

COUNCIL
OF EUROPE

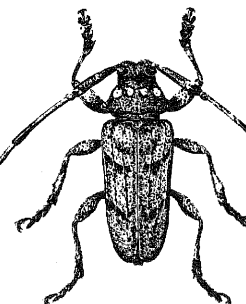


CONSEIL
DE L'EUROPE

Les invertébrés saproxyliques et leur protection

Martin C.D. Speight

A la mémoire de Stefan Plank, ami des vieilles forêts, qui, par son tact et son dévouement, a beaucoup contribué au succès des activités du Conseil de l'Europe dans le domaine de la sauvegarde de la nature



Acanthocinus aedilis (L.)
(d'après Villiers, 1978)

Jadis les arbres
on ne savait pas d'où ils venaient
Jadis les arbres
étaient des gens comme nous
Mais plus solides plus heureux
plus amoureux peut-être, plus sages...

Jacques Prévert, *Arbres*

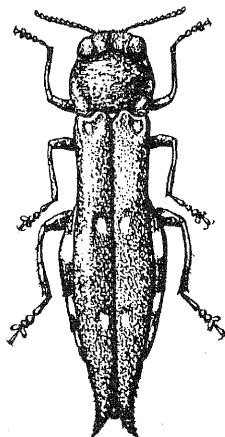
Edition anglaise :
Saproxylic invertebrates and their conservation
 ISBN 92-871-1680-6

TABLE DES MATIERES

	Page
1. INTRODUCTION	5
1.1 Les invertébrés saproxyliques: définition	5
1.2 Le projet relatif aux invertébrés saproxyliques	5
1.3 Méthodologie	6
1.4 La liste des forêts	8
2. LA CONDITION DES INVERTEBRES SAPROXYLIQUES EN EUROPE	11
2.1 L'histoire de la faune saproxylique européenne pendant la période postglaciaire	11
2.1.1 L'abattage de la forêt indigène européenne	11
2.1.2 Extinctions dans l'Europe prélinnéenne	13
2.1.3 Remplacement de la forêt par des plantations de conifères	13
2.1.4 Extinctions au 18e siècle et au début du 19e siècle	14
2.1.5 Isolement actuel des populations d'espèces saproxyliques	15
2.2 L'état des connaissances relatives à la distribution actuelle de chaque espèce saproxylique	15
3. LES ORGANISMES ET LEURS HABITATS	18
3.1 L'habitat des invertébrés	18
3.2 La mégalopole arboricole	19
3.2.1 Ecorce et zone subcorticale	22
3.2.2 Bois mort et bois partiellement décomposé	23
3.2.3 Caries	25
3.2.4 Champignons saproxyliques	29
3.2.5 Les ouvrages d'autres organismes saproxyliques	30
3.2.6 Humus d'arbre	30
3.3 Les espèces saproxyliques hors du bois	31
4. LE ROLE DES INVERTEBRES SAPROXYLIQUES	33
4.1 Le cycle écologique	33
4.2 Le recyclage de l'énergie et des éléments nutritifs dans les forêts	33
4.3 Le processus de décomposition du bois	34
4.3.1 La phase de colonisation	35
4.3.2 La phase de décomposition	38
4.3.3 La phase d'humidification	42
4.4 Espèces saproxyliques et autres organismes	44
5. CONSERVATION DES INVERTEBRES SAPROXYLIQUES	44
5.1 Création de réserves forestières pour la protection des espèces saproxyliques	44
5.2 Evaluation des sites intéressant les invertébrés saproxyliques	45

Page

5.3 Responsabilité en cas d'accident et conservation des arbres dégradés	47
5.4 Ramassage du bois de chauffage	48
5.5 Le toilettage des forêts	48
5.6 Développement d'un habitat pour les invertébrés saproxyliques	49
5.6.1 Induction d'une sénilité précoce dans les arbres ...	50
5.6.2 Augmentation des quantités de bois mort disponibles	51
5.6.3 Le bois brûlé	53
5.7 Réinstallation d'espèces	53
5.8 La dernière ligne de défense	54
6. REMERCIEMENTS	55
7. REFERENCES	57
ANNEXE 1 - Espèces d'insectes saproxyliques utiles à l'identification des forêts d'importance internationale dans le domaine de la conservation de la nature	67
ANNEXE 2 - Forêts européennes identifiées comme étant d'importance potentielle internationale en raison de leur faune d'invertébrés saproxyliques	71
ANNEXE 3 - Recommandations du Comité des Ministres du Conseil de l'Europe concernant la protection des organismes saproxyliques et leur biotopes	75



Agrilus guerini,
un bupreste
(après Liskenne, 1986)

1. INTRODUCTION

1.1 Les invertébrés saproxyliques: définition

Il s'agit d'espèces d'invertébrés 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.

1.2 Le projet relatif aux invertébrés saproxyliques

En 1980, le Conseil de l'Europe a créé un groupe d'experts chargé de définir des projets relatifs à la protection des invertébrés, susceptibles d'être incorporés dans le programme de travail de ce qui était à l'époque le Comité directeur pour la sauvegarde de la nature (CDSN). L'objectif était notamment de définir des projets qui pourraient exploiter le potentiel constitué par les invertébrés en tant que bio-indicateurs. Un des projets définis par ce groupe d'experts, puis incorporé dans le programme de travail était le projet relatif aux invertébrés saproxyliques. Ce projet, fondé sur l'utilisation de certains insectes saproxyliques comme bio-indicateurs de la qualité des sites pour élaborer un catalogue des forêts de haute qualité, était censé avoir un double objectif, à savoir:

- a. concourir au processus d'identification des forêts d'importance internationale pour la sauvegarde de la nature;
- b. concourir à la sauvegarde d'un ensemble divers et gravement menacé d'invertébrés ayant une importance pour le recyclage de l'énergie et des éléments nutritifs dans la forêt naturelle.

En recommandant ce projet, les experts avaient tenu compte du fait que si certains projets fondés sur les plantes à fleurs donnaient des indications sur l'état de santé de la production primaire dans les écosystèmes, et si des projets fondés sur les vertébrés fournissaient de même des données sur la production secondaire, il fallait, pour avoir un aperçu sur le secteur décomposeur, responsable du recyclage des éléments nutritifs dans la biosphère, s'intéresser aux invertébrés, champignons ou micro-organismes. Il est reconnu que les forêts, qui produisent des quantités considérables de tissu ligneux, présentent les ensembles décomposeurs les plus complexes que l'on puisse trouver dans les écosystèmes terrestres. Etant donné qu'actuellement des projets fondés sur des champignons ou des micro-organismes ont moins de chances d'aboutir à cause de la difficulté de rassembler les données indispensables, on peut considérer comme judicieux d'avoir retenu un projet fondé sur les invertébrés saproxyliques en tant que bio-indicateurs.

