

# **Coléoptères saproxyliques et valeur biologique du massif des Maures**

*Bioévaluation pour la conservation*

Expertise de

**Hervé Brustel**

sur commande du WWF France



**Toulouse, le 12 juin 2002**

WWF-France

188, rue de la Roquette, 75011 Paris

tel

Fax.

Contact : [dvallauri@wwf.fr](mailto:dvallauri@wwf.fr)



L'auteur (en gros sous le logo de Purpan)

## **Hervé Brustel**

Ecole Supérieure d'Agriculture de Purpan (ESAP)

75, voie du T.O.E.C., 31076 Toulouse cedex 3



Hervé BRUSTEL, ESAP, juin 2002

## **I - INTRODUCTION**

Ce travail a pour objectif une expertise *ex situ* de la valeur patrimoniale du massif des Maures (dont le site de St Daumas est représentatif) au moyen des coléoptères saproxyliques. Les implications de gestion qui en découlent tiennent pour beaucoup à la connaissance de ces insectes et de leurs exigences, par le gestionnaire.

Ce document précise les traits de vie et les exigences des coléoptères saproxyliques, organismes encore peu utilisés pour caractériser la valeur biologique de sites boisés et pour guider la conservation de tels sites.

L'ensemble des informations synthétisées dans ce document est issu de ma thèse non encore publiée à ce jour :

- BRUSTEL, H., 2001 – Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. Perspectives pour la conservation du patrimoine naturel. Thèse de Doctorat de l'Institut National Polytechnique de Toulouse (Spécialité : Sciences Agronomiques), document de travail, 306 p.

Pour ce qui concerne le massif des Maures une étude bibliographique complémentaire a ici été réalisée pour augmenter le niveau d'inventaire jusque là acquis de notre liste de référence des espèces de coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la valeur biologique des forêts françaises.

Le lien entre les espèces potentiellement présentes sur le site de St Daumas et les grandes lignes des recommandations de gestion que l'on peut aujourd'hui formuler rappellent une réflexion semblable menée depuis 1994 en forêt de Grésigne (Tarn) avec son gestionnaire et qui donne aujourd'hui des résultats.

## II - TRAITS ECOLOGIQUES DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES ET LEUR PLACE DANS LES ECOSYSTEMES BOISES

*« 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).*

### II.1 - COLEOPTERES SAPROXYLIQUES ET SAPROXYLATION

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 une grande richesse et 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 est le 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) démontre les 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.

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).

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. 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). On observe une croissance chronologique du nombre d'espèces potentielles durant le processus de saproxylation (Pfeffer et Zumr, 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 ; Irmiler *et al.*, 1996).

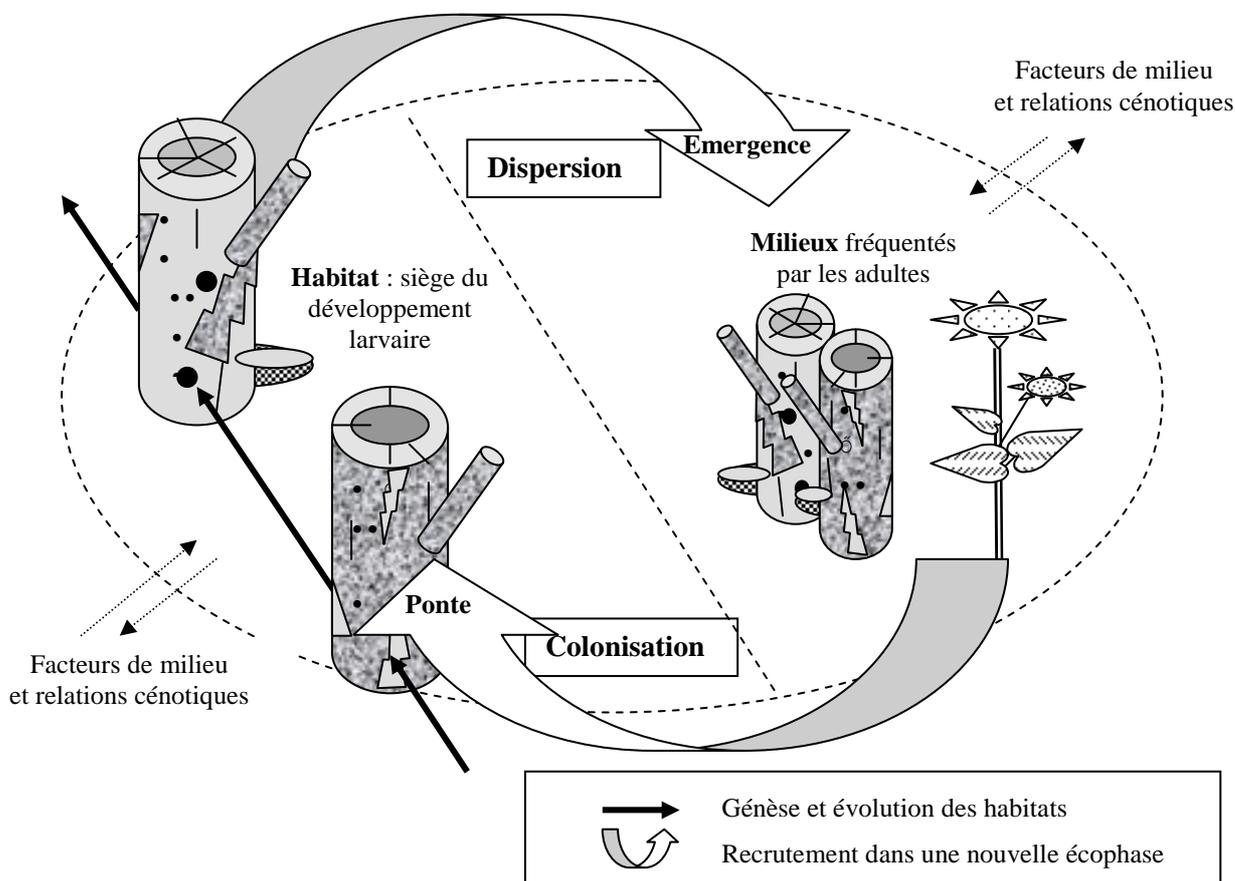
## **II.2 - LA « NICHE ECOLOGIQUE » DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES**

