools : an exemple using databased information about Syrphidae (Diptera). Colloquy on conservation, management and restoration of habitats for invertebrates : enhancing biological diversity. *Environmental encounters*, 33 : 74 - 83.
- SPEIGHT, M.C.D., 1989 - Les invertébrés saproxyliques et leur protection. *Collection Sauvegarde de la nature*, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 42, 77 p.
- STÅHL, G., RINGVALL, A., FRIDMAN, J., 1999 - Assessment of Coarse Woody Debris - A Methodological Overview. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden*) Preliminary manuscript, 39 p.
- STENLID, J., 1999 - Are wood decayers threatened by isolation, or just by lack of substrates ?. (*Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden*) Submitted abstract, 1 p.
- STOKLAND, J.N., 1997 - Representativeness and efficiency of bird and insect conservation in Norwegian boreal forest reserves. *Conservation Biology* 11 (1) : 101 - 111.
- STREBLER, G. (coord.), BROSSUT, R., CHARARAS, C., DESCOINS, C., FOURNIER, J.C., LE GAL, Y., MARION-POLL, F., MOREAU, J.P., SOULAS, G., ZAGATTI, P., 1989 - Les médiateurs chimiques, leur incidence sur la bioécologie des animaux. *Lavoisier, Tec & Doc*, 246 p.
- SUDRE, J., 1998 - Contribution à l'étude des *Cerambycidae* du département de la Haute-Savoie, liste commentée des espèces rencontrées et conservées au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. *Bull. Romand d'Entomologie*, 16 : 73 - 124.
- SUDRE, J., FOUCART, A., COQUEMPOT, C., 1999 - Catalogue commenté et étude bibliographique des coléoptères *Cerambycidae* du département de l'Hérault. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 68 (6) : 133 - 192.
- SYRETT, P., EMBERSON, R.M., 1997 - The natural host of beetle species feeding on broom, *Cytisus scoparius* (L.) Link (*Fabaceae*), in southwest Europe. *Biocontrol Science and Technology*, 7 (3) : 309 - 326.
- TARRIER, M., 1993 - Protection des lépidoptères. S.O.S Monarques ! Dernier acte : l'adieu (*Lepidoptera Nymphalidae Danainae*). *Alexanor*, 18 (3) : 189 - 193.
- TAUPIN, P., 1995a - Contribution à l'inventaire des longicornes du Loiret. *Bulletin de l'association des Naturalistes Orléanais, supplément scientifique annuel 1995* : 42 - 55.
- TAUPIN, P., 1995b - Note complémentaire des longicornes du Loiret. Quelques captures intéressantes en 1993 et 1994. *Bulletin de l'association des Naturalistes Orléanais, supplément scientifique annuel 1995* : 56 - 57.
- TERREAUX, J.P., 1996 - Gestion des forêts : rentabilité et durabilité sont-elles opposables ?. *Cahiers d'économie et sociologie rurales*, 41 : 134 - 147.
- THÉBAULT, G., 1953 - Captures de Cerambycides (Ste Baume). *L'Entomologiste*, IX (1-2) : 31 - 32.
- THUNES, K.H., WILLASSEN, E., 1997 - Species composition of beetles (Coleoptera) in the bracket fungi *Piptoporus betulinus* and *Fomes fomentarius* (Aphyllporales : Polyporaceae) : an explorative approach with canonical correspondence analysis. *Journal of Natural History*, 31 (3) : 471 - 486.
- TOLNAI, S., 1996 - Perspective - La biodiversité, la durabilité, et les écosystèmes. *The Forestry Chronicle*, 72 (2) : 119.
- TOROSSIAN, C., 1974 - Etude préliminaire des conséquences écologiques et biologiques des coupes pratiquées en forêt de grésigne. *L'Entomologiste Toulousain*, 1974 (1) : 11 - 20.
- TOROSSIAN, C., HUMBERT, P., 1982 - Les fourmis rousses des bois et leur rôle dans l'écosystème forestier. *Revue Forestière Française*, 34 (1) : 32 - 41.
- TURCHIN, P., ODENDAAL, F., 1996 - Measuring the effective sampling area of a pheromone trap for monitoring population density of southern pine beetle (Coleoptera : Scolytidae). *Environnemental Entomology*, 25 (3) : 582-588.
- USHER, M.-B., 1986 - Wildlife conservation evaluation : attributes, criteria and values. (Chapter 1). In USHER, M.-B. *Wildlife Conservation Evaluation*, Chapman & Hall, London : 3 - 44.
- VÄISÄNEN, R., BISTRÖM, O., HELIÖVAARA, K., 1993 - Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests ?. *Biodiversity and Conservation*, 2 : 95 - 113.
- VALLADARES, L., 2000 - Exploration et Caractérisation de méthodes de piégeage adaptées aux coléoptères saproxyliques en forêts feuillues, mixtes ou résineuses. *Mémoire de DESU, Université Paul Sabatier Toulouse, ESAP* : 69 p + 9 Annexes.
- VAN HELSDINGEN, P.J., WILLEMSE, L., SPEIGHT, M.C.D., 1996 - Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention. Part 1 - Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. *Nature and environment*, n°79, Council of Europe Publishing, 217 p.

- VAN MEER, C., 1999 - Données entomologiques sur une très vieille forêt de feuillus : la forêt de Sare. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 27 (1) : 1 - 17.
- VAN MEER, C., DAUPHIN, P., 2000 - Quelques *Staphylinidae*, hôtes de la forêt de Sare (Pyrénées-Atlantiques). *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 28 (4) : 199 - 205.
- VAZQUEZ, X. A., PUJADE, J., 1995 - Primeres dades referides als coleopters capturats amb trampa malaise a Santa Coloma (Andorra) (Coleoptera). *Ses. Entom.*, 9 : 187 - 199.
- VERDIER, P., QUEZEL-AMBRUNAZ, P., RIOUX, J.-A., 1949 - Note sur les Cérambycides des Cévennes. *L'Entomologiste*, 5 (1-2) : 11 - 13.
- VILLIERS, A., 1962 - Observations écologiques sur quelques Cérambycides floricoles du Queyras (Hautes-Alpes). *L'Entomologiste*, 18 (2-3) : 35 - 59.
- VILLIERS, A., 1963 - Sur quelques rares Coléoptères de la faune française. *L'Entomologiste*, 19 (1-2) : 8-10.
- VILLIERS, A., 1978 - Faune des Coléoptères de France I. Cerambycidae. *Encyclopédie Entomologique*, XLII, Lechevalier, Paris, 611 p.
- VINCENT, R., 1982 - Nouvelles observations sur *Akimerus schaefferi* (Col. Cerambycidae). *L'Entomologiste*, 38 (1) : 1 - 8.
- WELCH, R. C., 1988 - Regional News. East region. Insect indicators of ancient woodland. *Account of Royal Entomological Society of London's Eastern Region Meeting at the University of Leicester (23-24 October, 1987)*. *Antenna*, 12 : 69 - 71.
- WESLIEN, J., SCHROEDER, L.M., 1999 - Population level of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management* 115 (2-3) : 267 - 275.
- WHITEHEAD, P.F., 2000 - Slovakian *Querceta*: their temporal development and *Urwaldrelikt* Coleoptera in relation to arboreal refugia. *Entomologist's Gazette* 51 : 117 - 124.
- WHITEHOUSE, N. J., 1997 - Insect fauna Associated with *Pinus sylvestris* L. from the Mid-Holocene of the Humberhead Levels, Yorkshire, UK. *Quaternary Proceedings*, 5 : 293 - 303.
- WILLIAMS, R. N., FICKLE, D. S., BARTELT, R. J., DOWD, P. F., 1993 - Responses by adult *Nitidulidae* (Coleoptera) to synthetic aggregation pheromones, a coattractant, and effects of trap design and placement. *Eur. J. Entomol.*, 90 : 287 - 294.
- WILLIAMS, P. H., GASTON, K. J., 1994 - Measuring more of biodiversity : can higher-taxon richness predict wholesale species richness ? *Biological Conservation*, 67: 211-217.
- WILLIAMS, P. H., GASTON, K. J., 1998 - Biodiversity indicators: graphical techniques, smoothing and searching for what makes relationships work. *Ecography*, 21: 551-560.
- WILSON, E. O., 1988 - *Biodiversity*. National Academic Press, Washington, 521 p.
- WWF, FNE, RÉSERVES NATURELLES DE FRANCE, GREENPEACE, 2000 - Charte partenariale pour la restauration des forêts après tempêtes. (Online : www.wwf.fr/pdf/charte%20.pdf): 6 p.
- ZACH, P., 1997 - Jewel beetles (Coleoptera, Buprestidae) in pheromone traps set for *Ips typographus*. *Biologia Bratislava*, 52 (2) : 303 - 307.
- ZAGATTI, P., REISDORF, Ph., ARNABOLDI, F., HORELLOU, A., MARI, A., 2001 - Coléoptères du Massif de Rambouillet et du PNR Haute Vallée de Chevreuse : 1990-2000 (Liste actualisée le 9/02/2001), *document de travail, in litteris*, 16 p.
- ZIELONKA, T., 1999 - Dead wood decomposition rate in old-growth mountain spruce forest of Tatras Mts. (Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests. 31 May – 3 June 1999, Umeå, Sweden) Submitted abstract, 1 p.

ANNEXES

<i>Annexe 1 : Travaux personnels relatifs à la connaissance des coléoptères et à l'évaluation ou à la conservation des milieux forestiers.</i>	247
<i>Annexe 2 : Etapes repères de la saproxylation</i>	251
<i>Annexe 3 : Illustrations de l'appel à enrichissement et de la phase de validation pour l'établissement de la liste des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts françaises (extraits)</i>	257
<i>Annexe 4 : Données des analyses multivariées : valeurs calculées pour l'ensemble des sites</i>	261
<i>Annexe 5 : Relevés de végétation du bois de Doumerc à Clermont-le-Fort (par J. M. Savoie)</i>	265
<i>Annexe 6 : Analyses de variance (deux facteurs sans répétition d'expérience) et valeurs des PPDS sur variances significatives (piégeage à « Doumerc », Clermont le Fort – 31)</i>	269
<i>Annexe 7 : Chronologie des captures et comportement saisonnier des pièges (piégeage à « Doumerc », Clermont le Fort)</i>	275
<i>Annexe 8 : Inventaire par pièges à bière en forêt de Grésigne</i>	281

ANNEXE 1

***TRAVAUX RELATIFS A LA CONNAISSANCE
DES COLEOPTERES ET A L'EVALUATION OU
A LA CONSERVATION DES MILIEUX
FORESTIERS.***

Articles originaux (* avec comité de lecture)