Lors de l'examen du projet, on s'est inquiété du fait que les invertébrés sont, de façon générale, "terra incognita" et qu'en particulier le rôle joué par les organismes saproxyliques dans la forêt naturelle n'est pas habituellement perçu. De même, on a pensé qu'il fallait imaginer des mécanismes susceptibles d'être employés pour la conservation de ces organismes, indépendamment de la simple constitution de réserves forestières. Ces questions ont été envisagées dans le cadre du présent rapport. Pour montrer les menaces qui pèsent sur les invertébrés saproxyliques en Europe, j'ai brièvement retracé les grands traits de la situation actuelle, dont j'ai rapidement rappelé la genèse. Pour aider à situer les espèces saproxyliques dans leur environnement naturel, j'ai consacré un chapitre aux espèces et à leurs habitats. Les invertébrés saproxyliques interviennent pendant tout le processus de décomposition du

bois, et les interactions sont subtiles entre leur rôle et celui des champignons saproxyliques et des micro-organismes. C'est ce qui est mis en évidence ici, la part jouée par les invertébrés saproxyliques étant en grande partie exposée dans le contexte du cycle de dépérissement naturel du bois, parallèlement à la description du rôle des champignons et des bactéries. Dans le dernier chapitre, je me suis attaché aux problèmes de la sauvegarde des invertébrés saproxyliques et aux moyens éventuels de surmonter ces problèmes, en montrant à cette occasion comment le matériel présenté dans les autres chapitres du rapport a une incidence sur les actions qui peuvent être utilement entreprises. Malgré sa relative brièveté, le présent rapport aborde plusieurs thèmes différents. J'ai donc inclus un catalogue extensif de références à l'intention de ceux qui pourraient souhaiter approfondir l'un ou l'autre de ces thèmes.

1.3 Méthodologie

Il a fallu tout d'abord concevoir un ensemble de critères permettant de sélectionner ceux des organismes saproxyliques pouvant servir de bio-indicateurs de la qualité des sites. Ces critères ont été énoncés dans le document SN-VS (82) 3, puis adoptés au cours d'une réunion du groupe d'experts qui a fait le point sur le projet. C'est ainsi qu'il a été décidé que les espèces d'insectes européens retenues pour ce projet devaient être:

1. associées aux essences d'arbres dominantes, d'une grande longévité, des forêts européennes;
2. dépendantes pour leur habitat du bois mort d'arbres sénescents ou morts;
3. considérées comme étant aujourd'hui excessivement localisées sous l'angle de leur répartition en Europe;
4. de taille moyenne ou grande;
5. relativement faciles à trouver;
6. relativement faciles à définir.

Sur la base de ces critères, une liste de 33 espèces d'insectes saproxyliques a été dressée. Ces espèces sont énumérées ci-après, suivies de l'indication, entre parenthèses, du genre d'essences avec lesquelles chacune est le plus étroitement associée:

COLEOPTERA

- Buprestidae: Buprestis splendens (Abies); Dicerca acuminata (Betula); D.alni (Alnus); Eurythraea austriaca (Abies); E.quercus (Quercus); Kisanthobia ariasi (Quercus)
- Cerambycidae: Akimerus schaefferi (Quercus); Anisorus quercus (Quercus); Brachyleptura strangulata (Pinus); Cornumutila 4-vittata (Larix/Picea); Glaphyra marmottani (Pinus); Hesperophanes pallidus (Quercus/Tilia); Icosium tomentosum (Juniperus); Leptura arcuata (Alnus); Lioderina linearis (Abies); Megopis scabricornis (Quercus, etc.); Necydalis ulmi (Fagus/Quercus); Oxypleurus nodieri (Pinus); Rhopalopus ungaricus (Acer); Tragosoma depsarium (Picea/Pinus)

- Cetoniidae: Gnorimus 8-punctatus (Quercus); Liocola lugubris (Quercus); Posotia aeruginosa (Quercus); P.koenigi (Quercus)
- Elateridae: Ampedus 4-signatus (Quercus); Lacon lepidopterus (Pinus); L.punctata (Pinus, etc.)
- Lucanidae: Ceruchus tenebriodes
- Thysodidae: Thysodes sulcatus
- DIPTERA**
- Asilidae: Laphria ephippium (Fagus); L.gibbsosa (Picea)
- Keroplastidae: Laphria ephippium (Fagus); L.gibbosa (Picea)
- Syrphidae: Caliprobola speciosa (Fagus)

Au cours de discussions ultérieures, les experts ont conclu que l'utilisation de cette liste risquait de ne pas produire le résultat souhaité; en effet, ces espèces étaient déjà si localisées dans leur aire de distribution européenne que toute liste de forêts exclusivement fondée sur leurs localisations aurait été excessivement brève et aurait laissé de côté des forêts abritant d'autres espèces, également intéressantes. Il a donc été décidé d'étendre considérablement la liste des espèces, d'où la production d'une liste reprenant les espèces indiquées à l'Annexe 1 du présent rapport. La plupart des espèces énumérées présentent des caractéristiques d'habitat et de répartition illustrées par celles de *Rhysodes sulcatus* (analysées dans la section suivante relative à la condition des invertébrés saproxyliques), c'est-à-dire qu'on ne les connaît aujourd'hui que dans un très petit nombre de sites, extrêmement éparés. D'autres ne sont connues que dans une seule et unique région, très restreinte, d'Europe. Un très petit nombre, notamment les deux espèces de carabidés citées, sont extrêmement localisées dans la plus grande partie de leur aire de distribution européenne, mais ne sont pas menacées dans une région très circonscrite. Toutes les espèces énumérées peuvent être considérées comme menacées d'extinction en Europe aujourd'hui. Presque toutes pourraient être classées comme espèces en danger dans toutes les parties de leur aire d'habitat européenne. La liste présentée à l'Annexe 1 n'est pas, et ne prétend pas être, un catalogue exhaustif des insectes saproxyliques européens menacés. Il ne s'agit que d'une sélection, parmi les espèces menacées, d'organismes répondant aux critères précités.

Après sa parution, la liste élargie d'espèces a été adressée aux spécialistes et organismes intéressés proposés par les experts. La liste était accompagnée d'un texte présentant le projet et ses objectifs, et de formulaires à remplir et à renvoyer par les destinataires pour donner des détails sur d'autres forêts à porter éventuellement sur la liste. Des précisions sur le projet ont été publiées dans des revues éditées par certaines associations entomologiques et observatoires biologiques nationaux. Le projet a été exposé en détail lors d'une réunion du Comité de l'enquête européenne sur les invertébrés (E.E.I.), ce qui lui a, ensuite, valu le soutien actif des membres de ce comité.

Pour chaque forêt, les participants ont été invités à fournir les renseignements suivants:

- a. le nom de la forêt;
- b. la situation de la forêt, y compris le nom de la région administrative dans laquelle elle se trouve;

- c. les noms génériques des arbres dominants dans la forêt;
- d. des précisions sur toute publication relative à la présence invertébrés saproxyliques dans la forêt;
- e. des précisions sur toutes données inédites dont ils disposaient éventuellement quant à la présence d'organismes saproxyliques dans la forêt;
- f. l'indication de leur volonté éventuelle de conserver un caractère confidentiel aux données inédites.