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.

Les coléoptères saproxyliques connaissent donc deux écophases majeures dans l'occupation des milieux : lors de l'émergence imaginale qui traduit la dispersion depuis l'habitat larvaire et lors de l'éclosion de la descendance larvaire qui suit la ponte, marquant ainsi le relais de la population adulte précédente et la colonisation d'un éventuel nouvel habitat.

L'habitat d'une espèce 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 1), et de régime alimentaire des adultes ou des larves, ce qui les situe en différentes positions dans les réseaux trophiques.



**Figure 1 :** Le système « niche écologique » d'un coléoptère saproxylique

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. Il y a en effet 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 dm<sup>3</sup> 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 pour cette raison que l'on parle de « micro-habitat », de microcaverne pour les cavités d'arbres (et de coléoptères microcavernicoles comme les cétoines dont les larves se développent dans ce contexte : Luce, 1995), ou de microbiocénoses (terme révélateur de l'échelle d'approche et de la définition de l'habitat des 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 ...).

### **II.2 1 - Traits de vie des adultes déterminant l'occupation des niches**

Au sujet des relations trophiques avec le matériau bois, les coléoptères saproxyliques peuvent être rangés dans trois catégories principales en fonction des traits de vie des adultes et de leurs larves. Il est utile de distinguer les organismes **saproxyliques stricts** qui dépendent directement et durant les phases clés de leur développement du complexe saproxylique et les organismes occasionnellement saproxyliques, ou **saproxyliques facultatifs**, qui sont des espèces où seuls les 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.
- Des espèces dont larves et adultes occupent le complexe saproxylique (prédateurs ou mycétophages le plus souvent).

### **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. 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 (*sous presse*) 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. Les espèces aptères correspondent naturellement au cas le plus extrême de faible pouvoir de dispersion et compte les rares cas d'endémiques connus des coléoptères saproxyliques.

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.2 3 - Régimes alimentaires des larves et occupation des habitats**

Les espèces strictement dépendantes du matériau bois ne sont pas nécessairement xylophages 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 (Irmler *et al.*, 1996). Il convient de distinguer les coléoptères saproxyliques dont :

- Les larves sont en relations directes avec le bois, parmi lesquels : les **xylophiles primaires ou pionniers** colonisent des arbres dépérissants ou morts et exploitent les couches cambiales ou le milieu sous-cortical et s'alimentent : d'oses simples directement assimilables, de quelques polysaccharides facilement dégradés par leur activité osidasique, de la cellulose ou de symbiotes capables de dégrader les complexes des lignocelluloses (champignons et sous produits) ; les **xylophiles secondaires** qui sont xylophages (équipés de leurs propres enzymes pour dégrader la cellulose et les hémicelluloses) ou **saproxylophages** (qui bénéficient d'une dégradation préalable du bois en caries par d'autres organismes).
- Les larves sont en relations indirectes avec le bois : les **mycétophages** des carpophores de champignons lignicoles ; les **zoophages prédateurs** de xylophiles, de mycétophages ou d'autres prédateurs saproxyliques ; et des espèces **polyphages** qui cohabitent étroitement avec les espèces xylophages, mycétophages et saproxylophages.