- ALLEMAND, R., CONSTANTIN, R., BRUSTEL, H., 1999 *- Inventaire commenté des Lycidae de la Faune de France. Redécouverte de *Benibotarus alternatus* (Fairmaire) dans les Pyrénées. (Coleoptera, Cantharoidea). *Bull. Soc. Ent. France*, 104 (1) : 91-100.
- BRUSTEL, H., CLARY, J., 2000 *- « Oh, cette Grésigne ! », acquisitions remarquables pour cette forêt et le sud-ouest de la France : données faunistiques et perspectives de conservation (Coleoptera), (premier supplément au catalogue de Jean Rabil, 1992, 1995). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 105 (4) : 357-374.
- BRUSTEL, H., SOLDATI, F., SOLDATI, L., 2000 – Contribution à la connaissance des Coléoptères Tenebrionidae du Liban. *L'Entomologiste*, 56 (4) : 145-150.
- BRUSTEL, H., 2001 *- « Oh, cette Grésigne ! », données faunistiques nouvelles pour cette forêt (Coleoptera), (deuxième supplément au catalogue de Jean Rabil, 1992, 1995). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 106 (5) : 473-482.
- BRUSTEL, H., 2001 - Sur les traces de Bauduer et de Delherm de Larcenne : Coléoptères saproxyliques des vieux chênes lièges gascons. *Bulletin Soc. linn. Bordeaux*, 29 (3) : 199-201.
- BRUSTEL, H., 1997 - Deux nouvelles localités Françaises pour *Paratillus carus* NEWMAN, 1840 (col. Cleridae). *L'Entomologiste*, 53(4) : 159.
- BRUSTEL, H., 1998 - Variabilité chromatique de *Gnorimus nobilis* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Scarabaeoidea, Trechiinae) : découverte de formes mélanisantes et hémimélanisantes. *Lambillionea*, XCVIII, 4 : 655-658.
- BRUSTEL, H., BERGER, P., COCQUEMPOT, C., (accepté 31/10/2000) *- Catalogue des Cerambycidae et Vesperidae de la faune de France (Coleoptera). *Annales de la Société Entomologique de France* : 24 p. (sous presse)
- BRUSTEL, H., BERGER, P., MINETTI, R., 1997 - Nouvelles observations sur *Brachyta borni* Ganglbauer (Coleoptera Cerambycidae). *Lambillionea*, XCVII (1) : 141-149.
- BRUSTEL, H., FREEMAN, J.C., VALLADARES, L., VAN MEER, C. 2001 - Données originales sur quelques Cerambycidae des Pyrénées et régions voisines (Coleoptera). *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 29 (1) : 11-20.
- BRUSTEL, H., NOBLECOURT, T., VALLADARES, L., 2000 - *Aphodius* (s.str.) *conjugatus* (Panzer, 1795) localement abondant dans l'Aude. *Le Coléoptériste*, 39 : 113-114..
- BRUSTEL, H., ROGÉ, J., 1998 - Sur quelques Coléoptères rares ou peu connus du sud-ouest de la France. *L'Entomologiste*, 54 (5) : 203-209.
- BRUSTEL, H., ROGÉ, J., 1999 - Sur quelques Coléoptères rares ou peu connus du sud-ouest de la France, (2^e partie). *L'Entomologiste*, 55 (3) : 91-101.
- BRUSTEL, H., VANMEER, C., 1999 *- Sur quelques éléments remarquables de l'entomofaune saproxylique pyrénéenne et des régions voisines. (Coleoptera). *Bull. Soc. ent. France*, 104 (3) : 231-240.
- GOURVES, J., BRUSTEL, H., 2001 – Le Genre *Osphya* dans les Pyrénées-Orientales (Coleoptera, Melandryidae). *R.A.R.E.*, 10 (1) : 12-14.

Communications

- BRUSTEL, H., 1996 - Reflexions sur une expertise entomologique en forêt domaniale de Grésigne (Tarn). *Actes colloque protection des espaces naturels et de l'entomofaune. SFF, et Rosalia* (1 et 2 octobre 1994) : 58-60.
- BRUSTEL, H., 1998 - Les coléoptères saproxyliques, bio-indicateurs de la qualité des milieux forestiers - Cas des forêts feuillues métropolitaines en plaine et collines. in actes colloque UEF et Association Internationale des Entretiens Ecologiques (Dijon 2&3/12/97), *cahiers de l'AIDEC*, n° 36 : 173-184.
- *LHONORE, J., BRUSTEL, H. (*Synthèse par...) 2000 – Proposition de Recommandation : Pour la prise en compte significative de l'endémisme dans les listes rouges. Table ronde « listes rouges », Colloque sur l'Endémisme, 15-17/02/1999, Moulis (F.). *Belgian Journal of Entomology*, 2 (1) : 15-20.

Rapports d'Etude

- BRUSTEL, H., 1995 – Avis sur l'intérêt entomologique de parcelles en Forêt de Sauveterre de Comminge (31). Note du 4/12/95, pour DR ONF Midi-Pyrénées, 3 p.
- BRUSTEL, H., 1995 – Conseils et précautions relatifs à la conservation de la biodiversité en Coléoptères

Saproxyliques dans l'Aménagement de la Forêt Domaniale de Montagne Noire. Rapport du 27/11/95, pour SID ONF Castres, 6 p.

- BRUSTEL, H., 1996 - Projet d'étude sur les coléoptères bio-indicateurs saproxyliques en forêt de Grésigne. *Premiers éléments, Rapport d'étude* (ESAP, ENMP) pour ONF, 28 p. + annexes.
- BRUSTEL, H., 1998 - Utilisation de bioindicateurs entomologiques forestiers pour une gestion patrimoniale des forêts de feuillus de Midi-Pyrénées : Application en forêt domaniale de Grésigne, rapport de fin d'étude ONF, ENMP, ESAP : 92 p. + Annexes.
- BRUSTEL, H., 1999 - Compte rendu de la journée d'étude du 10/12/99 à la Ste Baume. Note du 13/12/99, Iconographie, pour DR ONF (Toulon), 8 p.
- BRUSTEL, H., 1999 - Compte rendu d'inventaire en Forêt de Giroussens (Tarn). Note du 20/11/99, pour Ingénierie Forestière, 3 p.
- BRUSTEL, H., 2000 - Comparaison des Sylvicultures et Coléoptères saproxyliques. (Convention d'étude ESAP / IDF Toulouse du 21/04/1999), rapport d'étude ESAP : 32 p.
- BRUSTEL, H., 2000 - Etude préliminaire au document d'objectif en forêt domaniale de Grésigne (Tarn), Coléoptères saproxyliques, (Convention d'étude ESAP / ONF SID Castres du 16/12/1999) Volume d'Annexes Faunistiques. *Confidentiel*, ESAP : 102 p. + 1 Carte A3.
- BRUSTEL, H., 2001 - Etude préliminaire au document d'objectif en forêt domaniale de Grésigne (Tarn), Coléoptères saproxyliques, (Convention d'étude ESAP / ONF SID Castres du 16/12/1999) document de synthèse, ESAP : 22 p.

Autre (travaux collectifs, ouvrages de vulgarisation, atlas)

- BRUSTEL, H., 1997 - Regard sur le monde des insectes. *Collection espaces naturels sensibles, livre CG (82) et SEMATEG*, 60 p.
- HOLLIGER, B., BRUSTEL, H., 1997 - Atlas préliminaire des Coléoptères Cerambycidae. *Inventaires Floristiques et Faunistiques d'Ariège N°11D, ANA édition*, 80 p.
- BRUSTEL, H., 2000 - Introduction : les coléoptères saproxyliques et le Forestier. In DU CHATENET, G.- Coléoptères phytophages d'Europe. *NAP éditions*, 367 p. : 7-10.
- RICHOUX, P., BRUSTEL, H., VALEMBERG, J., CHABROL, L., 2000 - Catalogue permanent de l'entomofaune française. Série nationale. *Coleoptera : Rhysodidae - Paussidae - Cicindelidae. U.E.F. Editions* : 1-11.

Exemples d'encadrements (travaux relatifs aux coléoptères saproxyliques)

- BRIN, A., 1999 - Comment préserver le Grand Capricorne (*Cerambyx cerdo*, L.) dans un réseau bocager traversé par l'A 28. Mémoire d'*Ingénieur en Agriculture*, ESAP Toulouse, 58 p.
- IBANEZ JUSTICIA, A., 2001 - Méthodes de capture des coléoptères en Forêts. Mémoire d'*Ingeniero Superior de Montes* (Spécialité : *Ciencia y Tecnologia Forestal*). ESAP Toulouse & ETSEA Lleida : 75 p. + Annexes.
- VALLADARES, L., 2000 - Exploration et Caractérisation de méthodes de piégeage adaptées aux coléoptères saproxyliques en forêts feuillues, mixtes ou résineuses. Mémoire de *DESU*, Université Paul Sabatier Toulouse, ESAP Toulouse : 69 p + 9 Annexes.

ANNEXE 2

***ETAPES REPÈRES
DE LA SAPROXYLATION***

Le terme « saproxylation » fait référence aux agents qui en sont à l'origine : les organismes saproxyliques. Plutôt que de repérer l'état d'avancement du processus en fonction du type de faune présent, nous tachons de décrire des repères sur l'état physique de l'arbre *in situ*, observables directement. Les étapes ci-après définies ont une durée variable en fonction du contexte local et du matériel végétal considéré. C'est un processus dynamique, et ces étapes ne doivent pas être confondues avec un état figé, caractérisé par un certain nombre de repères visibles. Nous nous appuyons sur différents travaux (Adams, 1915 *in* Dajoz, 1966a ; Dajoz, 1966a, 1966b, 1998 ; Speight, 1989 ; Nageleisen, 1993 ; Landman, 1994 ; Irmiler *et al.*, 1996 ; Kletecka, 1996 ; Sippola *et al.*, 1998) pour cette caractérisation en 5 étapes du cas type de l'arbre entier qui meurt et se dégrade suivant un processus « naturel ». Ce qui est ici décrit pour l'ensemble de l'arbre peut être appliqué à une de ses parties seulement. Par exemple, une branche tuée par les lésions pré-nymphales d'une larve de *Coroebus florentinus* (Buprestidae), ou cassée par le vent, sera considérée à son « stade 2 » de saproxylation, alors que l'arbre porteur, sain dans son ensemble, n'est pas concerné par le processus. De la même façon, l'intérieur d'une cavité d'arbre vivant est au « stade 5 ».

Étape 1 : le dépérissement

définition et origines

Le dépérissement fait référence à des symptômes visibles sur le terrain et qui traduisent une **détérioration de la santé de l'arbre**. Les anomalies comme la réduction de la quantité et de la qualité du feuillage et des pousses, ou la mortalité de rameaux sont des signes de baisse de vigueur. L'avenir de l'arbre est alors jugé problématique, mais l'issue n'est pas forcément fatale. Cette étape est donc caractérisée par sa **réversibilité**.

L'origine du dépérissement est fonction de **facteurs prédisposants** : facteurs génétiques, potentialités pédoclimatiques de la station, actions sylvicoles et âge de l'arbre. Un arbre prédisposé au dépérissement sera alors sensible à certains **facteurs déclenchants** comme par exemple les accidents climatiques ou certains organismes ravageur ou pathogènes au niveau du feuillage et des racines. A ce stade, une pression continue des facteurs déclenchants (une sécheresse par exemple) et/ou l'apparition de **facteurs aggravants** représentés par les organismes saproxyliques pionniers (champignons ou insectes) peuvent irrémédiablement engager l'arbre vers le déclin.

Cette étape pourra durer de très nombreuses années et même, dans un jeu de déclin/rémissions, accompagner la quasi totalité de la vie, ou plutôt survie, d'un arbre. La description du dépérissement général d'un arbre implique clairement que certaines parties de celui-ci (certaines branches ou des parties mortes localisées sur le tronc ou la souche) seront déjà engagées dans des étapes plus avancées de la saproxylation.

symptômes

L'appréciation générale du dépérissement portera sur l'observation de l'état du houppier et du tronc (celui des racines demandant un examen particulier), notamment :

- ✓ descente de cime ou structure claire du houppier, par changement de densité et de couleur du feuillage, faible allongement des pousses, décurtation, ou dessèchement progressif de rameaux ;
- ✓ fentes, exsudations noirâtres, développement importants de lichens, lésions ou décollements d'écorce en bande, plus ou moins limités par des bourrelets cicatriciels actifs ;
- ✓ importantes lésions d'origine exogènes : branches maîtresses de gros diamètre brisées ou mortes en place, présence altérations profondes (blessures d'engins, foudre, ...), trous de sorties de grands capricornes, de traces de pics (cavité de nidification, traces de nourrissage), et polypores sur le tronc.

Étape 2 : la mort de l'arbre

définition

Cette étape pourrait n'être qu'un repère, instantané, entre la phase de dépérissement et le début de la dégradation sous corticale par les organismes saproxyliques pionniers (étape 3). Dans ce cas le repère serait l'arrêt complet de la circulation de sève.

Nous choisissons de situer ce stade à partir du point d'irréversibilité du processus de dépérissement (estimé a posteriori). La suite est marquée par la mort complète de l'arbre, visualisable par le flétrissement total des feuilles pendant la période végétative, ou le non débournement de l'arbre au printemps. A son terme,

ce stade peut être représenté par la dessiccation du cambium.

L'abattage d'un arbre, de même qu'un chablis, correspondent au basculement direct de l'arbre sain dans cette étape.

Cette étape peut s'inscrire de l'année précédant la mort de l'arbre à l'année suivante pour un sujet ne débouillant pas au printemps.

critères

L'ensemble des symptômes caractérisant les facteurs aggravants du dépérissement et leurs conséquences sur le végétal sont retenus :

- √ flétrissement des organes aériens ;
- √ présence de carpophores des espèces de champignons de faiblesse ou de blessure, comme l'Armillaire, ou la prolifération généralisée sur le tronc de polypores ;
- √ lésions cambiales par des coléoptères xylophages et sous-corticaux ;
- √ présence de pourridiés ou de chancres.