A partir des réponses reçues au cours de cette phase du projet, une liste de forêts a été établie, laquelle comprend la majorité de celles énumérées à l'Annexe 2. Ces résultats, ainsi qu'un texte relatif à la deuxième phase du projet, ont ensuite été soumis au Comité d'experts du Conseil de l'Europe pour la conservation de la vie sauvage et des habitats naturels (SN-VS). Lorsque ce comité a donné son accord pour passer à la deuxième phase du projet, un texte expliquant cette phase a été distribué comme précédemment, avec la photocopie de la liste de forêts élaborée pendant la première phase. L'ouverture de cette phase a été également annoncée dans le Bulletin d'information de l'enquête européenne sur les invertébrés et au cours du troisième Congrès européen d'entomologie à Amsterdam.

Pendant la deuxième phase du projet, les participants ont été invités à communiquer des précisions sur les forêts hébergeant à leur avis une faune saproxylique vraisemblablement aussi diverse que celle existant dans les forêts déjà recensées, sur la base de toutes les données à leur disposition relatives aux invertébrés. De cette façon, des informations sur des espèces saproxyliques ne figurant pas sur la liste d'espèces ont pu être obtenues et on a pu porter sur la liste certaines forêts potentiellement importantes à propos desquelles on ne disposait que d'un minimum d'informations. Ce dernier groupe de forêts, celles retenues sur la base d'un minimum d'informations, sont signalées par un astérisque à l'Annexe 2. Les références documentaires citées par les participants, énumérant les espèces saproxyliques recensées dans les forêts comprises à l'Annexe 2, figurent dans la section "Références" du présent rapport.

1.4 La liste des forêts

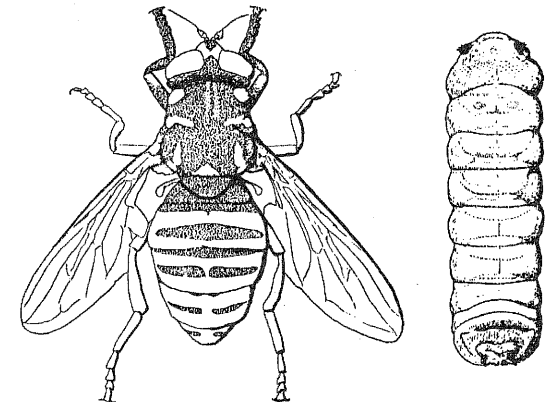
Il était inévitable que l'on obtienne plus facilement des données de certaines parties d'Europe que d'autres. Aucune information n'a été obtenue du Portugal. Il y a au moins une forêt susceptible d'être recensée au Luxembourg, mais il n'existe à son propos aucune donnée relative aux espèces saproxyliques. Aucune forêt susceptible de recensement n'a pu être trouvée ni en Irlande, ni aux Pays-Bas. Des données ont été fournies pour certaines régions de France, de Grèce, d'Italie et d'Espagne, mais pas pour d'autres régions. La qualité de l'information pour certaines régions est due à l'aide considérable fournie par une poignée de personnes qui ont fait de leur mieux pour obtenir des données de leurs collègues. Malheureusement, certaines personnes yant en leur possession des données utiles se sont abstenues de répondre. Dans un ou deux cas, la législation récente prohibant le ramassage d'insectes a interdit, même à des agents d'institutions honorables comme des musées nationaux, de mener à bien un travail de recensement dans des forêts potentiellement importantes. Le résultat, c'est que nous sommes privés de données actualisées sur la faune de certaines forêts, qui ont donc été portées sur la liste sur la base de données relativement anciennes.

Les forêts figurant sur la liste sont en majorité situées dans des régions montagneuses du continent. Les forêts de plaines et de vallées sont remarquablement absentes. Cette observation vaut non seulement pour l'Europe occidentale mais aussi pour l'Europe centrale et la Scandinavie. Aucune forêt de plaine n'a pu être recensée pour la Suisse, à part certains vestiges si exigus qu'ils sont insignifiants. Il en va de même pour la Suède. Particulièrement remarquable est l'absence quasi-totale de régions de forêts alluviales.

La liste comporte les noms de quelque 150 forêts, dont certaines sont de taille respectable, et d'autres ne comptent pas plus de 40 ha. Dans les paragraphes liminaires du chapitre sur la conservation, on met en doute la possibilité de maintenir des conditions forestières à l'intérieur de zones inférieures à 400 ou 500 ha. Comment des lopins de 40 ha peuvent-ils utilement contribuer à la conservation des organismes saproxyliques? Certaines propositions sont présentées à cet égard dans le chapitre relatif à la conservation, mais la seule politique réaliste pour des enclaves forestières aussi exiguës consisterait à les agrandir par voie d'adjonction et à gérer de façon appropriée les terres environnantes. Il n'en reste pas moins que les forêts énumérées à l'Annexe 2 ne sont en aucun cas également viables. En particulier, chacune présente un potentiel propre de continuité d'habitats convenant aux espèces saproxyliques. Les plus petites d'entre elles risquent de manquer de vieux arbres et de bois mort pendant des décennies, une fois disparue la génération actuelle de spécimens en voie de dégradation. Là encore, dans le chapitre sur la conservation, j'envisage plusieurs moyens de surmonter ce problème. Mais le premier pas, essentiel, sur la voie de la conservation de la flore et de la faune saproxyliques serait d'affecter les forêts figurant sur la liste à la protection de la vie sauvage. Cette liste est peut-être incomplète, mais si les forêts qu'elle comprend étaient réservées à la sauvegarde de la nature, ce serait une amélioration considérable par rapport à la situation actuelle, caractérisée par l'ignorance de la condition critique où se trouvent les espèces saproxyliques ainsi que de l'importance de leur rôle dans la forêt naturelle, et par le fait que seule une infime minorité de forêts européennes, abritant une communauté saproxylique suffisamment diverse, est vouée à la protection.

Fig. 1.1

Temnostome vespiforme
avec larve saproxylique
(à droite). Les larves
creusent du bois massif
dans des morceaux
décomposés.
Cet insecte, qui a une
large distribution,
devient très localisé
de nos jours (larve
d'après Stammer 1933)



2. LA CONDITION DES INVERTEBRES SAPROXYLIQUES EN EUROPE

Bien que les données d'information rassemblées sur les invertébrés soient infimes par rapport à celles recueillies sur d'autres groupes zoologiques, il apparaît qu'ils sont soumis aux mêmes menaces que d'autres organismes et que, chaque fois qu'on mène des recherches sur un groupe d'invertébrés, on découvre une série d'espèces menacées d'extinction sur le continent. La dernière étude sur un groupe d'invertébrés menée par le Conseil de l'Europe, à savoir celle sur les libellules (voir van Tol & Verdonk, 1986), le confirme clairement. On est fondé à affirmer que quelque 20% des espèces d'invertébrés vivant sur la terre et en eau douce sont actuellement menacées d'extinction (Speight, 1984-1985). Une inquiétude croissante pour la faune invertébrée européenne a incité le Conseil de l'Europe à adopter, en 1986, la Charte sur les invertébrés (voir Pavan, 1986). Dans les paragraphes suivants, j'examine brièvement dans quelle mesure les invertébrés saproxyliques sont, en tant que groupe, menacés d'extinction.