### **II.3 - FACTEURS DU MILIEU ET CORTEGES SAPROXYLIQUES**

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 écosystèmes constituent des facteurs plus ou moins favorables à la réalisation des différentes niches écologiques de ces insectes.

## **II.3 1 - La place prépondérante des champignons lignicoles**

### *a - Les champignons lignicoles*

Différents champignons lignicoles (« qui aiment le bois »), organismes hétérotrophes, dépendent de la matière organique ligneuse :

- Les parasites qui peuvent entraîner ou favoriser la mort des arbres. 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).

Ces organismes saproxyliques, dits parfois lignivores, 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.

### *b - 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 I).

Tableau I: 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<br>Ascomycetes<br>(Basidiomycetes) | <i>Ustilina deusta</i> (vergers) ; <i>Chaetomium</i> spp. ; <i>Alternaria</i> sp.                                                                                                                                                     |
| "fibreuse" ou "blanche" ( <i>White rot</i> ) | Claire, Blanche | ++                                  | +         | Basidiomycetes<br>(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).

*c - 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 (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, mais 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).

### **II.3 2 - Qualité et de quantité de la ressource en bois**

La saproxylation débute 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. C'est un processus 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).

a - Qualifier le bois

Une description qualitative des étapes de la dégradation du bois est possible sur des critères visuels (couleur, texture, tissus dégradés ...) (Pfeffer et Zumr, 1983 ; Irmiler *et al.*, 1996 ; Kletecka, 1996 ; Dajoz, 1998 ; Mc Comb et Lindenmayer, 1999 ; Ståhl *et al.*, 1999 ; Karjalainen et Kuuluvainen, 1999). La dégradation du bois de cœur peut ainsi 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.

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. 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.

*b - Approche quantitative*

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. Dans les vieilles forêts naturelles (boréales), le bois mort peut représenter, en moyenne, 60 à 90 m<sup>3</sup>/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 m<sup>3</sup>/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).

*c - La qualité et la diversité des bois pour la diversité des coléoptères saproxyliques*

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.

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).

### **II.3 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 sténocène 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.

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).

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 (comme par exemple la taille en têtard, l'émondage ou le démasclage des chênes lièges), le devenir de ces milieux en forêts de production peut être jugé incertain.

## **II.4 - LES CORTEGES SAPROXYLIQUES A L'ECHELLE DE LA FORET, ENSEIGNEMENTS ET REFLEXIONS POUR LA CONSERVATION**

Les relations entre coléoptères saproxyliques et leurs milieux ont été abordées : 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 écocoplexe 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 éparses 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 composantes structurelles des écosystèmes boisés et leur histoire. Leur découverte et la traduction des données sur une échelle de valeur représentent le passage obligé pour envisager un diagnostic circonstancié de sites forestiers en France...

### **III - COLEOPTERES SAPROXYLIQUES BIOINDICATEURS DE LA VALEUR BIOLOGIQUES DES FORETS FRANÇAISES**

#### **III.1 - LA BIOEVALUATION**

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

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.

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 d'être en mesure 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). 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 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). Sur un registre purement sémantique, il est également question dans ce cas de listes d'espèces « patrimoniales » ou « déterminantes » : espèce bioindicatrices de la valeur biologique de sites. C'est dans cette perspective qu'a été construite la liste des espèces suivante.

### **III.2 - LISTE DE REFERENCE DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES BIOINDICATEURS DE LA VALEUR BIOLOGIQUE DES FORETS FRANÇAISES**

Ce travail repose sur :

- une étude bibliographique portant sur des listes existantes en France et dans les pays voisins ;
- la bibliographie disponible portant sur la biologie et la chorologie des coléoptères saproxyliques présents en France ;
- la participation de 59 entomologistes, de toute la France, sollicités pour enrichir et valider le travail de choix et de collecte des données.

#### **III.2 1 - La rareté comme critère de choix des espèces**

La rareté des espèces se caractérise par la biologie (sténoécie) et la chorologie des espèces (taille de l'aire de distribution et occupation de cette aire).

##### *a - Rareté chorologique*

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. Cette possibilité fait défaut aujourd'hui pour les coléoptères saproxyliques français. Dans une approche qualitative sur les bases de la distribution des espèces saproxyliques, une caractérisation de la rareté peut néanmoins être avancée (Tableau II) :

Tableau II: *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 » est 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. 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.

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 1).