Au terme de cette étape, les écorces sont encore assez fermement fixées au bois, lui même conservant ses propriétés physiques.

Étape 3 : la dégradation corticale

définition

L'arbre à ce stade est mort depuis au mois un an. Par le travail des organismes saproxyliques pionniers et la dessiccation générale de l'arbre, l'écorce n'adhère plus aussi fermement, elle se fend et se décolle. Le travail des organismes xylophages et sous-corticaux entraîne l'apparition d'exsudations de sciure sèche relativement fluide et claire. Déjà l'aubier peut avoir perdu ses qualités physiques, des galeries et des trous d'éclosion de xylophages de petite taille sont visibles. Les champignons, mycélium sous écorces ou carpophores dans les fissures, sont abondants, en particulier en conditions humides (parties au nord et à l'ouest des troncs, collet des arbres, arbres à l'ombre, dans les bas fonds,...).

critères

Les critères visualisables se confondent avec les éléments de définition de ce stade, auxquels nous ajouterons les signes de fréquentation d'une faune opportuniste :

- √ dessiccation générale de l'arbre, l'écorce se fend et se décolle, l'aubier se fend ;
- √ exsudations de sciure sèche relativement fluide et claire, galeries et trous d'éclosion de xylophages de petite taille (le plus souvent de forme elliptique, jusqu'à 8 mm environ, sur écorce, ou circulaires, de 1 à 2 mm, dans l'aubier) ;
- √ présence de mycéliums sous écorces et de carpophores dans les fissures ou directement sur le tronc (polypores) ;
- √ traces de nourrissage de pics se présentant sous forme d'éclats de fibres relevées, laissant entrevoir une galerie d'insecte ;
- √ le houppier se dégarnit des rameaux les plus fins.

Étape 4 : l'altération du cœur

définition

Sous l'effet du travail des organismes xylophages, de l'humidité et de la colonisation du duramen par les champignons lignicoles, l'altération du bois ne concerne plus seulement l'aubier. Il s'agit d'une perte des qualités structurelles du matériau par des altérations physiques et chimiques. Cette dégradation sera différentielle de la périphérie vers le cœur, et suivant l'intensité de la colonisation des organismes saproxyliques. Ainsi les galeries des xylophages seront autant de points de rupture physique du matériau bois, et seront aussi les points de propagation bactériens ou mycéliens qui entraîneront une transformation de la structure ligneuse. C'est à ce stade que d'autres organismes dépendant des xylophages, des champignons ou du bois transformé par les premiers, feront leur apparition ; puis viendront leurs successeurs ou leurs prédateurs. L'arbre encore debout ressemble à **une chandelle** car les

bois de plus faible section et exposés plus directement au vent s'effondrent les premiers. La cassure du tronc peut intervenir durant cette étape.

critères

Ce qui peut être visible sur un arbre à ce stade reste, le plus souvent, du domaine des critères extérieurs :

- √ l'écorce n'est adhérente qu'en de rares endroits où des champignons assurent l'interface écorce/bois ; sous les plaques d'écorce déhiscentes, on trouvera un terreau noirâtre, dans les parties les plus humides (sur chablis en particuliers) ou une accumulation de sciure ;
- √ exsudations de sciure de texture souvent grossière, galeries et trous d'éclosion de xylophages de toutes tailles (jusqu'à 3 cm pour les grandes espèces de capricornes) ;
- √ mycéliums et carpophores de différents champignons largement représentés ;
- √ si l'arbre reste debout, il sera le plus souvent ouvert par les pics qui auront facilité à y construire des cavités de nidification ou à se nourrir (les traces de nourrissage de pics se présentent sous forme de perforations coniques dans l'aubier plus ou moins pourri) ;
- √ les branches de faible diamètre (< 5 cm) sont toutes tombées, le bois se fend en profondeur, dans le sens de la fibre.

Étape 5 : la décomposition ultime (bois carié)

définition

L'arbre n'a plus une tenue suffisante pour rester debout. Il chute et entre dans une phase de désintégration progressive. Le bois est carié (rouge ou blanc), en général humide, et se délite facilement en de nombreux endroits. Des organismes de la litière le colonisent au même titre que la flore qui trouvera là un substrat de germination. La forme générale du tronc se modifie et finit par prendre un aspect amorphe passant inaperçu au travers des strates herbacées de la végétation ou des éléments de la litière.

critères

- √ sans écorce ;
- √ bois au sol, de forme modifiée, recouvert le plus souvent de mousse ou d'autres végétaux ;
- √ matériau tendre, de couleurs complexes souvent à dominante brun rouge ou blanc jaunâtre, dans lequel il est possible d'enfoncer le doigt par endroits, et qui en général cède sous le pied.

ANNEXE 3

***ILLUSTRATIONS DE L'APPEL
À ENRICHISSEMENT ET DE LA PHASE
DE VALIDATION POUR L'ETABLISSE -
MENT DE LA LISTE DES COLÉOPTÈRES
SAPROXYLIQUES BIOINDICATEURS DE
LA QUALITÉ DES FORÊTS FRANÇAISES
(EXTRAITS).***

I – EXTRAIT DE LA LETTRE DE PRESENTATION DU TRAVAIL (phase d'enrichissement de la consultation)

« L'objectif de ce courrier est donc de prendre votre avis d'entomologiste sur :

√ le choix des espèces (lignes des tableaux)

√ la liste des milieux de référence ou caractéristiques des espèces (colonnes)

√ l'enrichissement de l'inventaire (croix et infos dans les tableaux)

Si certaines informations sont issues de références bibliographiques non-utilisées, merci de les signaler le plus précisément possible.

Dans un premier temps, ces tableaux sont susceptibles d'être redimensionnés par ajout, retraits ou précisions sur les espèces et sur les milieux de références (forêts, massifs) en fonction de ce premier appel à propositions. Chacun étant libre d'instruire tout ou parties des documents de travail ci-joints (groupes étudiés, centres d'intérêt). Après synthèse, une deuxième version sera envoyée (fin septembre au maximum) pour validation et pour complément d'instructions sur les caractéristiques biologiques des espèces retenues (Tableaux 1B, 2B et 3).

- Nous rappelons que le **choix des espèces** doit répondre en priorité à certains objectifs :

1- **un ensemble d'espèces accompagnant les processus de dégradation du bois** : des xylophages primaires colonisant les bois déperissant ou morts depuis peu, aux saproxylophages ne pouvant intervenir sans une transformation préalable du matériau par d'autres organismes, en passant par les prédateurs de ce cortège, les mycétophages... (des distinctions sont faites pour chaque espèce : colonnes « biologie » et « IF »).

2 - **des espèces d'intérêt patrimonial** : notion qui renvoie à une représentation, souvent simultanée, de rareté, d'exigence biologique, de répartition étroite et de menaces subies (un coefficient permet de nuancer ce propos : « IP » et « IF »).

3 - **des espèces à répartition large** : un endémique a un intérêt patrimonial élevé, mais n'a de valeur indicatrice que pour la zone où l'on peut le trouver.

4 - **des espèces (ou groupes) faciles à reconnaître, et bien connues, en priorité** : sinon des travaux récents ou plusieurs collègues spécialistes (et disponibles pour vérifier des déterminations) doivent exister pour les espèces choisies parmi les plus délicates à déterminer.

- Pour le **choix des exemples des milieux de référence**, ce sont les **plus riches en espèces** qui sont à retenir.

Rappelons qu'au niveau de l'utilisation, l'intérêt d'une telle compilation de données est triple :

√ D'une part, le croisement entre les forêts et les espèces choisies valide le caractère exemplaire de la qualité (et de la connaissance) de certains massifs, et permet de construire une échelle de valeur pour la bio-évaluation.

√ Ce travail peut servir localement de référence lorsqu'il sera nécessaire de justifier l'intérêt d'une forêt aux administrations, gestionnaires (...) ou de comparer des « valeurs » ou des lacunes d'inventaire entomologique sur différentes forêts.

√ Ce type de synthèse existe chez nos voisins et il semble intéressant de construire une telle échelle de valeur « entre nous » plutôt que d'emprunter ailleurs des outils moins adaptés. ... »

II - FICHE DE REPONSE (phase de validation de la consultation)

Nom :

Adresse (si celle mentionnée ne convient pas), E-mail :

1 - Je ne souhaite plus (ou toujours pas) participer à ce travail (o / n) :

Si non, raison (facultatif) :

Si oui, l'ensemble des informations est à reporter directement ci-après :

2 – Données à ajouter ou à modifier :

... sur Tableau espèces :

--

... sur tableau « plaines et collines » :

--

... sur tableau « Montagne » :

--

3 – Dans le cas d'une consultation bibliographique omise (cf. liste jointe), merci de me signaler SVP les documents consultés :

--

4 – Commentaires (le verso et les marges peuvent être utilisées à cet effet)

--

ANNEXE 4

***DONNÉES DES ANALYSES
MULTIVARIABLES :
VALEURS CALCULÉES POUR
L'ENSEMBLE DES SITES***

Données des analyses Multivariées :