2.1 L'histoire de la faune saproxylique pendant la période postglaciaire

La carte de la végétation des pays membres du Conseil de l'Europe (Ozenda et coll., 1979) montre clairement quelle serait l'étendue de la couverture forestière du continent si l'homme n'était pas intervenu. Les différences entre cette carte et la réalité actuelle en Europe sont stupéfiantes et montrent, en particulier, que la couverture boisée naturelle a été éliminée, à l'exception d'une fraction résiduelle, de la quasi-totalité de l'aire qu'elle occupait précédemment. Une conséquence inévitable de la disparition des arbres est celle de la faune qui en dépendait. Les invertébrés saproxyliques représentent une proportion non négligeable de la faune dépendante des arbres, des vieux arbres en particulier.

2.1.1 L'abattage de la forêt indigène européenne

Un trait souvent négligé du processus d'éradication progressive de la faune - et de la flore - saproxyliques en Europe est son ancienneté. Trois mille ans déjà avant Jésus-Christ, l'homme a commencé à opérer d'importantes trouées dans la zone forestière sur la quasi-totalité du continent. Il y a quelque deux mille ans, il est vraisemblable qu'il n'existait déjà guère plus que des vestiges de forêt secondaire dans les plaines, sur la plus grande partie de la région méditerranéenne (voir Smith 1979) et les parties de l'Europe occidentale accessibles aux charrues rudimentaires qui existaient alors (Bell & Limbrey, 1982), Fowler, 1971). A l'époque où Linné commença à attribuer des dénominations latines aux végétaux et aux animaux, la zone forestière européenne avait été réduite à sa plus simple expression depuis la dernière glaciation; les pratiques d'"hygiène forestière", qui avaient été instaurées, avaient conduit à l'enlèvement des arbres moribonds ou morts; partout où il était accessible, le bois tombé était extrêmement recherché comme bois de chauffage et les espèces saproxyliques avaient déjà disparu de zones importantes de leur aire de distribution postglaciaire. Comme l'a dit Tubbs en 1976 à propos de la situation en Grande-Bretagne: "La destruction de la couverture boisée naturelle entre la période néolithique et l'époque Tudor a été remarquablement complète, ne laissant subsister que des fragments de forêt considérablement modifiés par une longue succession de coupes, d'exploitation empirique ou de pâturage".

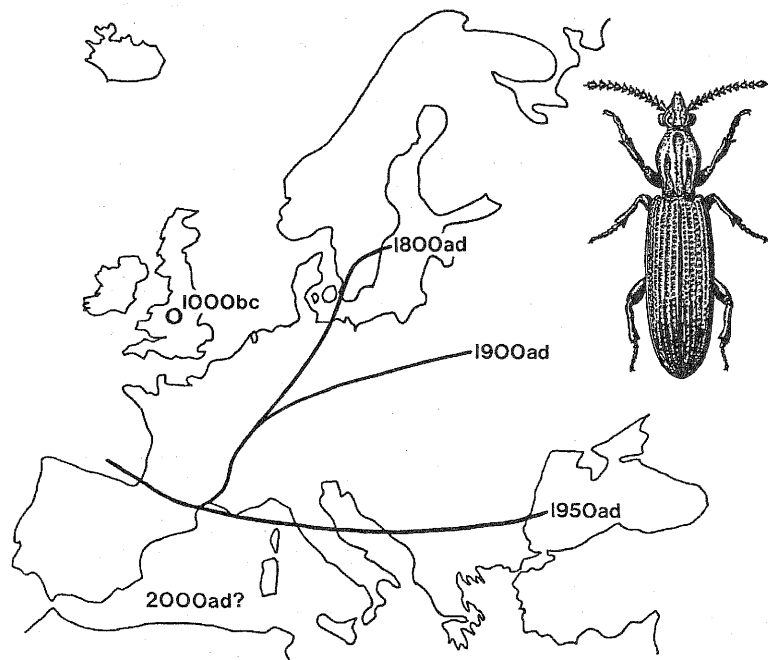


Fig. 2.1

R.sulcatus, figuré sur la droite (d'après Dendaletche, 1973), est un coléoptère saproxylique en voie de disparition. La carte suggère, sous forme de diagramme, sa diminution, commençant avec son éclipse en Grande-Bretagne pendant les derniers 3.000 ans. A l'heure actuelle, il est connu seulement de quelques points dans les Pyrénées, les montagnes d'Italie et en Grèce. On ne sait pas s'il existe encore dans les Balkans ou le Caucase.

2.1.2 Extinctions dans l'Europe prélinnéenne

Bien qu'il existe peu de documentation sur les vestiges des invertébrés conservés dans des dépôts postglaciaires, Girling a pu établir, en 1982, une liste de 20 espèces de coléoptères saproxyliques présentes en Grande-Bretagne à l'âge de bronze, mais qui avaient disparu avant Linné. Une représentation graphique de l'histoire postglaciaire d'un de ces insectes, *Rhysodes sulcatus*, est donnée à la figure 2.1. Il serait pratiquement impossible de déduire de la distribution actuelle de ce coléoptère qu'à une époque son habitat s'étendait sur toute l'Europe. D'après ce que l'on sait des espèces énumérées à l'Annexe 1, beaucoup trop d'entre elles présentent des schémas de répartition en Europe aussi contrastés que ceux de *R.sulcatus*. L'insuffisance de nos informations rend périlleuse toute extrapolation, mais les données existantes montrent effectivement que *R.sulcatus* n'est pas le seul à avoir connu une contraction impressionnante de son aire de distribution européenne entre la période néolithique et le début de l'époque des grandes opérations de reboisement au 18e siècle. Il s'ensuit que pour les invertébrés saproxyliques on peut penser qu'une phase majeure d'extinction a pris place en Europe avant l'avènement de l'ère scientifique, de telle sorte que ces organismes sont restés localisés dans des enclaves éparses de forêt plus ou moins naturelle. Ces vestiges de forêt naturelle ont continué de se raréfier jusqu'à nos jours. Ce processus d'attrition progressive a été largement passé sous silence, malgré quelques rapports isolés sur telle ou telle forêt, comme celui de Mac Dermot (1973), qui s'ouvre sur cette phrase: Ce livre s'efforce de relater l'histoire de la forêt d'Exmoor depuis les temps les plus reculés jusqu'à l'extinction de la forêt en 1819".

Dans certaines basses-terres d'exploitation intensive du Bassin méditerranéen, d'Europe occidentale, ou d'îles côtières comme la Grande-Bretagne et l'Irlande, il n'est pas impossible que l'essentiel de la faune saproxylique locale ait été anéantie par l'abattage forestier avant que les entomologistes et autres spécialistes n'aient commencé à établir des listes faunistiques. A vrai dire, il serait difficile d'expliquer autrement la pauvreté particulière de la faune saproxylique observée dans les forêts de certaines de ces régions. L'Irlande illustre de façon extrême ce phénomène, puisqu'on y observe un déficit portant au total sur 600 des espèces de coléoptères des bois recensées en Grande-Bretagne (Hammond, 1974), dont la quasi-totalité pourrait vivre sur des arbres indigènes d'Irlande. Si on considère, par exemple, les coléoptères cérambycides, les espèces attachées aux arbres indigènes d'Irlande sont six fois plus nombreuses dans le nord de la France qu'elles ne le sont en Irlande. La Grande-Bretagne occupe à cet égard une position intermédiaire, puisqu'on y dénombre deux fois moins d'espèces qu'en France. Les cérambycides sont éminemment mobiles et prédominent généralement dans des faunes insulaires difficiles à atteindre pour des insectes moins mobiles, de telle sorte qu'il serait erroné de prétendre que la sous-représentation des cérambycides en Grande-Bretagne et en Irlande s'explique par leur incapacité à atteindre ces îles.