Encart 1 : 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.

- "I" 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.

#### *b - Les espèces exigeantes au niveau écologique*

Dans le chapitre précédent, 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 : 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 III).

Tableau III : 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, nommée « **If** » pour « indice en lien avec le fonctionnement de la saproxylation », peut être littéralement déclinée comme suit (Encart 2).

Encart 2 : 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 ...)

### *c - Autres attributs des espèces bioindicatrices*

Quels que soient les usages qui en sont faits, les bioindicateurs méritent une caractérisation la plus fine possible rend 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. 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 (Encarts 1 et 2) ;
- la phénologie des adultes ;
- la facilité d'identification des espèces ;
- les méthodes et techniques les plus adaptées à l'observation des adultes.

Outre la rareté, la sélection des espèces dans notre liste de référence privilégie la représentativité (rôle et position dans le processus de saproxylation) et la faisabilité d'utilisation (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 ( $If + Ip \geq 3$ )**.

## **III.2 2 - La liste de référence**

300 espèces sont retenues dans notre liste de référence (présentée avec un inventaire

global pour les Maures dans le chapitre suivant).

### **III.3 - LA PLACE DES MAURES PAR RAPPORT AUX AUTRES FORETS DE PLAINES ET COLLINES EN FRANCE**



## IV - LE CAS DES MAURES

L'inventaire précédent est partiel puisqu'il fut établi sur une partie seulement (85 espèces) des 300 espèces retenues à l'échelle nationale (dont 45, certes, sont propres aux montagnes). Une typologie de ces forêts a été réalisée sur cette base d'inventaire, au moyen d'indicateurs de valeur biologique (qualité) et du niveau d'effort de connaissance des sites par les entomologistes (Tableau V).

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

|              |             | Qualité (= état de conservation évalué par les coléoptères saproxyliques) |                             |    |                                                                      |    |                                                                       |
|--------------|-------------|---------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|----|----------------------------------------------------------------------|----|-----------------------------------------------------------------------|
|              |             | n°                                                                        | <i>très grande qualité</i>  | n° | <i>grande qualité avérée</i>                                         | n° | <i>qualité moyenne avérée</i>                                         |
| 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)                                               |
|              |             |                                                                           |                             |    | <i>grande qualité avérée</i><br><i>(potentiellement très grande)</i> |    | <i>qualité moyenne avérée</i><br><i>(potentiellement plus grande)</i> |
|              | 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)                                        |

(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 ».)

Parmi les hauts lieux forestiers français en lien avec les coléoptères saproxyliques rares qui y sont présent (33 forêts), le massif des Maures se situe dans le groupe des forêts de grande qualité. Cette appréciation pourrait s'avérer meilleure (« très grande qualité » potentielle) si des efforts d'inventaires étaient poursuivis.

Le tableau croisant l'ensemble de notre liste de référence avec les caractéristiques des espèces est ci-après associé aux données personnelles et de la littérature (dont Catalogue des coléoptères de Provence de Caillol) pour les Maures. Une légende précède les 6 pages de données.

**Encart 3 : Légende des critères descriptifs utilisés pour caractériser les espèces de coléoptères saproxyliques bioindicateurs des forêts françaises de qualité.**

- ✓ « MAURES » : « 0 » = absence, « X » = présence, « ? » = espèce à confirmer
- ✓ « MILIEUX » : situations et types de milieux boisés où l'espèce est présente
  - ✓ « Plaine » ou « Pla. » : présence en plaines et colines
  - ✓ « Montagne » ou « Mont. » : présence à l'étage mortagnard
  - ✓ « 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 (carphophores 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).
- ✓ « lf. » : voir encart 2
- ✓ « lp. » : voir encart 1. "lpn", pour le nord du territoire, "lps" 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 déortillage 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

Le bilan de l'**inventaire des Maures** (espèces cités - « X » - et espèces à confirmer – « ? ») nous donne **102 espèces des 300 de la liste de référence**. A titre d'exemple, quatre forêts disposent d'un inventaire global des coléoptères et le dénombrement des bioindicateur a pu être réalisé :

- la forêt de Fontainebleau (77), la plus riche en coléoptères connue en Europe, en compte 157 ;
- la forêt de Grésigne (81), au 2<sup>o</sup> rang Français en terme d'inventaire des coléoptères (3<sup>o</sup> en Europe après Fontainebleau et Bialowieza en Pologne), en compte 122 ;
- la réserve de la Massane (66) et les boisements des Albères alentour en comptent 93 ;
- et la forêt de Rambouillet (78) en compte 46.