Valeurs calculées pour l'ensemble des SITES

N°	Variables et valeurs	montagne ou plaine	Nord ou sud	X	RSD (X & Y)	RSD / potentiel (%)	2X	TB	TB +	TB - / TB +	ip1 / potentiel (%)	ip2 / potentiel (%)	ip3 / potentiel (%)	ip4 / potentiel (%)	total ip pondéré RSD	total ip / potentiel (%)	if1 / RSD forêt	if1 / potentiel (%)	if2 / RSD forêt	if2 / potentiel (%)	if3 / RSD forêt	if3 / potentiel (%)	total if forêt	total if pondéré RSD	total if / potentiel (%)
											ip1	ip2	ip3	ip4	% ip1 / RSD forêt	% ip2 / RSD forêt	% ip3 / RSD forêt	% ip4 / RSD forêt	% if1 / RSD forêt	% if2 / RSD forêt	% if3 / RSD forêt	total if / potentiel (%)	total if pondéré RSD	total if / potentiel (%)	
1		m	n	21	3	24	43	9	15	0.60	0	0	0	0	63	37.8	13	45.2	6	25.0	5	20.8	40	37.0	
2	McLozère, Maygros (05, 48, 48)	m	n	4	9	13	23	6	7	0.86	0	100	4	30.8	36	27.7	6	46.2	30.0	15.4	5	38.5	25	192	
3	Belledune (38)	m	n	10	3	13	23	6	7	0.86	0	100	5	38.5	36	27.7	4	40.0	20.0	3.5	6	46.2	25	192	
4	Vercois (38, 26)	m	n	20	0	20	36	0	12	0.67	0	100	7	38.5	56	2.80	8	40.0	30.0	3.5	6	46.2	38	190	
5	Devolvay, Boccaud aux Ermines (38, 05)	m	n	16	4	20	36	0	13	1.86	0	100	6	30.0	37.5	3.6	2.80	33.1	30.0	3.5	8	40.0	44	2.10	
6	Vosges (90, 88, 68, 70, 67, 57, 54)	m	n	21	3	24	43	0	16	2.00	0	100	5	20.8	55.6	16	66.7	33.3	15.0	188	70	2.92	40.7	38.9	
7	Vesulbe & Mercatour (06, 04)	m	n	36	2	38	69	1	0.6	18	20	0.90	0	100	7	18.4	77.8	22	57.9	73.3	8	21.5	65.1	68.5	
8	PNR du Haut Jura (25, 39)	m	n	18	5	23	41	0.28	8	15	0.53	0	100	6	26.1	66.7	11	47.8	36.7	6	26.1	37.5	69	3.00	
9	Chartreuse (38)	m	n	31	1	32	58	0.05	15	17	0.88	0	100	7	21.9	77.8	16	50.0	58.3	9	28.1	56.3	98	3.06	
10	Maurienne, Vanoise et Romme (73)	m	n	18	11	29	52	0.61	12	18	0.67	0	100	7	24.1	77.8	12	41.4	40.0	10	34.5	58.8	9	31.0	
11	Mt Blanc au Chablais (73, 74)	m	n	23	8	31	56	0.35	15	18	0.83	0	100	7	22.6	77.8	11	35.5	36.7	13	41.9	81.3	99	3.19	
12	Atone (Corse)	m	s	3	0	3	6	0	1	2	0.50	0	0	33.3	14.3	2	66.7	6.9	0	0.0	0	0.0	3	1.00	
13	Sault ouest (Belcasta) (09)	m	s	2	9	19	1	0.29	6	3	2.00	0	0	33.3	42.9	6	66.7	20.7	0	0.0	0.0	24	2.67		
14	Campo (66)	m	s	9	1	10	21	0.11	4	6	0.67	0	0	100	17	2.00	5	50.0	17.2	1	10.0	9.1	27	2.70	
15	Funes (11)	m	s	20	2	12	25	0.20	6	6	1.00	0	0	100	3	42.9	8	66.7	27.6	1	8.3	31	34		
16	Iraty (64)	m	s	20	2	22	46	0.16	6	6	2.67	0	0	100	6	27.3	63	59.1	44.8	3	13.6	27.5	63	2.86	
17	Vallées d'Aspe & d'Oséou (64)	m	s	23	1	24	51	0.04	17	2	4.3	0	0	100	4	28.2	13	54.2	44.8	4	16.7	36.4	69	2.88	
18	Capit & Braques (09, 66)	m	s	16	1	17	36	0.06	8	9	0.89	0	0	100	4	29.5	57.1	11	64.7	37.9	2	11.8	18.2	49	2.88
19	Sault est (Gesse, Fan, Marées) (11, 66)	m	s	27	0	27	57	0	0	16	11	1.45	0	0	100	16	59.3	55.2	4	14.8	36.4	78	2.89		
20	Mazaudu au Nérouvelle (64, 65)	m	s	28	3	31	66	0.11	21	10	2.10	0	0	100	7	23.6	100.0	18	58.1	62.1	6	19.4	42.9	9	29.0
21	Vivaro et Verzoises (Corse)	m	s	7	0	7	14	0	4	3	1.33	0	0	100	2	28.6	3	42.9	10.3	2	28.6	18.2	21	3.00	
22	forêt de Chaux (39)	p	n	18	1	19	23	0.06	5	14	0.36	0	5	26.3	13.5	0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	43	2.31		
23	forêt de Sibart (91)	p	n	14	0	14	18	0	4	10	0.40	1	7.14	10.0	9	6.3	34.6	4	28.6	10.8	0	0.0	0.0	3	1.43
24	forêt de Blots (41)	p	n	20	5	25	33	0.25	8	17	0.40	1	4.00	10.0	15	6.0	57.7	9	36.0	29.3	0	0.0	58	2.32	
25	forêt d'Orléans (45)	p	n	23	4	27	36	0.17	11	16	0.69	1	3.70	10.0	16	59.3	61.5	10	37.0	27.0	0	0.0	63	2.35	
26	massif de Berce (72)	p	n	9	11	20	26	1.22	11	9	1.22	1	5.00	10.0	12	60.0	48.2	6	30.0	6.2	1	5.0	9.1	47	2.35
27	forêt d'Orient (10)	p	n	13	6	19	25	0.46	8	11	0.73	1	2.86	10.0	19	34.6	58.5	8	42.1	21.6	0	0.0	49	2.57	
28	forêt de Lœches (37)	p	n	31	4	35	46	0.13	15	20	0.75	1	5.00	10.0	19	34.6	73.1	14	40.0	37.8	1	2.9	9.1	85	2.45
29	forêt de Boulogne (41)	p	n	15	5	20	26	0.35	7	13	0.54	1	5.00	10.0	9	45.0	34.6	10	50.0	27.0	0	0.0	49	2.45	
30	forêt de Rambouillet (78)	p	n	20	0	20	26	0	12	8	1.50	1	5.00	10.0	9	45.0	34.6	10	50.0	27.0	0	0.0	49	2.45	
31	forêt de Longchamp (21)	p	n	7	12	19	25	1.71	9	10	0.90	1	5.26	10.0	9	47.4	34.6	7	36.8	18.9	2	10.5	18.2	96	2.33
32	forêt de Mercantour (03)	p	n	21	17	38	50	0.81	18	20	0.90	1	2.63	10.0	18	47.4	69.2	17	44.7	45.9	2	5.3	18.2	96	2.33
33	massif du Hohenwald (67)	p	n	26	15	41	54	0.23	18	20	0.90	1	2.44	10.0	20	48.8	76.9	16	39.5	40.5	4	9.8	36.4	98	2.36
34	forêts de Rohrbach & Harth (68)	p	n	31	7	38	50	0.04	13	12	1.08	1	4.00	10.0	40.0	38.5	12	48.0	32.4	2	8.0	18.2	65	2.60	
35	forêt de St Germain (78)	p	n	24	1	25	33	1.56	17	6	2.83	1	4.35	10.0	10	43.5	38.5	9	39.1	24.3	3	13.0	27.3	60	2.61
36	forêt d'Oschois & Nordhouse (67)	p	n	39	0	39	52	0	25	14	1.79	1	2.56	10.0	17	43.6	65.4	17	43.6	45.9	4	10.3	36.4	102	2.62
37	forêt de Compiègne (60)	p	n	62	0	62	82	0	38	24	1.58	1	1.61	10.0	26	41.9	100.0	29	46.8	78.4	6	9.7	54.5	164	2.65
38	forêt de Fontainebleau (77)	p	n	39	13	52	69	0.33	28	24	1.17	1	1.92	10.0	20	38.5	76.9	27	51.9	73.0	4	7.7	36.4	138	2.65
39	forêt de Trottoirs (03)	p	n	8	11	19	25	1.03	18	12	1.71	1	5.26	10.0	7	36.8	26.9	7	36.8	18.9	4	21.1	36.4	52	2.74
40	Caroux & Espionnais (34)	p	s	16	9	25	30	0.56	6	19	0.32	2	8.00	10.0	12	48.0	42.9	9	36.0	23.1	2	8.0	15.4	61	2.44
41	bois de Palolive (07)	p	s	27	7	34	41	0.26	7	27	0.26	2	5.88	10.0	16	47.1	57.1	15	44.1	38.5	1	2.9	7.7	83	2.44
42	massif des Maures (83)	p	s	40	3	43	52	0.08	16	27	0.59	2	4.65	10.0	16	48.8	75.0	19	44.2	48.7	1	2.3	7.7	105	2.44
43	forêts de Labrousse (84, 04)	p	s	30	7	37	45	0.23	20	13	1.22	2	5.41	10.0	16	43.2	57.1	19	51.4	48.7	0	0.0	0.0	91	2.46
44	forêts de Sate & St Pie (64)	p	s	46	1	47	57	0.02	23	24	0.96	2	4.26	10.0	22	46.8	78.6	22	46.8	56.4	1	2.1	7.7	116	2.47
45	massif des Landes (64, 40, 33, 32, 47)	p	s	36	1	37	45	0.03	22	15	1.47	2	5.41	10.0	16	43.2	57.1	18	48.6	46.2	1	2.7	7.7	112	2.49
46	gorges du Vieux (83, 04)	p	s	40	5	45	54	0.08	28	24	1.17	2	3.85	10.0	25	48.1	89.3	22	43.2	56.4	3	5.8	23.1	130	2.50
47	causse de Gramat (46)	p	s	48	4	52	63	0.08	28	24	1.17	2	3.85	10.0	25	48.1	89.3	22	43.2	56.4	3	5.8	23.1	130	2.50
48	massifs autour des Monges (04)	p	s	26	7	33	40	0.27	10	23	0.43	2	6.06	10.0	15	39.4	46.4	17	51.5	43.6	1	3.0	7.7	83	2.52
49	massifs autour de Lane (04)	p	s	27	9	36	43	0.33	9	27	0.33	2	5.56	10.0	15	41.7	55.6	17	47.2	53.6	2	5.6	13.4	91	2.53
50	massif de Sainte Baume (13, 83)	p	s	40	10	50	61	0.25	21	29	0.72	2	4.00	10.0	25	46.0	82.1	21	42.0	53.6	4	8.0	30.8	127	2.54
51	massif de Cevennes (34, 30, 48)	p	s	29	4	33	40	0.14	9	23	0.39	2	6.06	10.0	13	39.4	46.4	16	48.5	41.0	2	6.1	15.4	84	2.55
52	Massane & Albères or (66)	p	s	48	4	52	63	0.08	24	28	0.86	2	3.85	10.0	23	44.2	82.1	23	44.2	59.0	4	7.7	30.8	133	2.56
53		p	s	48	4	52	63	0.08	24	28	0.86	2	3.85	10.0	23	44.2	82.1	23	44.2	59.0	4	7.7	30.8	133	2.56

ANNEXE 5

***RELEVÉS DE LA VÉGÉTATION
DU BOIS DE DOUMERC
(CLERMONT-LE-FORT ; HTE-GARONNE) (PAR J. M. SAVOIE)***

I - Stratification (recouvrement par strates en %) :

(NB. Station 1 = taillis sous futaie vieilli ; Station 2 = taillis sous futaie ; Station 3 = futaie sur souche)

Strates	Station 1	Station 2	Station 3
Strate arborescente (>7m.)	80 %	50 %	80 %
Strate arbustive (0.3-7m.)	40 %	100 %	40 %
Strate herbacée	80 %	20 %	80 %

II - Relevés de végétation et recouvrement par strates :

Espèces représentées	Station 1	Station 2	Station 3
<i>Acer campestre</i>	+		+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	2	+	
<i>Carex fleacca</i>	1		
<i>Cornus sanguinea</i>		2	1
<i>Crataegus laevigata</i>		2	1
<i>Crataegus monogyna</i>	2	2	
<i>Cytisus scoparius</i>	+		
<i>Euonymus europaeus</i>	1		
<i>Euphorbia amygdaloides</i>			+
<i>Fraxinus angustifolia A</i>	3	+	1
<i>Fraxinus angustifolia a</i>	3	1	
<i>Ligustrum vulgare</i>	1	1	1
<i>Lonicera periclymenum</i>			+
<i>Lonicera xylostenum</i>	+	+	1
<i>Mespilus germanica</i>	1		
<i>Populus tremula</i>	+		
<i>Prunus avium A</i>			+
<i>Prunus avium a</i>	1	+	1
<i>Prunus spinosa</i>	1	1	1
<i>Quercus pubescens A</i>	4	4	4
<i>Quercus pubescens a</i>		1	
<i>Quercus petraea x robur A</i>	+		1
<i>Robinia pseud. a</i>	1		
<i>Rosa sempervirens</i>	+	1	1
<i>Rubia peregrina</i>	1	1	1
<i>Rubus fruticosus</i>	1	2	3
<i>Rubus ulmifolius</i>		1	3
<i>Ruscus aculeatus</i>	1		1
<i>Sorbus domestica</i>			+
<i>Sorbus torminalis A</i>			1
<i>Sorbus torminalis a</i>	1	+	3
<i>Stachys officinale</i>	1		
<i>Stachys sylvatica</i>			+
<i>Sambucus nigra</i>			+
<i>Tamus communis</i>	+	+	1
<i>Ulmus campestris a</i>	1		
<i>Veronica chamaedrys</i>	1		
<i>Viburnum lantana</i>	1		
<i>Vicia sepium</i>	1		
<i>Viola sylvatica</i>	1		

(Les coefficients d'abondance-dominance correspondent aux significations suivantes : **+** : espèces aux individus très peu abondants, présentant un recouvrement inférieur à 5 % ; **1** : espèces présentant un recouvrement inférieur à 5 % ; **2** : recouvrement compris entre 5 % et 25 % ; **3** : recouvrement compris entre 25 % et 50 % ; **4** : recouvrement compris entre 50 % et 75 % ; **5** : recouvrement supérieur à 75 %)

ANNEXE 6

ANALYSES DE VARIANCE
(DEUX FACTEURS SANS RÉPÉTITION D'EXPÉRIENCE)
ET VALEURS DES PPDS SUR VARIANCES
SIGNIFICATIVES
(PIÉGEAGE À « DOUMERC », CLERMONT LE FORT – 31)