2.1.3 Remplacement de la forêt par des plantations de conifères

Le processus de replantation et de reboisement qui s'est produit en Europe récemment a peu profité aux espèces saproxyliques. D'une part, les nouvelles forêts consistent principalement en conifères non indigènes introduits dans certaines régions européennes où les espèces saproxyliques indigènes dépendent du bois de feuillus et, d'autre part, les arbres moribonds ou morts qui offrent un habitat adopté aux organismes

saproxyliques sont consciencieusement éliminés de ces nouvelles forêts dès qu'ils apparaissent, à cause des exigences de la sylviculture commerciale. L'inquiétude face aux conséquences écologiques générales de cette politique de plantation de conifères a suscité la première publication de la collection "Sauvegarde de la nature" du Conseil de l'Europe (Noirfalise, 1968). On peut montrer que la sylviculture actuelle a un effet néfaste sur la plus grande partie de la vie sauvage (Peterken & Harding, 1975) mais, comme concluent Heliövaara & Vaisanen (1984), si l'on considère la réduction de 80% de la diversité faunique qui, selon les estimations, a suivi la conversion de la forêt naturelle en exploitations forestières commerciales, ce sont les organismes associés aux arbres dégradés et au bois mort des essences indigènes de la forêt européenne qui ont le plus souffert de cette évolution. Leur dépendance par rapport à des habitats absents de la masse foisonnante de plantations de conifères qui ont progressivement occupé, au cours des deux derniers siècles, les régions autrefois forestières d'Europe, n'a pas enrayeré le déclin des espèces saproxyliques mais a, au contraire, hâté leur disparition. Les organismes saproxyliques dépendants du bois de feuillus ont été décimés, au point, pour beaucoup, d'être proches de l'extinction, comme cela ressort des listes nationales d'espèces menacées. Malheureusement, comme le relate Rabil (1977) en termes éloquents, ce processus de "coniférisation" continue, de nos jours, à faire reculer les zones d'anciennes forêts feuillues. Le type de déclaration gouvernementale qu'il cite, "il faut gérer la forêt comme un champ de petits pois ou de tomates", résume une attitude fréquente au sein des organismes forestiers sur une grande partie du continent.

2.1.4 Extinctions au 18e siècle et au début du 19e siècle

Tout comme certaines espèces vivant en terrains marécageux, plusieurs organismes saproxyliques sont parmi les premiers invertébrés dont on a constaté l'extinction partielle dans l'Europe postlinéenne. Ainsi, en l'an 1800, *Cerophytum elateroides* avait disparu de Grande-Bretagne et *Buprestis splendens* et *Thysodes sulcatus* n'existaient plus en Scandinavie, alors qu'on dispose de spécimens de ces espèces qui ont été recueillis dans ces régions d'Europe avant cette date. Au total, on pense que près de 20 espèces de coléoptères saproxyliques ont disparu de Grande-Bretagne pendant cette période (Shirt, 1987). Il va sans dire qu'il y a comparativement peu de spécimens d'insectes qui ont survécu dans les collections depuis cette époque et, sur les spécimens existants, peu ont une origine certaine. Le fait qu'il soit possible de démontrer que des espèces saproxyliques étaient en voie de disparition au 18e siècle laisse supposer que si nos données d'information étaient plus complètes elles révéleraient une contraction impressionnante de l'aire de distribution de ces espèces au 18e siècle et au début du 19e siècle. Il faut noter qu'un certain nombre de données précoces "douteuses" concernent des espèces saproxyliques et qu'une des raisons de l'hésitation des auteurs à accepter ces données paraît être le refus d'envisager que des organismes comme des insectes aient pu s'éteindre pendant cette période. Pour ne citer qu'un exemple, relatif à l'un des syrphidés les plus caractéristiques, *Temnostoma vespiforme* (fig. 1.1.), qui, selon des sources supposées fiables, avait été observé pour la dernière fois en Grande-Bretagne au début du 19e siècle, Verrall (1901) écrit: "je ne pense pas qu'un insecte aussi remarquable serait passé inaperçu depuis", et il exclut l'espèce de la liste britannique. Les auteurs ultérieurs n'ont pas remis en cause le raisonnement de Verrall et *T. vespiforme* n'a jamais figuré sur les listes britanniques d'espèces depuis que l'oeuvre de Verrall a été publiée. Il est incontestable que ce type de traitement des premières observations a conduit à minimiser

la question des extinctions d'espèces saproxyliques au 18e siècle et au début du 19e siècle et, par conséquent, à sous-estimer l'échelle du phénomène. Les premières observations relatives à *Cerambyx cerdo* et *Strangalia attenuata* en Grande-Bretagne ont reçu le même traitement que celui réservé à *T. vespiforme*, jusqu'à ce qu'on obtienne des preuves irréfutables de la présence de ces coléoptères pendant l'ère néolithique britannique (Girling, 1982, 1984).

2.1.5 Isolement actuel des populations d'espèces saproxyliques

La connaissance de l'âge et de l'histoire spécifiques des forêts européennes est assez incomplète, sauf pour celles établies au cours des deux ou trois derniers siècles, et ce type d'information peut être difficile à obtenir même pour des forêts censées être d'origine récente. Il reste qu'un trait remarquable des forêts énumérées à l'Annexe 2 est qu'elles sont en général très anciennes. En Europe occidentale en particulier, peu sont aussi récentes que la forêt de Loches, laquelle, pense-t-on, a été établie il y a environ cinq siècles. Les forêts britanniques énumérées représentent un cas extrême puisqu'on pense que toutes existent depuis un millier d'années ou plus. Les forêts réputées établies au cours des deux ou trois derniers siècles, même si elles comprennent effectivement aujourd'hui des arbres vieux de 200 ou 300 ans, sont presque totalement absentes de la liste. Cela voudrait dire que les sites qui conservent effectivement une faune hautement différenciée d'invertébrés saproxyliques ne constituent pas des sources à partir desquelles ceux-ci peuvent se disperser dans de nouvelles zones d'habitat approprié. L'explication la plus plausible d'une telle situation serait la suivante: les anciennes forêts dotées d'une riche faune saproxylique sont aujourd'hui si rares, si éparses et si éloignées d'autres forêts, plus récentes, propices à l'habitat d'espèces saproxyliques, que toute colonisation de ces forêts récentes est impossible. Cela signifierait que, sous l'angle de la zoogéographie, les forêts, qui aujourd'hui pourraient entretenir une faune saproxylique hautement différenciée, sont effectivement devenues des îlots au milieu d'un océan de terrain hostile trop vaste pour que les espèces intéressées réussissent à le traverser. Il est également vraisemblable que l'établissement effectif d'espèces se heurte à l'exiguïté saproxylique des enclaves restantes de forêt appropriée. Comme Stevens (1986) l'a fait observer, un arbre-hôte présent seulement en petite quantité n'accumule en général qu'un petit nombre seulement de ses organismes saproxyliques dépendants.