**Ce bilan faunistique très positif confirme le très grand intérêt du Massif des Maures sur le plan entomologique et une grande responsabilité patrimoniale pour les gouvernances et gestionnaires locaux.**

Plus particulièrement, si l'ensemble de l'entomofaune mérite que l'on s'y intéresse, les espèces les plus intéressantes (i.e. celles dont les indices de rareté « Ips + If » sont  $\geq$  à 6) doivent focaliser l'attention des gestionnaires. Certes, il ne s'agit pas des espèces légalement protégées, en dehors d'*Osmoderma eremita*, mais ceci s'explique par le travail calamiteux qui a conduit à légiférer sur les insectes coléoptères. **Les espèces les plus remarquables de cet inventaire (« Ips + If  $\geq$  6 ») sont :**

- *Teredus cylindricus* (Bothrideridae) ;
- *Prinobius myardi* (Cerambycidae) ;
- *Osmoderma eremita* (Cetoniidae) ;
- *Ampedus cardinalis* (Elateridae) ;
- *Ampedus praeustus* (Elateridae) ;
- *Merohister ariasi* (Histeridae) ;
- *Eledonoprius armatus* (Tenebrionidae) ;
- *Neatus picipes* (Tenebrionidae) ;
- et *Tenebrio opacus* (Tenebrionidae).

**Pour 6 de ces 9 espèces (*Teredus cylindricus* ; *Prinobius myardi* ; *Osmoderma eremita* ; *Merohister ariasi* ; *Neatus picipes* et *Tenebrio opacus*), nous disposons de données personnelles très récentes (1995-2002) dans les peuplements qui jouxtent le Vallon de St Daumas.**

## **V - GENESE DES HABITATS DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES REMARQUABLES ET RECOMMANDATIONS DE GESTION FORESTIERE**

### **V.1 - ESPECES REMARQUABLES ET BOISEMENTS DES MAURES**

#### **V.1 1 - Place des espèces remarquables dans les boisements des Maures**

Les 9 espèces signalées comme devant focaliser l'attention des gestionnaires forestiers du massif des Maures ont pour habitats larvaires d'occurrence rare que nous pouvons expliciter (Tableau VII).

Tableau VII : *Espèces remarquables et habitats requis dans les Maures*

| <i>Espèces</i>              | <i>Habitat classique</i>                                                        |
|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Teredus cylindricus</i>  | Sous écorce des parties mortes de feuillus                                      |
| <i>Prinobius myardi</i>     | Bois morts (plaies) des troncs de chêne liège                                   |
| <i>Osmoderma eremita</i>    | Grandes cavités ressuyées de feuillus (chênes, ...)                             |
| <i>Ampedus cardinalis</i>   | Carie rouge (dans cavité) de feuillus (chêne, ...)                              |
| <i>Ampedus praeustus</i>    | Carie rouge de feuillus (chêne, ...) au sol                                     |
| <i>Merohister ariasi</i>    | Cavités mouillées des troncs de chêne liège                                     |
| <i>Eledonoprius armatus</i> | Carpophores ( <i>Inonotus</i> ) des cavités et nécroses de tronc de chêne liège |
| <i>Neatus picipes</i>       | Cavités ressuyées des troncs de feuillus (chêne liège, ...)                     |
| <i>Tenebrio opacus</i>      | Cavités ressuyées des troncs de feuillus (chêne liège, ...)                     |

Toutes ces espèces nécessitent des habitats dans de « gros bois ». Ces habitats traduisent surtout une lente maturation des peuplements et des actions sylvicoles douces ou absentes, hormis dans le cas de l'exploitation du liège ou de la conduite en vergers des châtaigniers.

#### **V.1 2 - Genèse des habitats**

Tous les habitats cités (Tableau VII) sont le produit d'une lente genèse, ne serait-ce que par la croissance des feuillus de grande longévité qui les portent. C'est un processus dynamique qui aboutit à cet état optimal, plus ou moins durable, avant un déclin (mort et pourriture totale de l'arbre en particulier). Des événements exceptionnels entrent également en ligne de compte dans la possibilité

d'occurrence de tel ou tel habitat (blessure « naturelle » : foudre, incendie, choc par chute d'arbre voisin, gélivure ... ou d'origine anthropique : taille, accident de voiture et éparage des bords de route, taille, levage du liège ...). Schématiquement, le processus de genèse d'habitat de ces espèces rares peut être schématisé (Figure 2).