I - Analyses sur les effectifs de l'ensemble des arthropodes piégés

a – données sources

	F1	F2	F3	L1	L2	L3
Phényl	888	447	496	1564	408	1354
Benzyl	455	339	294	722	1107	1480
Témoin	351	383	454	518	723	591
Haut	1550	1669	2111	1474	1267	906
Bas	1869	1689	4347	1102	3710	2925
Inter	424	201	329	469	989	692

b – analyse de variance

Facteurs	Nbre d'échant.	Somme	Moyenne	Variance
Phényl	6	5157	859,50	249560,70
Benzyl	6	4397	732,83	224649,37
Témoin	6	3020	503,33	19254,67
Haut	6	8977	1496,17	162418,97
Bas	6	15642	2607,00	1599545,20
Inter	6	3104	517,33	79912,27
F1	6	5537	922,83	416895,77
F2	6	4728	788,00	482887,60
F3	6	8031	1338,50	2650009,10
L1	6	5849	974,83	228188,97
L2	6	8204	1367,33	1408909,87
L3	6	7948	1324,67	739974,27

Source des variations	S des carrés	D° de liberté	Moyenne des carrés	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Lignes	19883466,47	5	3976693,29	10,20	0,00002	2,60
Colonnes	1925844,47	5	385168,89	0,99	0,45	2,60
Erreur	9750861,36	25	390034,45			
Total	31560172,31	35				

PPDS (lignes) = 743

II – Analyses sur les effectifs des coléoptères étudiés

a – données sources

	F1	F2	F3	L1	L2	L3
Phényl	24	11	13	66	22	113
Benzyl	11	6	3	9	29	72
Témoin	2	12	5	9	28	25
Haut	9	18	7	39	21	32
Bas	11	3	18	3	12	18
Inter	43	9	36	52	23	13

(NB. : " inter " = " vitre ")

b – analyse de variance

<i>Facteurs</i>	<i>Nbre d'échant.</i>	<i>Somme</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Variance</i>
Phényl	6	249	41,50	1628,30
Benzyl	6	130	21,67	691,07
Témoin	6	81	13,50	113,90
Haut	6	126	21,00	158,80
Bas	6	65	10,83	45,37
Inter	6	176	29,33	293,07
F1	6	100	16,67	217,07
F2	6	59	9,83	26,97
F3	6	82	13,67	150,27
L1	6	178	29,67	694,27
L2	6	135	22,50	37,10
L3	6	273	45,50	1534,70

<i>Source des var.</i>	<i>S des carrés</i>	<i>D° de liberté</i>	<i>Moy. des carrés</i>	<i>F</i>	<i>Probabilité</i>	<i>Val. Critique / F</i>
Lignes	3758,47	5	751,69	1,97	0,118	2,60
Colonnes	5109,14	5	1021,83	2,68	0,045	2,60
Erreur	9543,36	25	381,73			
Total	18410,97	35				

PPDS (Colonnes) = 23,2

III – Analyses sur la richesse spécifique des coléoptères étudiés

a – données sources

	F1	F2	F3	L1	L2	L3	F	L	1	2	3
Phényl	7	7	7	12	7	13	13	19	14	9	15
Benzyl	5	6	1	8	12	18	10	24	10	17	18
Témoin	2	6	5	5	6	5	12	11	6	8	9
Haut	5	7	7	10	6	9	13	15	13	10	13
Bas	4	3	13	3	9	4	15	13	7	11	14
Inter	13	7	16	17	17	10	26	32	24	20	22

b – analyse de variance « toutes localisations » (F ; L) x (1 ; 2 ; 3)

<i>Facteurs</i>	<i>Nbre d'échant.</i>	<i>Somme</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Variance</i>
Phényl	6	53	8,83	8,17
Benzyl	6	50	8,33	35,47
Témoin	6	29	4,83	2,17
Haut	6	44	7,33	3,47
Bas	6	36	6,00	16,80
Inter	6	80	13,33	17,07
F1	6	36	6,00	14,40
F2	6	36	6,00	2,40
F3	6	49	8,17	29,77
L1	6	55	9,17	25,37
L2	6	57	9,50	18,70
L3	6	59	9,83	26,97

(NB. : « Inter » = « Vitre »)

Source des var.	S des carrés	D° de liberté	Moy. des carrés	F	Probabilité	Val. Critique / F
Lignes	261,89	5	52,38	4,02	0,008	2,60
Colonnes	89,56	5	17,91	1,37	0,268	2,60
Erreur	326,11	25	13,04			
Total	677,56	35				

PPDS (Lignes) = 4,3

c – analyse de variance « Fond / Lisière » (F ; L)

Facteurs	Nbre d'échant.	Somme	Moyenne	Variance
Phényl	2	32	16,00	18,00
Benzyl	2	34	17,00	98,00
Témoin	2	23	11,50	0,50
Haut	2	28	14,00	2,00
Bas	2	28	14,00	2,00
Inter	2	58	29,00	18,00
F	6	89	14,83	32,57
L	6	114	19,00	62,00

Source des var.	S des carrés	D° de liberté	Moy. des carrés	F	Probabilité	Val. Critique / F
Lignes	386,42	5	77,28	4,47	0,063	5,05
Colonnes	52,08	1	52,08	3,01	0,143	6,61
Erreur	86,42	5	17,28			
Total	524,92	11				

d – analyse de variance « propriétés 1, 2 et 3

Facteurs	Nbre d'échant.	Somme	Moyenne	Variance
Phényl	3	38	12,67	10,33
Benzyl	3	45	15,00	19,00
Témoin	3	23	7,67	2,33
Haut	3	36	12,00	3,00
Bas	3	32	10,67	12,33
Inter	3	66	22,00	4,00
1	6	74	12,33	42,67
2	6	75	12,50	23,50
3	6	91	15,17	19,77

Source des var.	S des carrés	D° de liberté	Moy. des carrés	F	Probabilité	Val. Critique / F
Lignes	358,00	5	71,60	9,99	0,001	3,33
Colonnes	30,33	2	15,17	2,12	0,171	4,10
Erreur	71,67	10	7,17			
Total	460,00	17				

PPDS (Lignes) = 4,9

(NB. : « Inter » = « Vitre »)

ANNEXE 7

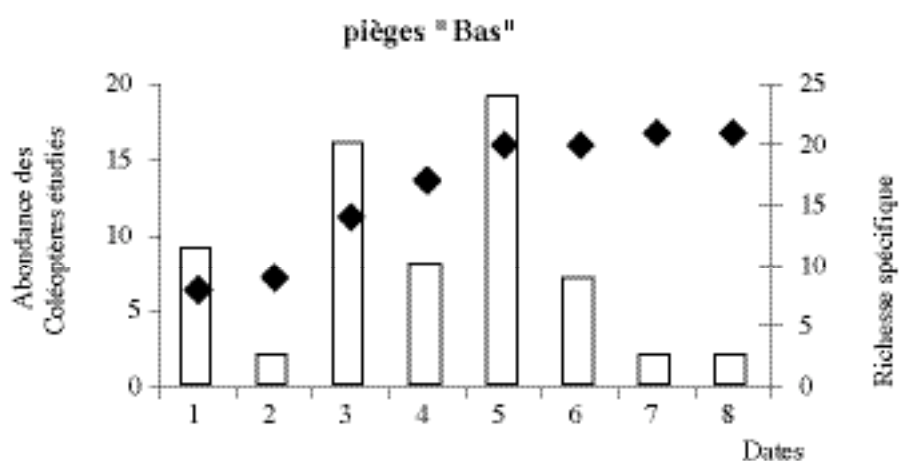
***CHRONOLOGIE DES CAPTURES ET
COMPORTEMENT SAISONNIER DES PIÈGES
(PIÉGEAGE À « DOUMERC », CLERMONT LE FORT)***

Pour l'ensemble des figures ci-après présentées :

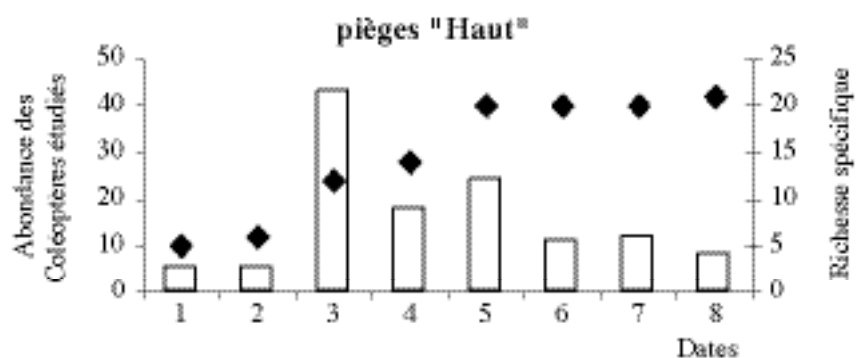
- les « bâtonnets » grisés représentent les abondances des coléoptères étudiés,
- les signets noirs représentent les richesses spécifiques des coléoptères étudiés.

Dates	13-28/05	28/5-11/06	11-28/06	28/06-15/07	15-30/07	30/07-13/08	13-27/08	27/08-17/09
N°	1	2	3	4	5	6	7	8

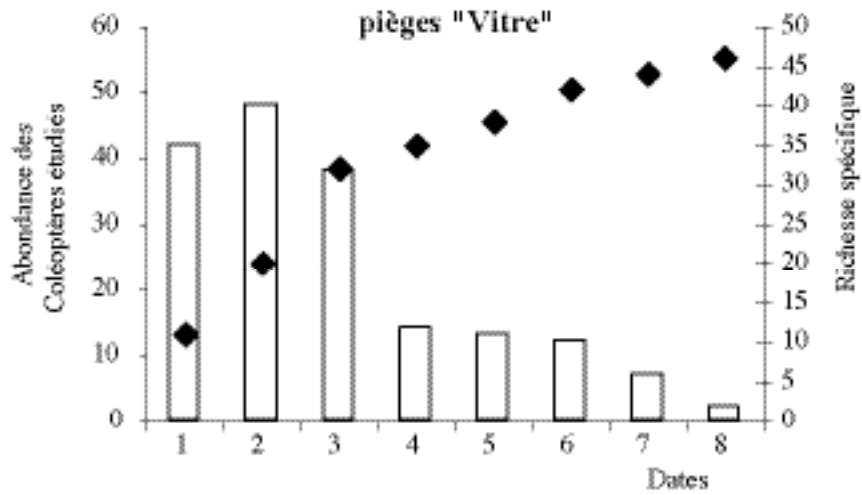
I - Richesse spécifique cumulée et effectifs des coléoptères étudiés par périodes pour les pièges « Bas »



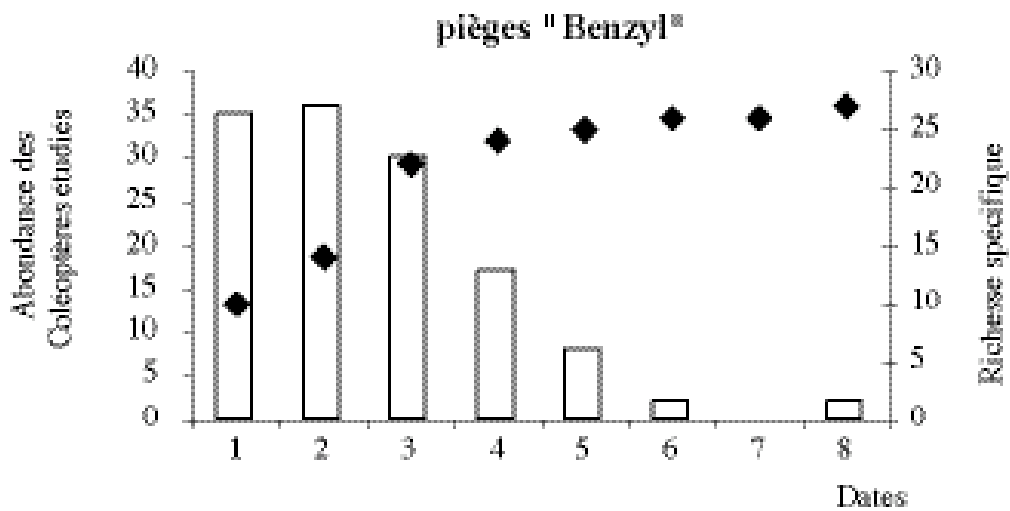
II - Richesse spécifique cumulée et effectifs des coléoptères étudiés par périodes pour les pièges « Haut »