2.2 L'état des connaissances relatives à la distribution actuelle de chaque espèce saproxylique

On n'a encore mené aucune étude sur la répartition des invertébrés saproxyliques assez précise pour permettre de situer chaque espèce sur une carte d'Europe. Pour évaluer l'état des espèces, il est donc indispensable d'avoir recours à différentes sources de documentation et à des spécialistes qui ont une connaissance de la faune saproxylique dans leur propre région. L'utilisation de telles sources de données aboutit en général à des conclusions excessivement optimistes en ce qui concerne les espèces les mieux connues, ce qui s'explique par une tendance à inclure des constatations remontant au début du siècle sur des sites qui n'ont plus été visités ensuite mais risquent d'être devenus inhabitables par les organismes saproxyliques. Inversement, sur la base des mêmes sources de données, l'état des espèces peu étudiées peut être évalué de façon excessivement pessimiste en raison de l'existence d'un nombre important de populations insoupçonnées de l'espèce. Mais il est également vrai que, dans le cas d'une espèce saproxylique dont les habitats sont quasiment inexistant dans des forêts artificielles ou commerciales, il y a désormais peu de sites dignes d'attention pour tenter de déterminer sa distribution précise.

C'est au maximum 10% de la superficie terrestre de la plupart des pays européens qui reste aujourd'hui dans un état plus ou moins "semi-naturel" (Speight, 1986 b), et, seule, une fraction infime de cette zone semi-naturelle est couverte de forêt. En principe, peu de ces forêts sont habitables par les espèces saproxyliques. Dans le cadre d'une récente étude menée en Belgique, on a pu localiser un seul chêne suffisamment vieux pour mourir de vieillesse (J. Leclercq, pers.comm.). Lorsqu'on évalue la condition des saproxyliques européens, les erreurs d'affectation éventuelles ne risquent donc guère d'aboutir à la classification de nombreuses espèces non menacées dans la catégorie des espèces menacées, parce que les forêts qui pourraient héberger des organismes saproxyliques sont elles-mêmes rares. La majorité des invertébrés saproxyliques pourraient probablement être classés à juste titre dans la catégorie "vulnérables" de l'UICN dans la plus grande partie de leur aire de distribution européenne. Très rares à vrai dire sont ceux qui ne sont pas aujourd'hui classables comme vulnérables dans quelque partie de leur aire d'habitat européen où leur présence était naguère courante. L'Irlande, autrefois largement couverte de chênaies et de pinèdes, fournit un cas extrême. Le pin indigène (*Pinus sylvestris*) a disparu du paysage irlandais et, avec lui, toute sa faune saproxylique (Speight, 1985 b). Même des espèces saproxyliques *Pterostichus oblongopunctatus*, qui sont encore largement distribuées et relativement communes dans des bois de feuillus en de nombreuses régions d'Europe, sont aujourd'hui très étroitement circonscrites en Irlande (Speight et coll., 1983).

De tous les groupes taxonomiques d'invertébrés qui fournissent des espèces au complexe saproxylique des forêts européennes, les coléoptères longicornes (cérambycides) sont probablement prédominants en ce qu'ils sont à la fois bien connus et jouent un rôle important en tant qu'organismes saproxyliques primaires et secondaires (voir passage sur le processus de décomposition du bois). Ils font aussi partie des colonisateurs les plus efficaces de nouveaux sites et Villiers (1978) peut citer plusieurs cérambycides hôtes de conifères qui ont pu étendre récemment leur aire de distribution en utilisant les souches trouvées dans des plantations commerciales de conifères. Mais, malheureusement, même au sein de ce groupe éminemment mobile, connu pour son aptitude à s'établir sur des îles océaniques, seule une minorité d'espèces a réussi à étendre son aire d'habitat en Europe par le biais de plantations de conifères et aucune des espèces attachées aux arbres à feuilles caduques ne manifeste cette expansion. Villiers (loc.cit.) continue à classer 40% des cérambycides saproxyliques présents en France comme rares. Un pourcentage analogue de la faune cérambycide autrichienne est classée par Geff (1983) dans la catégorie des espèces menacées. Sur plus de 150 espèces de coléoptères saproxyliques recensées par Andersson et coll. (1987) comme menacées en Suède, quelque 40% sont des cérambycides. Les espèces dépendantes de conifères prédominent au sein de la faune suédoise des cérambycides et, même ainsi, plus de 20% des espèces de cérambycides suédoises sont considérées comme menacées, proportion qui n'est dépassée que par d'autres familles de coléoptères au sein desquelles les espèces saproxyliques prédominent. Vu qu'il faut considérer les cérambycides comme faisant partie des colonisateurs les plus efficaces parmi les organismes saproxyliques, il n'y a peut-être pas lieu de s'étonner que, dans d'autres groupes taxonomiques, ces organismes soient considérés comme encore plus gravement menacés. Geff (loc.cit.) suggère, par exemple, que si 1% seulement des cérambycides autrichiens sont probablement déjà éteints, plus de 10 % de la faune autrichienne de coléoptères saproxyliques en général entre dans cette catégorie. Dans un article sur les hétéroptères aradidés, Heliovaarna et Vaisanen (1983) concluent que sur les 18 espèces finlandaises, 5 sont probablement éteintes, 5 autres sont aujourd'hui rares ou très rares, 7 sont en déclin et une seule en

accroissement. Les espèces reconnues par Heliovaarna et Vaisanen comme éteintes ou rares en Finlande sont également classées comme menacées en Suède, par Andersson et coll. (1987).

Etant donné le grand nombre de groupes taxonomiques en cause et le caractère fragmentaire de la littérature, il est difficile d'avoir une idée d'ensemble de l'état de la faune européenne invertébrés saproxyliques. Cependant, tout comme les données relatives à l'existence de forêts propres à abriter des espèces saproxyliques, les sources consultées lors de la préparation du présent rapport laissent penser que quelque 40% des invertébrés saproxyliques d'Europe sont déjà en danger sur une grande partie de leur aire de distribution européenne et que la majorité de ceux qui restent sont en déclin et vulnérables. Par contre, 10% seulement des espèces européennes pourraient être considérées comme n'ayant pas besoin de protection.

Une vague notion qui semble très répandue est celle selon laquelle, si une réserve naturelle ou autre zone protégée est créée, elle sera colonisée de "quelque part" par des espèces d'invertébrés dignes d'être conservées. Cette idée s'explique peut-être par le fait que les enquêtes sur les invertébrés précèdent rarement la création de zones protégées, lorsque de telles enquêtes sont ensuite effectuées et révèlent la présence d'espèces d'invertébrés reconnues comme méritant protection, on présume que ces espèces viennent d'arriver, sans imaginer qu'elles existaient probablement avant. Dans de nombreuses régions d'Europe, il est tout à fait invraisemblable que des forêts protégées qui ne contiennent pas une faune bien différenciée d'invertébrés saproxyliques connaissent une diversification de leur faune saproxylique par le biais d'une colonisation spontanée venue d'ailleurs; comme on l'a déjà indiqué en effet, les sources d'espèces saproxyliques sont aujourd'hui très rares et très éparées (voir par exemple Wormell, 1977). Il ne faut pas s'attendre non plus à ce que des forêts protégées connaissent une résurgence d'espèces saproxyliques parce que la fourniture d'habitats appropriés provoquerait l'émergence d'espèces qui seraient ainsi tirées d'un état de latence ou d'engourdissement. Les invertébrés saproxyliques sont dépourvus de tout mécanisme comparable aux graines ou spores inactifs, qui leur permettrait de survivre pendant des périodes où leurs habitats font défaut dans une forêt. C'est là un fait qui place les invertébrés saproxyliques menacés dans une situation différente de celle d'autres catégories de flore ou de faune menacées.