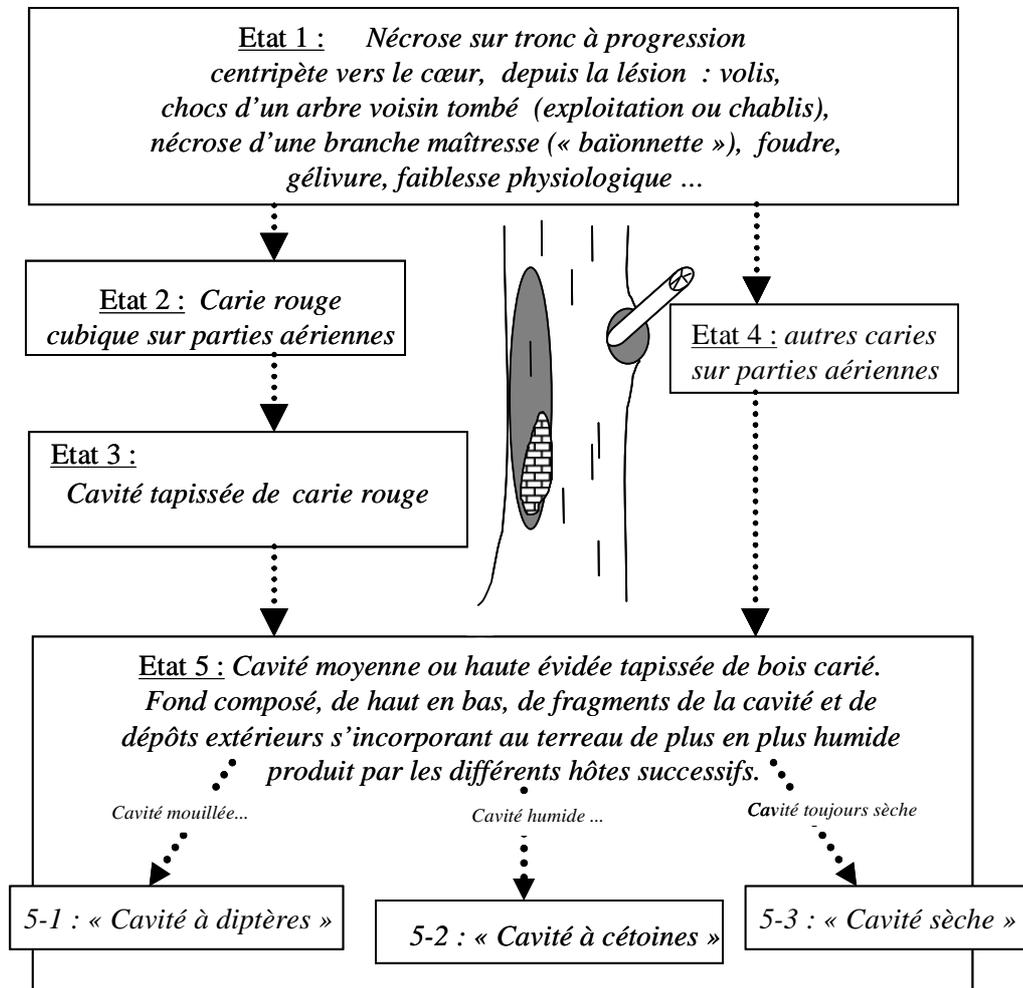


Figure 2 : Genèse des principaux habitats des coléoptères saproxyliques sur feuillus

Cette visualisation permet de situer les habitats des 9 espèces remarquables mises en avant et de comprendre les successions de faunes. Sur un gros chêne liège blessé lors d'un démasclage (Etat 1), *Teredus cylindricus* pourra coloniser les décollements de la mère et *Prinobius myardi* pondra sur le bois dénudé dans les années suivantes. Certains polypores (Fistuline ou polypore souffré par exemple, sur *Q. suber* ?) colonisent des parties mortes ou dépérissantes et génèrent de la carie rouge sur chênes et châtaignier (Etat 2 puis Etat 3) qui intéresse des xylophiles secondaires consommés par *Ampedus cardinalis* (*idem*, surtout les bois au sol pour *Ampedus praeustus*). D'autres polypores, en

particulier *Inonotus* sp. (consommé par *Eledonoprius armatus*) ou des *Stereum* transforment le bois en caries blanches (Etat 4 = alternative à Etat 2 et 3), cas qui semble fréquent sur *Q. suber* (*Obs. pers.*). Les cavités qui se forment ensuite sont plus ou moins exposés à la pluie et plus ou moins « étanches » et/ou drainantes suivant la position sur l'arbre. Les cavités mouillées de *Q. suber*, souvent remplies d'un amas visqueux, intéressent différents arthropodes dont des diptères consommés par *Merohister ariasi* (Etat 5-1). Si la cavité est ressuyé, suffisamment grande et pleine de terreau et carie, elle pourra être durablement habitée par une colonie d'*Osmoderma eremita* (Etat 5-2) et éventuellement *Neatus picipes* et/ou *Tenebrio opacus*. *Neatus picipes* et/ou *Tenebrio opacus* peuvent également se cacher dans les cavités sèches (Etat 5-3).