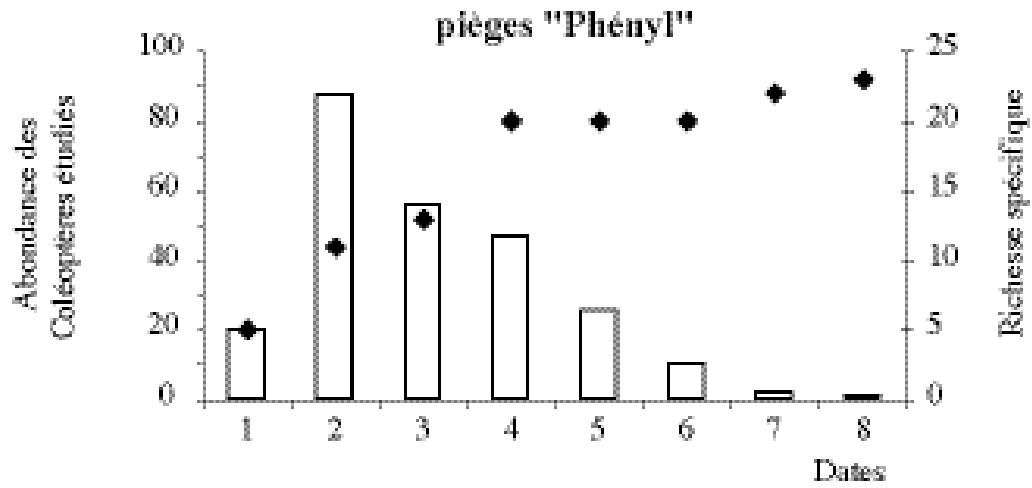
III - Richesse spécifique cumulée et effectifs des coléoptères étudiés par périodes pour les pièges « Vitre »



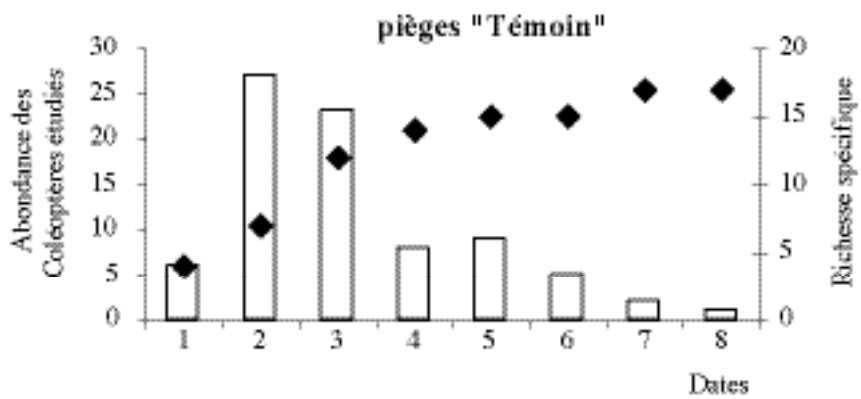
IV - Richesse spécifique cumulée et effectifs des coléoptères étudiés par périodes pour les pièges Benzyl »



V - Richesse spécifique cumulée et effectifs des coléoptères étudiés par périodes pour les pièges « Phényl »



VI - Richesse spécifique cumulée et effectifs des coléoptères étudiés par périodes pour les pièges « Témoin »



ANNEXE 8

***INVENTAIRE PAR PIÈGES À BIÈRE
EN FORÊT DE GRÉSIGNE***

	1_1994	1_1995	1_1996	1_1997	1_1998	1_1999	2_2000	3_1996	3_1997	4_1996	4_1997	5_1996	5_1997	6_1996	6_1997	7_1996	7_1997	8_1997	8_1998	9_1997	9_1998	10_1997	10_1998	10_1999	10_2000	11_1998	
LISSOMIDAE																											
<i>Drapetes biguttatus</i>																											108
LUCANIDAE																											
<i>Axathus scarabaeoides</i>																											
<i>Dorcus parvialtipedus</i>																											
<i>Lucanus cervus</i>																											
<i>Platycerus caraboides</i>																											
LYCIDAE																											
<i>Lygistopterus sanguineus</i>																											
LYMEXYLIDAE																											
<i>Lymexylon navale</i>																											
MELANDRYIDAE																											
<i>Abdera biflexuosa</i>																											
<i>Abdera quadrefasciata</i>																											
<i>Anisoxys fuscata</i>																											
<i>Conopalpus brevicollis</i>																											
<i>Conopalpus testaceus</i>																											
<i>Orchesta micans</i>																											
<i>Orchesta undulata</i>																											
<i>Philocorya vandouleri</i>																											
<i>Serropalpus barbatus</i>																											
MYCETOPHAGIDAE																											
<i>Berginus tamariscis</i>																											
<i>Litarus balteatus</i>																											
<i>Litarus comexatus</i>																											
<i>Mycetophagus decempunctatus</i>																											
<i>Mycetophagus picus</i>																											
<i>Mycetophagus populi</i>																											
<i>Mycetophagus quadriguttatus</i>																											
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i>																											
<i>Parabaptistes filicornis</i>																											
<i>Triphylus bicolor</i>																											
OEDMERIDAE																											
<i>Ischnomera caerulea</i>																											
<i>Oedenmera flavipes</i>																											
<i>Oedenmera nobilis</i>																											
<i>Oedenmera podagrariae</i>																											
<i>Oncomera femoralis</i>																											
<i>Xanthochroa carnulica</i>																											
PYROCHROIDAE																											
<i>Pyrochroa coccinea</i>																											
<i>Pyrochroa serraticornis</i>																											
TENEBRIONIDAE																											
<i>Corticus unicolor</i>																											
<i>Helops coeruleus</i>																											
<i>Nalassus dryodophilus</i>																											
<i>Nalassus ecofferti</i>																											
<i>Pentaptyllus testaceus</i>																											
<i>Platydenia violacea</i>																											
<i>Tribolium castaneum</i>																											
<i>Ultoma cahnars</i>																											
THROSCIDAE																											
<i>Aulonothroscus brevicollis</i>																											
TROGOSITIDAE																											
<i>Nemocomia elongatum</i>																											
<i>Thynnalus limbatus</i>																											

TABLE DES ILLUSTRATIONS

	page
ENCARTS	
Encart 1 : Positions pour la conservation du grand Tétrás dans les Pyrénées	18
Encart 2 : Traduction en 5 classes du niveau de rareté des coléoptères saproxyliques en France, nommé « Ip »	80
Encart 3 : Traduction en 4 classes du niveau de sténoecie des coléoptères saproxyliques en France, nommé « If »	81
Encart 4 : Sources bibliographiques mobilisées pour construire et enrichir la liste des coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts françaises	84
Encart 5 : Contributeurs (et département d'origine) à la liste des espèces de coléoptères saproxyliques bioindicateurs des forêts françaises de qualité et à la liste de telles forêts	89
Encart 6 : Légende des critères descriptifs utilisés pour caractériser les espèces de coléoptères saproxyliques bioindicateurs des forêts françaises de qualité	92
FIGURES	
Figure 1 : Types de raretés contrastés par rapport à une espèce banale	25
Figure 2 : Le système « niche écologique » d'un coléoptère saproxylique	46
Figure 3 : Schéma synoptique de notre projet de bioévaluation de la qualité des forêts françaises au moyen des coléoptères saproxyliques	75
Figure 4 : Typologie de l'échantillon des 77 entomologistes sollicités pour l'enrichissement et la validation du travail.	86
Figure 5 : Localisation nationale des 76 entomologistes sollicités pour l'enrichissement et la validation du travail	86
Figure 6 : Taux de retour et nombre de contributions lors de la consultation	88
Figure 7 : Nature des propositions et niveau d'arbitrage suite à la phase d'enrichissement (en nombre de contributions individuelles)	89
Figure 8 : Distributions par quartiles de contributeurs (« boîtes à moustaches » : médiane = barre en gras) par rapport au nombre de changements proposés (cases des tableaux)	91
Figure 9 : Répartition des espèces bioindicatrices par critères descriptifs des milieux occupés	100
Figure 10 : Départements concernés par les forêts de feuillus de qualité des plaines et collines françaises, identifiées dans le Tableau IX suivant	101
Figure 11 : Départements concernés par les sites de qualité des montagnes françaises, identifiés dans le Tableau X qui précède.	106
Figure 12 : Départements concernés par les principaux sites de qualité identifiés en France	107
Figure 13 : Taux de couverture forestière des départements français, présenté par classes	108
Figure 14 : Parts des valeurs de la rareté des bioindicateurs représentés dans quatre forêts	110
Figure 15 : Relation supposée entre nombre de bioindicateurs et biodiversité en coléoptères	111
Figure 16 : Taille de quatre sites (diamètre des ronds gris) et la relation « bioindicateurs / biodiversité en coléoptères »	112
Figure 17 : Projection des 5 variables retenues sur un plan de l'ACP (deux premiers axes)	115
Figure 18 : Classification des sites en trois groupes principaux	117
Figure 18 bis : Positions des 54 forêts, en trois groupes de qualité, sur le plan factoriel de l'ACP précédente	118
Figure 19 : Illustration théorique des résultats de différentes méthodes d'inventaire	136
Figure 20 : Schéma des pièges utilisés au « Candelé »	148
Figure 21 : Distribution « espèces / effectifs » des coléoptères étudiés par type de pièges	152
Figure 22 : Distribution « espèces étudiées / effectifs arthropodes » par type de pièges	152
Figure 23 : Plan schématique du site de « Doumerc » et découpage utilisé pour positionner les pièges	156
Figure 24 : Schéma des pièges utilisés à « Doumerc »	157
Figure 25 : Valeurs chronologiques de la richesse spécifique (tous pièges)	168
Figure 26 : Courbes de richesses cumulées pour les six différents pièges	169
Figure 27 : Courbes de richesses cumulées par familles de pièges	170
Figure 28 : Illustration de l'effet lisière par des courbes de richesse cumulée	171
Figure 29 : Espèces en commun ou propres aux deux positionnements de pièges	172
Figure 30 : Richesses spécifiques (RS) et similarités calculées entres pièges (Indices)	172

Figure 31 : Richesse spécifique et rareté moyenne par sous-ensembles de pièges	173
Figure 32 : Espèces propres et espèces communes par familles de pièges	175
Figure 33 : Espèces propres et espèces communes suivant les positions des pièges à bière	175
Figure 34 : Espèces propres et espèces communes aux différents pièges « Blancs »	176
Figure 35 : Richesse spécifique et arthropodes capturés par piège	178
Figure 36 : Piège vitre plan (à gauche) et piège vitre multidirectionnel amorcé (à droite)	189
Figure 37 : Position des stations piégées (n° des stations) dans l'écogramme montrant les relations écologiques entre les différentes unités stationnelles de la forêt de Grésigne (% de représentation mentionnés par types : Savoie, 2001 ; ONF, 2002)	191
Figure 38 : Effort de collecte par pièges à bière de 1994 à 2000 en forêt de Grésigne (courbe de richesse cumulée pour les 33 relevés saisonniers)	202
Figure 39 : « Effets années » sur les courbes de richesse spécifique cumulée (pour 7 et 5 stations en forêt de Grésigne)	203
Figure 40 : « Effet station » sur les courbes de richesse spécifique cumulée (durant 7 saisons de piégeage en forêt de Grésigne)	204
Figure 41 : « Effet nombre de pièges » sur les courbes de richesse spécifique cumulée (pour 2 stations de piégeage en forêt de Grésigne)	204
Figure 42 : Origines des données sur les coléoptères saproxyliques bioindicateurs en Grésigne	208