La création d'une zone protégée à l'intérieur d'une forêt possédant encore une faune saproxylique variée peut concourir à la stabilisation de populations de certaines espèces saproxyliques menacées, mais il est peu probable qu'elle leur permette ensuite de gagner la campagne environnante. Par essence, l'emploi que fait l'homme de la terre condamne les organismes saproxyliques à rester sur les listes d'espèces menacées pendant longtemps encore, et toute faune saproxylique perdue sera difficilement remplaçable par le biais de la création d'un habitat sur de nouveaux sites. Ce scénario est encore assombri lorsqu'on constate à quel point nombre d'invertébrés saproxyliques sont déjà localisés. On a donné des exemples du déclin et de la disparition de plusieurs espèces, à l'instar de *Rhyodes sulcatus*. Ce coléoptère ne survit désormais en Europe que dans une poignée de localités pyrénéennes et certaines régions montagneuses d'Italie et du nord de la Grèce. Peut-être des recherches exhaustives révéleront-elles qu'il existe encore dans quelque forêt d'Europe centrale. Mais même dans ce cas, *R. sulcatus* restera une espèce extrêmement menacée. Lorsque l'une des quelques forêts restantes possédant une riche faune saproxylique fait l'objet d'une enquête approfondie, on découvre presque invariablement une ou deux espèces existant bien au-delà de ce qu'on pensait auparavant être leur aire de

distribution, ce qui démontre à quel point certaines espèces ont été évincées d'immenses étendues du territoire. Le remarquable élatère rouge et noir *Ampedus quadrisignatus* en est un exemple. On le pensait au siècle actuel circonscrit à l'Europe centrale alors que son aire de distribution s'était étendue aussi loin à l'ouest que le massif vosgien à l'est de la France (où il a été pour la dernière fois observé en 1847); or, en 1961, ce coléoptère a été découvert dans la forêt relique de hêtres de Massane, dans les Pyrénées (Dajoz, 1965), à près de 1.000 km de toute autre population existante.

La grande mouche noire et jaune, *Solva interrupta*, d'aspect impressionnant, dont les larves vivent sous l'écorce du tremble moribond (*Populus tremula*), n'a été découverte qu'en 1926. Elle n'a jamais été trouvée ailleurs qu'en Finlande et dans une bande adjacente du territoire de l'URSS et on n'a au total relevé sa présence que dans neuf sites différents (Vaisanen, 1982). Une autre grosse mouche ressemblant à une guêpe, *Doros destillatorius*, qui vit dans d'anciennes forêts de hêtres en Europe méridionale, n'a été trouvée qu'à cinq reprises (Speight, sous presse). On connaît seulement trois espèces *Doros* dans le monde. Deux d'entre elles vivent en Europe et toutes deux sont menacées. Très proche est la situation de la famille relique des mouches Canthyloscélidae, dont un spécimen a été récemment capturé en Suisse (Haenni & Dufour, 1983); dans ce cas, on a recensé en tout sept spécimens européens et deux spécimens asiatiques pour les deux espèces Paléoarctiques appartenant à la famille. Les forêts corses entretiennent une gamme d'espèces saproxyliques que l'on n'a jamais trouvées ailleurs. Comme le souligne Crowson (1981), il est peu vraisemblable que ces organismes constituent de véritables espèces endémiques et il s'agit bien plus probablement de populations reliques d'espèces autrefois beaucoup plus largement distribuées.

3. LES ORGANISMES ET LEURS HABITATS

En Europe, les invertébrés saproxyliques représentent plusieurs centaines d'espèces. Ils peuvent manifester un degré élevé de sophistication dans leurs modes de vie et un haut degré de fidélité à leur habitat. La présente section vise à donner un aperçu de la façon dont ces organismes s'adaptent à l'environnement physique qui se développe lorsqu'un arbre commence à se dégrader et meurt.

3.1 L'habitat des invertébrés

L'"habitat" d'un ours brun est quelque chose de très différent de l'"habitat" d'une espèce type d'invertébré saproxylique. Un seul ours peut avoir un territoire couvrant un large éventail de biotopes différents et s'élevant sur plusieurs milliers de mètres d'altitude. Une population autonome d'une espèce de coléoptères perforants peut vivre pendant plusieurs générations successives à l'intérieur d'un seul arbre pourri. De plus, toute génération considérée d'un tel coléoptère n'habitera très vraisemblablement qu'une partie d'un arbre pourri, tandis que les autres parties de ce même arbre serviront à d'autres espèces.

Les invertébrés sont préadaptés à l'exploitation de ressources qui ne sont disponibles qu'en petites quantités. Dans une optique humaine, un arbre moribond peut sembler représenter une ressource très substantielle. Mais, pour des organismes participant au recyclage des matériaux d'un arbre moribond, chacun de ses composants présente des problèmes propres. L'écorce est chimiquement très différente du cœur du bois. L'environnement physique d'une branche morte diffère considérablement de celui d'une racine morte. Les interactions entre organismes différencient

encore plus les matériaux, certains invertébrés saproxyliques ne se nourrissant que de bois déjà traité par des champignons lignicoles tandis que d'autres ne vivent que dans des galeries abandonnées par des espèces perforantes. D'autres encore sont des prédateurs ou parasites spécifiques d'espèces saproxyliques. Pour la faune saproxylique, un arbre moribond dégradé ne représente pas un habitat mais une multiplicité d'habitats. C'est plus une mégalopole qu'une maison individuelle. Les habitants de cette mégalopole comprennent des représentants d'un large éventail de groupes taxonomiques différents et, à l'échelon mondial, ainsi que l'a souligné Hamilton en 1978, un nombre étonnamment élevé d'espèces qui sont les seuls représentants vivants connus de groupes souvent majeurs. Derksen (1941), effectuant une étude à une échelle beaucoup plus locale, a cité pour les coléoptères seuls 32 familles participant au recyclage du bois dans une forêt allemande. La seule famille des coléoptères cérambycides, ou coléoptères longicornes, qui sont presque tous saproxyliques, comprend quelque 600 espèces européennes.

3.2 La mégalopole arboricole

Dans un arbre adulte et sain (fig. 3.1), il peut sembler n'y avoir de place pour aucun représentant de la faune saproxylique. Mais, lorsque l'arbre sera parvenu à l'âge de 150 ans, une partie de ses éléments ligneux auront probablement été abîmés ou seront morts, et l'accumulation d'humus arboricole pourra avoir commencé à la jonction entre les principales branches et dans les crevasses. A ce moment-là (fig. 3.2), une faune saproxylique pourra commencer à s'installer dans les quelques branches mortes (fig. 3.3), racines mortes ou cavités à humus. Les années passant, la proportion de bois abîmé ou mort porté par cet arbre augmentera, jusqu'à ce que, au-delà de 250 ou 300 ans, la présence d'habitats propices aux espèces saproxyliques se manifeste ouvertement (fig. 3.4), notamment par certains signes - branches massives, brisées, chancres et crevasses du tronc, branches tombées, etc.