### **V.1 3 - Autres habitats d'espèces remarquables**

Dans le Massif des Maures, nombre d'espèces sont étroitement liées à la présence de certaines essences, voire à l'usage des populations locales qui en était fait. C'est le cas évoqué pour le chêne liège et la place actuelle de la **subéraie** dans le massif.

C'est aussi le cas des **châtaigneraies** sur-vieillies quand elles sont le produit d'une conduite en verger, à la différence des peuplements conduits pour produire du bois. Les très gros châtaigniers sont le support quasi-systématique des habitats du *Gnorimus variabilis* par exemple (carie rouge et cavités à carie rouge), tout comme *Ampedus nigerrimus* et *Prostomis mandibularis* qu'il serait intéressant de chercher dans le massif. Toutes les essences d'arbres, forestières ou pas, abritent leurs propres cortèges et sont à favoriser partout où elles peuvent subsister (aulnes, ormes, saules ...).

Les **pinèdes**, à pin maritime mésogéen, à pin parasol, voire à pin d'Alep, hébergent une faune propre qui est diversifiée et riche en raison de la spontanéité et de l'ancienneté de telles formations dans le secteur (*Oxypleurus nodieri*, *Arhopalus syriacus*, *Chalchophora mariana*, *Platydema europea*, *Temnochila caerulea* ou *Menephilus cylindricus* sont de bons exemples de ce cortège dans la région).

## **V.2 - RECOMMANDATIONS POUR LA GESTION**

*« Les espèces seront là où elles pourront être  
et non là où l'on voudrait qu'elles soient ! »*

### **V.2 1 - Considérations générales**

Une prospective réfléchie *a priori* sur les évolutions prévisibles des conditions de vie de

l'entomofaune saproxylique sur le massif des Maures donne comme principales inquiétudes :

- Le rajeunissement forestier que l'on sait être une préoccupation pour nombre de forestiers, au moins dans les quelques années à venir.
- L'évolution des proportions d'essences à l'avantage des essences marchandes et/ou non pyrophiles, mais peut-être au dépend de certaines essences d'accompagnement et du pin si rien n'est fait.
- L'abandon de l'entretien des vieilles châtaigneraies
- L'abandon de la subériculture et du démasclage, favorable à la genèse d'habitats d'espèces typiques des Maures.
- La tentation de la ligniculture pour d'éventuels nouveaux visages qui n'auraient pas participé, à la richesse des débats avec des naturalistes inquiets !

Toutes les attitudes qui permettront le maintien et l'émergence d'une grande diversité des peuplements seront bénéfiques à la biodiversité faunistique. Par principe, la complexité doit être acceptée et la précaution utilisée sans limites !

- Toutes les essences et tous les diamètres d'arbres ont une faune spécifique. L'équilibre des classes d'âge, la diversité et le mélange des peuplements sont à favoriser.

- Les très gros arbres offrent des bois morts stables et durables, ou des cavités de grande taille, pour les espèces rares à cycles longs et pour les successions riches et complexes de faune. Pour les coléoptères saproxyliques, des situations de sur-vieillessement, de certains arbres ou de peuplements entiers, sont spécialement recommandées.

- Le bois mort et les arbres blessés sont les précurseurs d'un processus lent et complexe de genèse d'habitats pour les insectes saproxyliques, comme les cavités. Ce matériau déprécié pour le forestier mérite d'être conservé.

- Les populations biologiques d'un milieu sont le produit de la lente co-évolution des plantes et des animaux : les régénérations naturelles des espèces locales offrent une pérennité et une stabilité plus favorables que les essences exotiques plantées.

- Les milieux ouverts comme les clairières, les bords de pistes, les affleurements ou

certaines zones humides offrent une végétation et des conditions d'ensoleillement ou d'humidité qui sont en contraste avec les milieux boisés environnants. Ces milieux différents accueillent une faune spécifique et de nombreuses plantes à fleur visitées par les insectes forestiers. Ces zones sans arbres représentent une composante essentielle des territoires forestiers.