TABLEAUX

Tableau I : Coléoptères saproxyliques reconnus comme « patrimoine naturel remarquable »	35
Tableau II : Types de carie et agents responsables (exemples)	55
Tableau III : Eléments d'appréciation de l'intérêt de différents taxons en tant qu'indicateurs de la valeur biologique, pour la conservation en forêt	72
Tableau IV : Composantes de la rareté liée à la répartition des coléoptères saproxyliques sur une zone d'étude	79
Tableau V : Classement des niveaux d'exigences de différents coléoptères saproxyliques vis-à-vis de leur habitat larvaire.	81
Tableau VI : Propositions formulées sur les différents documents de travail lors de la phase de validation	90
Tableau VII : Coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts en France	93
Tableau VIII : Potentialités des grands types de milieux en nombre de coléoptères saproxyliques bioindicateurs.	100
Tableau IX : Forêts de feuillus de qualité des plaines et collines françaises	102
Tableau X : Massifs mixtes de qualité des montagnes françaises	105
Tableau XI : Caractéristiques générales et valeurs calculées pour quatre forêts	109
Tableau XII : Typologie des forêts feuillues de qualité des plaines et collines françaises	119
Tableau XIII : Typologie des massifs de qualité des montagnes françaises	120
Tableau XIV : Dénominations et caractéristiques des méthodes de collectes entomologiques	138
Tableau XV (A & B) : Amorçage des 15 pièges testés au « Candelé »	147
Tableau XVI : Arthropodes piégés au « Candelé » (effectifs par type de piège)	150
Tableau XVII : Coléoptères représentés dans les différents pièges	150
Tableau XVIII : Coléoptères saproxyliques identifiés par types de pièges	151
Tableau XIX : Comparaisons et significations des moyennes des effectifs d'arthropodes, par groupes de pièges	153
Tableau XX : Espèces et effectifs d'espèces marquées et relâchées à Doumerc en début de piégeage	161
Tableau XXI : Arthropodes piégés à Doumerc (effectifs par pièges, globaux et par positions).	162
Tableau XXII : Familles de coléoptères représentées dans le piégeage à Doumerc (effectifs)	163
Tableau XXIII : Coléoptères identifiés pour l'analyse	164
Tableau XXIV : Richesse spécifique par piège et par période	167
Tableau XXV : Efficacités observés et efficacités potentielles des pièges	171
Tableau XXVI : Efficacités observées et efficacités potentielles liées à la position dans le bois	172
Tableau XXVII : Part des coléoptères étudiés dans les différents échantillons	178
Tableau XXVIII : Nom et caractéristiques générales des stations piégées	190
Tableau XXIX : Méthodes d'inventaire des coléoptères saproxyliques en Grésigne de 1994 à 2000	192
Tableau XXX : Résultats d'émergence sur trois ans, de deux ensembles de bois semblables dans deux stations différentes de la forêt de Grésigne (Tarn)	201
Tableau XXXI : Coléoptères saproxyliques bioindicateurs en Grésigne : origine des données	205

	pages
Page de garde	1
Remerciements	3
Résumé, Mots clés	5
Sommaire	7
Introduction	9
CHAPITRE 1 : LA CONSERVATION DU PATRIMOINE BIOLOGIQUE FORESTIER ET DE SON ENTOMOFAUNE	15
I - Conservation et Patrimoine	17
I.1 - La biologie de la conservation	17
I.1 1 - A la base : l'écologie	17
I.1 2 - La biologie de la conservation	17
I.2 - L'approche patrimoniale des ressources naturelles	18
I.2 1 - Les patrimoines et le patrimoine biologique	19
I.2 2 - La gestion patrimoniale pour la conservation du patrimoine biologique	19
II - Les patrimoines biologiques forestiers	20
II.1 - La biodiversité	20
II.1 1 - Définitions	20
II.1 2 - Echelles d'approche de la biodiversité	20
II.2 - Une gageure pour l'entomologie	21
II.3 - Biodiversité et enjeux de conservation	22
II.3 1 - Enjeux sur le fonctionnement des écosystèmes	22
II.3 2 - La préoccupation pour les espèces	22
<input type="checkbox"/> La dynamique de la biodiversité et les menaces qui pèsent sur elle	23
<input type="checkbox"/> La sensibilité des espèces	23
<input type="checkbox"/> La rareté, facteur de vulnérabilité	24
II.3 3 - Conservation des fonctions ou de la structure de la biodiversité forestière ?	25
II.4 - La naturalité : une qualité des forêts	25
III - Les politiques de conservation des patrimoines naturels forestiers	26
III.1 - Le contexte politique général de la conservation des forêts	26
III.1 1 - Le produit des conférences internationales	27
<input type="checkbox"/> Au niveau mondial	27
<input type="checkbox"/> Au niveau européen	27
III.1 2 - La traduction dans la politique forestière française	28
<input type="checkbox"/> La gestion durable et les indicateurs de gestion durable	28
<input type="checkbox"/> Les problèmes de fond : « choix des fonctions » et « dosage fonctionnel »	29
III.1 3 - Les dérives de la gestion durable en France : entre absence de sens et orientations marchandes	30
<input type="checkbox"/> Où se situent les objectifs de conservation ?	30
<input type="checkbox"/> Une dérive vers le marchand seulement ?	31
III.2 - Les moyens concrets pour la conservation de l'entomofaune et des forêts françaises	31
III.2 1 - Eléments « rares ou remarquables » pour les gestionnaires et les politiques	31
III.2 2 - La protection légale des coléoptères et de leurs habitats	32
<input type="checkbox"/> La démarche européenne	32
<input type="checkbox"/> Lacunes et erreurs sur la protection légale des insectes en France.	33
<input type="checkbox"/> Coléoptères saproxyliques présents dans les listes à application nationale	34

III.2.3 - Conséquences des « listes » sur la conservation	35
<input type="checkbox"/> Les gestes de la gestion forestière courante	36
<input type="checkbox"/> Les réserves forestières	37
<input type="checkbox"/> La directive dite « Habitat » (directive 92/43/CEE du 21 mai 1992).	38
IV - Problématique de la conservation des patrimoines entomologiques et forestiers	39
CHAPITRE 2 : LES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES POUR MATERIEL D'ETUDE : APPROCHE ECOLOGIQUE	41
I - Que représentent les coléoptères saproxyliques ?	43
I.1 - Organismes saproxyliques	43
I.2 - Coléoptères saproxyliques	44
I.2.1 - Caractéristiques principales	44
I.2.2 - Importance quantitative	44
II – La « niche écologique » des coléoptères saproxyliques	45
II.1 - Définition	45
II.1.1 - La niche écologique d'un coléoptère saproxylique	45
II.1.2 - La notion d'habitat, siège du développement larvaire	46
II.2 - Traits de vie des adultes déterminant l'occupation des niches	47
II.2.1 - Choix trophiques des adultes	47
<input type="checkbox"/> Espèces saproxyliques dont les imagos sont floricoles	47
<input type="checkbox"/> Espèces saproxyliques dont les imagos ne semblent pas s'alimenter	48
<input type="checkbox"/> Espèces dont toutes les écophases sont saproxyliques	48
<input type="checkbox"/> Espèces indirectement saproxyliques	49
II.2.2 - Pouvoir de dispersion des espèces liée à la mobilité des adultes	49
II.3 - Régimes alimentaires des larves et occupation des habitats	50
II.3.1 - Larves en relations directes avec le bois	51
<input type="checkbox"/> Les xylophiles primaires ou pionniers	51
<input type="checkbox"/> Les xylophiles secondaires : xylophages et saproxylophages	52
II.3.2 - Larves en relations indirectes avec le bois	53
<input type="checkbox"/> Les mycétophages des carpophores	53
<input type="checkbox"/> Les zoophages prédateurs	53
<input type="checkbox"/> Les régimes polyphages	54
III - Facteurs du milieu et cortèges saproxyliques	54
III.1 - La place prépondérante des champignons lignicoles	54
<input type="checkbox"/> Affinités et interactions avec les arbres hôtes et les coléoptères saproxyliques	54
<input type="checkbox"/> Les caries	55
<input type="checkbox"/> Place dans l'écosystème forestier	56
III.2 - Facteurs liés à la nature de la ressource en bois	56
III.2.1 - Eléments descriptifs en terme de qualité et de quantité	56
<input type="checkbox"/> Dynamique et étapes de la dégradation du bois	57
<input type="checkbox"/> Les types de bois	57
<input type="checkbox"/> Quantité de bois mort	58
III.2.2 - Qualité et quantité de bois pour les complexes saproxyliques	58
<input type="checkbox"/> Des bois en quantité pour garantir la présence de nombreux habitats différents	58
<input type="checkbox"/> La qualité et la diversité des bois pour la diversité des coléoptères saproxyliques	59

III.3 - Le cas particulier des cavités	59
☐ Leur genèse	59
☐ Leur intérêt particulier	60
IV - Conclusion : les cortèges saproxyliques à l'échelle de la forêt, enseignements et réflexions pour la conservation	60
CHAPITRE 3 : COLEOPTERES SAPROXYLIQUES BIOINDICATEURS DE LA QUALITE DES FORETS FRANÇAISES	65
I - Concepts et procédures de bioévaluation	67
I.1 - Etablir le diagnostic d'un site au moyen d'espèces	67
I.1 1 - L'indicateur biologique (ou bioindicateur)	67
I.1 2 - Les procédures de bioévaluation	69
☐ Classement des objets sur une échelle de valeur	69
☐ Détection et mesures de perturbations	70
I.2 – Application des concepts de bioévaluation à notre travail	70
I.2 1 - Choix et caractérisation des bioindicateurs	71
☐ Le choix des coléoptères saproxyliques	71
☐ Les coléoptères saproxyliques parmi d'autres taxons indicateurs	71
☐ La richesse spécifique et la rareté pour la bioévaluation	72
I.2 2 – Critères sur les forêts et coléoptères saproxyliques	73
I.2 3 - Des coléoptères saproxyliques bioindicateurs et les forêts de qualité en France	74
☐ Une liste de coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts	74
☐ Typologie des forêts de qualité	74
I.3 - Travaux précurseurs sur le sujet	76
I.3 1 - Listes adaptées à d'autres contextes comme sources d'informations	76
☐ Listes rouges et listes partielles	76
☐ L'avance britannique	76
I.3 2 - Listes adaptées au contexte français	76
☐ Listes pour l'Europe et tentatives françaises	76
☐ Liste des « coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts caducifoliées françaises en plaines et collines »	77
II - Matériel et méthodes	77
II.1 - Les taxons concernés	78
II.1 1 - Les espèces rares en lien avec leur distribution géographique	78
☐ Les endémiques	78
☐ Autres raretés de type biogéographique	78
II.1 2 - Les espèces exigeantes au niveau écologique	80
II.1 3 - Autres attributs des espèces bioindicatrices	81
II.2 – Les milieux boisés évalués	82
II.2 1 - Les types de milieux	82
II.2 2 – L'évaluation des sites	83
☐ Modulation des valeurs sur les espèces en fonction de la position des forêts	83
☐ Exemples de cotations d'espèces pour l'évaluation	83
☐ Cotations retenues pour l'évaluation des sites	84
II.3 - Démarche	84
II.3 1 - Préparation de la consultation	84
☐ Analyse des sources bibliographiques	84
☐ Documents de travail	85
II.3 2 - L'échantillon	85

II.3 3 - La consultation	86
<input type="checkbox"/> L'enrichissement	86
<input type="checkbox"/> La validation	87
II.3 4 - Gestion et traitement des données	87
III - Résultats	88
III.1 - Résultats obtenus par consultation des entomologistes	88
III.1 1 - Nature des contributions	88
<input type="checkbox"/> Acceptabilité du travail et taux de retour	88
<input type="checkbox"/> La phase d'enrichissement	89
<input type="checkbox"/> La phase de validation	90
III.1 2 - Liste des espèces déterminantes de coléoptères saproxyliques	91
<input type="checkbox"/> Liste obtenue	91
<input type="checkbox"/> Commentaires généraux	99
<input type="checkbox"/> Représentation des critères sur les espèces en lien avec la nature des milieux boisés	99
III.1 3 - Forêts françaises de qualité	101
<input type="checkbox"/> Les forêts de plaines et collines	101
<input type="checkbox"/> Les massifs de montagne	104
<input type="checkbox"/> Les ripisylves, forêts alluviales et autres milieux arborés	106
III.2 - Où sont les forêts de qualité ?	107
III.3 - La qualité évaluée est-elle en lien avec la biodiversité et la taille des sites ?	108
III.3 1 - Quatre forêts pour l'analyse	108
<input type="checkbox"/> Données disponibles	108
<input type="checkbox"/> Nature des valeurs obtenues	109
III.3 2 - Les relations entre les indicateurs et la qualité des forêts	109
<input type="checkbox"/> Les mesures de la qualité et le classement des forêts	109
<input type="checkbox"/> La biodiversité globale (Coléoptères) et les bioindicateurs retenus	110
<input type="checkbox"/> L'influence de la taille des sites	111
III.4 - Essai de typologie des forêts de qualité	112
III.4 1 - Limites d'interprétation de la qualité des forêts	112
<input type="checkbox"/> Problème d'homogénéité des cadres descriptifs pour la comparaison des sites	113
<input type="checkbox"/> Problème de la signification des inventaires en espèces indicatrices des différents sites	113
III.4 2 - Critères et valeurs comme variables pour l'analyse typologique	113
<input type="checkbox"/> La présence des bioindicateurs	113
<input type="checkbox"/> Variables traduisant la qualité des forêts	114
<input type="checkbox"/> Variables traduisant la connaissance des sites	114
III.4 3 - Analyses multivariées	115
<input type="checkbox"/> Analyse en composantes principales sur variables de « connaissance » et de « qualité ».	115
<input type="checkbox"/> Classification hiérarchique des forêts et leur représentation sur l'ACP.	116
III.4 4 - Proposition de typologie des forêts françaises sur les registres de la qualité et de la connaissance	119
<input type="checkbox"/> Observations préliminaires	119
<input type="checkbox"/> Aboutissement et synthèse des résultats	119
IV - Discussion	120
IV.1 - Origine des espèces rares et des lambeaux de naturalité	120
IV.1 1 - Distributions d'origine préglaciaires	120
IV.1 2 - Reliques glaciaires, rescapées des pressions humaines	121
<input type="checkbox"/> « Urwaldrelikt » et causes anthropiques	121

<input type="checkbox"/> « Urwaldrelikt » et combinaison de causes	122
IV.1 3 - Biodiversité et histoires des forêts de qualité	123
IV.1 4 - Interprétations contrastées de la qualité des forêts	124
<input type="checkbox"/> Qualité et connaissance	124
<input type="checkbox"/> Différences des atteintes de l'homme sur la qualité	124
<input type="checkbox"/> Des anthropisations bénéfiques à la qualité ?	124
IV.2 - Des « listes de référence » à la conservation : hiérarchiser pour choisir et conserver	125
IV.2 1 - Etat des lieux de la qualité des forêts : base de hiérarchisation pour la conservation	125
<input type="checkbox"/> Les sites de références et les données disponibles	125
<input type="checkbox"/> Echelles de cotation et critères descriptifs utilisés	126
IV.2 2 - Responsabilités patrimoniales	126
<input type="checkbox"/> Les espèces très rares	126
<input type="checkbox"/> Usage de nos listes de référence	127
<input type="checkbox"/> La responsabilité des gestionnaires et celle des naturalistes	127
IV.3 – Problème des inventaires	128
IV.3 1 - L'inventaire des sites	128
IV.3 2 - L'inventaire des espèces	129
CHAPITRE 4 : TECHNIQUES POUR L'INVENTAIRE DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES	131
I - Principes et techniques d'inventaire	133
I.1 - Objectifs d'inventaires pour la bioévaluation des forêts	133
I.1 1 - Données recherchées	133
<input type="checkbox"/> Connaissance des espèces	133
<input type="checkbox"/> Connaissance faunistique des forêts	134
I.1 2 - Eléments d'appréciation de l'échantillonnage des coléoptères saproxyliques	135
<input type="checkbox"/> Délimitation taxinomique du matériel cible	135
<input type="checkbox"/> Notions d'efficacité	135
<input type="checkbox"/> Sélectivité de l'échantillonnage	136
<input type="checkbox"/> Reproductibilité de l'échantillonnage	137
I.2 - Techniques d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques	137
I.2 1 - Caractérisation des méthodes les plus usitées	137
<input type="checkbox"/> Caractéristiques et propriétés générales des méthodes	137
<input type="checkbox"/> Choix des méthodes d'échantillonnage	138
I.2 2 - Les récoltes actives : « la chasse aux coléoptères »	139
I.2 3 - Les enceintes à émergence	140
I.2 4 - Le piégeage d'interception	141
<input type="checkbox"/> Le piège Malaise	141
<input type="checkbox"/> Les pièges vitres	141
I.2 5 - Les pièges attractifs	142
<input type="checkbox"/> Pièges lumineux	143
<input type="checkbox"/> Pièges chromo-attractifs	143
<input type="checkbox"/> Chimio-attraction et pièges à kairomones	144
<input type="checkbox"/> « Pièges à bière »	144
I.3 - Projet de recherche sur les méthodes d'échantillonnage	145
II - Des attractifs pour les pièges : quelles kairomones pour l'inventaire des coléoptères saproxyliques ?	146
II.1 - Objectif	146
II.2 - Matériel et méthodes	146
II.2 1 - Protocole expérimental	146

<input type="checkbox"/> Le site de piégeage	146
<input type="checkbox"/> Choix des pièges	146
<input type="checkbox"/> Les pièges et les attractifs	147
<input type="checkbox"/> Mise en place du protocole sur le terrain	148
II.2.2 - Dépouillement, saisie et analyse des résultats	148
<input type="checkbox"/> Relevés et dépouillements	148
<input type="checkbox"/> Matériel cible et identifications	149
<input type="checkbox"/> Gestion et analyses des données	149
II.3 - Résultats	149
<input type="checkbox"/> Analyse du plan d'expérience	151
<input type="checkbox"/> L'efficacité et la sélectivité globales des pièges	151
<input type="checkbox"/> L'efficacité et la sélectivité abordées par sous-ensembles de pièges	153
II.4 - Discussion	154
III - Pièges éprouvés et nouveaux pièges : comparatif dans un bois de feuillus du sud-ouest de la France	155
III.1 - Objectif	155
III.2 - Matériel et méthodes	155
III.2.1 - Protocole expérimental	155
<input type="checkbox"/> Le site de piégeage	155
<input type="checkbox"/> Les pièges et les attractifs	156
• Le « piège à bière »	156
• Les pièges d'interception multidirectionnels à vitres perpendiculaires	157
• Le piège chromo-attractif, amorcé ou non :	157
<input type="checkbox"/> Mise en place du protocole sur le terrain	158
III.2.2 - Dépouillement, saisie et analyse des résultats	159
<input type="checkbox"/> Gestion des données	159
<input type="checkbox"/> Analyse des résultats :	159
• Richesse spécifique et abondances	159
• Indices basés sur les traits de vie des espèces	159
• Courbes de richesse cumulée et extrapolations	160
• Indices de similarités	160
• Méthodes statistiques	160
<input type="checkbox"/> Capture, marquage et recapture	160
III.3 - Résultats	161
III.3.1 - Données globales	161
III.3.2 - Analyses sur le plan d'expérience et informations sur le comportement global des pièges	165
<input type="checkbox"/> Analyses de variance et comparaisons de moyennes	166
• Sur les abondances de l'ensemble des arthropodes piégés	166
• Sur les abondances des coléoptères étudiés	166
• Sur la richesse spécifique des coléoptères étudiés ; « toutes localisations »	166
• Sur la richesse spécifique des coléoptères étudiés ; groupements « Fond / Lisière »	166
• Sur la richesse spécifique des coléoptères étudiés ; « par propriétés »	167
• Conclusion	167
<input type="checkbox"/> La chronologie des captures et le comportement saisonnier des pièges	167
III.3.3 - Efficacité et complémentarité des pièges	169
<input type="checkbox"/> Efficacité des pièges	169
<input type="checkbox"/> L'effet lisière, facteur d'efficacité à nuancer	171
<input type="checkbox"/> Mesure des complémentarités entre pièges	172
<input type="checkbox"/> Nature des complémentarités	174

• Les pièges à bière	174
• Les pièges blancs	177
• Le piège Vitre	177
• Contrastes et complémentarité entre pièges	177
III.3 4 - Sélectivité et impacts des pièges sur les populations	178
<input type="checkbox"/> Efficacité et sélectivité	178
<input type="checkbox"/> Absence de recapture des échantillons marqués	179
III.4 - Discussion : une expérience, des perspectives	179
III.4 1 - Enseignements de l'expérience à « Doumerc »	179
<input type="checkbox"/> Le grand potentiel de capture du piège vitre	179
<input type="checkbox"/> L'intérêt des pièges blancs	180
<input type="checkbox"/> L'intérêt des pièges à bière	181
<input type="checkbox"/> Spécificité et complémentarités des pièges	181
III.4 2 - Des perspectives de recherche	182
<input type="checkbox"/> Dimensionner un protocole d'échantillonnage	182
<input type="checkbox"/> Disposition des pièges dans un site à inventorier	182
<input type="checkbox"/> Nouveaux pièges et nouveaux attractifs	183
CHAPITRE 5 : EVALUATION POUR LA CONSERVATION EN FORET DOMANIALE DE GRESIGNE	185
I - Contexte et objectifs	187
I.1 - La forêt	187
I.2 - Inventaire des coléoptères de Grésigne	187
I.3 - Objectifs	187
II - Matériel et méthodes	188
II.1 - Stratégies d'échantillonnage	188
II.1 1 - Techniques	188
<input type="checkbox"/> Récoltes actives	188
<input type="checkbox"/> Enceintes à émergence	189
<input type="checkbox"/> Piégeage d'interception avec ou sans attractif	189
<input type="checkbox"/> Pièges à bière	190
II.1 2 - Protocoles d'échantillonnage	190
<input type="checkbox"/> Stations équipées de pièges	190
<input type="checkbox"/> Intensité de la collecte	192
II.2 - Gestion et analyse des données	192
III - Résultats	193
III.1 - Données faunistiques originales	193
III.1 1 - Liste commentée des nouveautés faunistiques en Grésigne	193
III.1 2 - Bilan faunistique	200
III.2 - Contributions méthodologiques	201
III.2 1 - Approches exploratoires pour quelques techniques	201
<input type="checkbox"/> Les enceintes à émergence	201
<input type="checkbox"/> Autres techniques	202
III.2 2 - Effort de collecte par piège à bière	202
III.2 3 - Itération spatiale et temporelle d'un piégeage	203
III.3 - Les coléoptères saproxyliques bioindicateurs en Grésigne	205

IV - Discussion et perspectives de conservation	207
IV.1 - Apport du piégeage pour la bioévaluation en forêt	207
IV.2 - Réflexions sur la qualité et pour la conservation de la forêt de Grésigne	209
IV.2.1 - L'histoire de la Grésigne, semblable aux autres forêts de plaines	209
IV.2.2 - Evolution récente des pratiques sylvicoles en Grésigne	209
IV.2.3 - Action concertée entre forestiers et naturalistes pour la conservation	210
Conclusion	213
Bibliographie	221
Annexes	245
Annexe 1	247
Annexe 2	251
Annexe 3	257
Annexe 4	261
Annexe 5	265
Annexe 6	269
Annexe 7	275
Annexe 8	281
Table des illustrations	287
Table des matières	289

Document définitif imprimé le 8/11/2002

Adresse de l'auteur :

Hervé BRUSTEL
École Supérieure d'Agriculture de Purpan
75, voie du TOEC
BP 57611
31076 TOULOUSE Cedex 3
FRANCE
brustel@esa-purpan.fr

dans la même collection

- N° 1 Le balbuzard pêcheur
Etude de la population nicheuse en région Centre
- N° 2 XIe Congrès forestier mondial
Contribution des personnels de l'Office national des forêts
- N° 3 Un massif forestier et son histoire : La forêt de Saint-Antoine
- N° 4 Foresterie internationale - Textes de base et références à l'usage
des forestiers francophones
- N° 5 Lexique des arbres forestiers du Cambodge
- N° 6 Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le bassin occidental
de la Méditerranée : systématique, écologie, dynamique et gestion
- N° 7 Les statistiques forestières - Catalogue des sources de données anciennes
1800 - 1950
- N° 8 Evolution hydrographique et hydrogéologique en plaine de la Hardt
et en plaine de l'Ill
- N° 9 Les invertébrés dans l'écosystème forestier : expression, fonction, gestion
de la diversité
- N° 10 Sylvo-pastoralisme : l'expérience du Haut-Verdon
- N° 11 Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique
- N° 12 Regard sur la forêt communale

Ces ouvrages sont disponibles dans le point de distribution suivant :

Office national des forêts - Département Recherches et Développement - boulevard de Constance - 77300 Fontainebleau
Tél : 01 60 74 92 24



DIRECTION TECHNIQUE
2, avenue de Saint-Mandé - 75570 Paris cedex 12 - FRANCE
Tél : (33) 1 40 19 58 00 - Fax : (33) 1 40 19 59 42
www.onf.fr

ISBN : 2-84207-278-2

PRIX TTC : 15,00 €