- Pour l'homme, la nature n'est pas forcément accueillante et répond à des critères esthétiques très subjectifs. Des milieux fermés par des épineux ou des bois morts enchevêtrés représentent un « désordre » très relatif. Ces milieux confinés, souvent plus frais, sont indispensables à de nombreuses espèces qui y trouvent leur habitat. Le « nettoyage complet » n'est donc pas synonyme de milieu en bon état de conservation. En cas d'accueil du public en forêt, le promeneur doit s'adapter à ces milieux et non l'inverse ! (il reste le problème des risques d'incendies : dans ce cas des cloisonnements permettent sans doute de maintenir des zones fermées isolées)

- Des situations conjoncturelles peuvent générer des dépérissements et l'apparition de xylophages primaires. Une grande forêt aux peuplements variés doit naturellement faire face aux rééquilibrages dans les dynamiques des populations. Le dépérissement est un état réversible. L'utilisation de biocides, en particulier sur insectes défoliateurs, est un geste qui a des conséquences directes sur tout le cortège faunistique, y compris avec des formulations dites « biologiques » (BT par exemple). Le résultat est moins spectaculaire et durable que les régulations par les prédateurs naturels.

- ...

## **V.2 2 - Remarques particulières**

- Le chêne liège, pas toujours à sa place dans le massif, a bénéficié de l'usage qui en était fait : la conduite de subéraies entretenues et exploitées doit persister, au côté éventuellement de peuplement spontanés et plus diversifiés.

- 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 plus être négligé et sa présence, à des niveaux au moins équivalents qu'aujourd'hui, est à surveiller. C'est le même cas pour les chataigniers.

- La mosaïque des espaces boisés, des espaces ouverts et de l'eau est assurément un

facteur favorable à la diversité faunistique, ne serait-ce qu'en raison des besoins alimentaires de certaines espèces à l'état adulte qui recherchent des fleurs à butiner.

- Tous les arbres présentant des habitats de coléoptères saproxyliques (nécroses, chandelles, cavités, trous de Pic, ...) et ceux qui les présenteront à terme (grosses blessures, polypores, ...) doivent être reconnus et conservés, sans faire référence à des quotas comme cela est souvent dit («au moins un arbre par ha», ONF, 1993). Les arbres qui intéressent la faune saproxylique sont souvent les premiers enlevés par les forestiers !

- L'action concertée entre forestiers et naturalistes pour la conservation est un progrès permis par la politique de reconnaissance et de conservation du patrimoine naturel (création des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Floristique et Faunistique, puis instruction de la Directive Habitat) et par l'élaboration de directives pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière (ONF, 1993). L'acceptation locale des forestiers qui n'hésitent pas à demander conseil aux naturalistes et la formation des agents de terrain à la reconnaissance des niches écologiques les plus intéressantes est un impératif.

- Au niveau de l'exploitation forestière, de nombreux gestes du passé doivent être remis en cause afin de préserver certaines espèces : les houppiers ne doivent plus systématiquement être démantelés et brûlés, les cavités basses d'arbre ne doivent 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», ... On peut également déplorer que nombre d'observations d'espèces par les entomologistes soient le fait de femelles abandonnant leurs pontes sur des grumes en instance d'exportation hors forêt. Cette descendance est perdue car la scie ou le feu arriveront avant les éclosions. L'évacuation des bois avant les périodes de ponte (printemps et été) sont à envisager...

Tout ceci mérite d'être précisé par cahier des charges aux exploitants forestiers, document dont l'application devra être accompagnée et respectée.

## VI - CONCLUSIONS

Ce travail a été réalisé à distance des sites qui intéressent le WWF et le CEEP dans le massif des Maures. Ceci a pour avantage de mettre en forme des généralités sur l'entomofaune saproxyliques, utiles pour comprendre, dans la majorité des contextes boisés ouest-paléarctiques, les déterminants de la survie de ces organismes essentiels dans les processus biologiques et, qui plus est, indicateurs de l'histoire des forêts et de leur valeur biologique actuelle.

Les données biologiques sur les espèces et sur leurs habitats ne suffisent pas au diagnostic d'un milieu. L'inventaire local des espèces est la seule source de données objective pour l'analyse de la valeur biologique d'un site et pour comprendre les menaces qui pèsent sur ces organismes en fonction de leurs exigences propres.

Dans le cas des Maures, nombre d'entomologistes ont accumulé des données, souvent anciennes et/ou imprécises, qui donnent cependant une image d'un milieu particulièrement riche et original.

Tous les efforts des gestionnaires doivent aujourd'hui se concentrer :

- sur l'acquisition de données faunistiques pertinentes (actuelles et précisément localisées) ;
- sur la connaissance globale des organismes pour lesquels leur responsabilité patrimoniale est engagée (même les plus petites espèces comme le sont certains coléoptères saproxyliques rares)
- sur leur compréhension des processus biologiques concernés.

Des naturalistes entomologistes sont disponibles pour répondre à ces besoins.