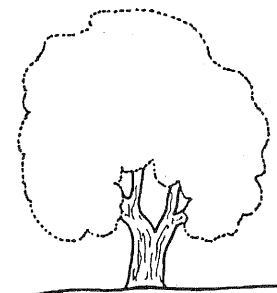


Fig. 3.1

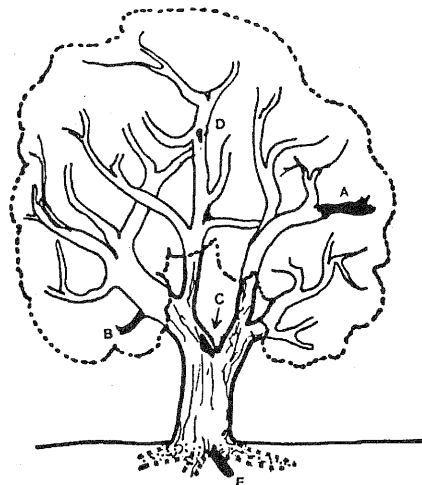


Fig. 3.2

L'âge venant, certaines de ses parties s'abiment ou deviennent malades et fournissent ainsi des habitats que les saproxyliques peuvent se mettre à coloniser. Ces habitats sont marqués en noir sur la figure.

A, B = branches mortes C, D = trous de carie E = racine morte

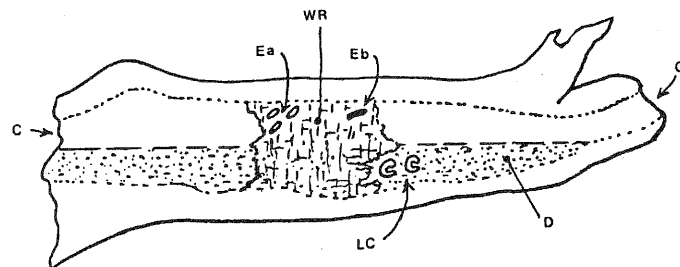


Fig. 3.3

Lorsque la branche morte (A), repérée sur la fig. 3.2, tombe à terre, sa substance est déjà fortement décomposée par les espèces saproxyliques qui l'ont, en partie, évidé et ont laissé dans la cavité de la poussière de bois.

C = cavité
D = poussière de bois (produite par le passage du bois par leur tube digestif)
Ea, Eb = larves d'élatérides
LC = larves de cétoniides
WR = bois mort, roussâtre et friable (qui a été attaqué par des champignons lignicoles)

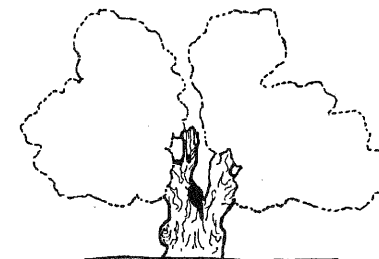


Fig. 3.4

Dans un arbre dégradé mais toujours en vie, on peut distinguer différentes classes majeures d'habitat (pour des invertébrés saproxyliques):

- écorce décollée et interface écorce/bois;
- bois mort;
- bois partiellement décomposé sous l'action d'autres organismes saproxyliques (y compris de champignons saproxyliques);
- caries;
- champignons saproxyliques;
- ouvrages (cf. galeries et cavités) d'autres organismes saproxyliques;
- terreau d'arbre.

Chacun de ces éléments peut avoir sa communauté saproxylique propre. Les communautés saproxyliques présentes dans des habitats similaires d'arbres de la même espèce, mais sur des sites différents, se différencieront en fonction des différences climatiques régionales. Des habitats analogues situés dans des arbres d'essences différentes poussant ensemble porteront aussi des complexes différents d'organismes saproxyliques, selon l'espèce d'arbre considérée. Ces différences atteignent leur apogée entre les arbres à feuilles caduques et les conifères. Chaque élément physique, par exemple une branche morte, peut abriter des espèces saproxyliques différentes en fonction de sa taille et de son emplacement sur l'arbre. Dans un site donné, ces différences sont dictées par le régime hygrométrique et des températures du microclimat de l'élément en cause, ainsi que par son caractère biotique. A un moment, celui-ci dépend autant du type de saproxyles qui ont occupé précédemment le bois mort, que d'autres facteurs. Ainsi, les communautés saproxyliques présentes dans différentes parties de l'arbre peuvent se différencier toujours plus au fur et à mesure du processus de décomposition. De même, les communautés saproxyliques que l'on trouve dans du bois mort à terre diffèrent de celles habitant sur des arbres vivants. Dans de nombreux cas, au moment où un vieux arbre, finalement, meurt et s'abat, l'essentiel de sa substance a déjà été traitée par des organismes saproxyliques. De même, Swift et coll. (1976) ont montré que les branches mortes d'arbres vivants sont déjà largement décomposées lorsqu'elles tombent au sol.

3.2.1 Ecorce et zone subcorticale

Il y a des invertébrés saproxyliques qui ne vivent que dans l'écorce des vieux arbres, et de nombreux autres que l'on ne trouve que juste sous l'écorce, dans la zone subcorticale. Ils ont souvent un trait particulier en commun - une morphologie dorso-ventrale aplatie. Les larves de coléoptères pyrrhocoridés et les hétéroptères aradidés à tous les stades de leur développement en offrent de bons exemples (fig. 3.5). Plusieurs espèces d'aradidés sont circonscrites à des habitats subcorticaux sur des arbres qui ont été détruits par le feu, notamment aux espèces *Pinus* carbonisées. Un des champignons à taches bleues des conifères, *Ceratocystis minor*, contribue à accroître l'accessibilité à la zone subcorticale pour d'autres organismes saproxyliques par le biais des "coussins" qu'il forme au cours de son processus de fructification. Ces coussins séparent d'abord le sylème du phloème, puis ouvrent l'écorce, ce qui fait non seulement de la place pour le développement des organes fructifères mais crée par là même des accès au subcortex. Les insectes saproxyliques qui perforent l'écorce pour atteindre le bois sous-jacent créent par là même des accès au subcortex.

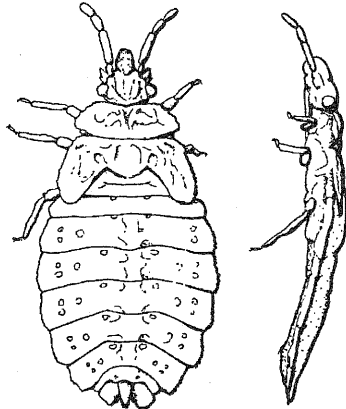


FIG. 3.5: *Aradus*, nymphe / larve

Certains insectes saproxyliques, comme *Carabus intricatus*, sont tributaires de l'écorce lâche des arbres morts, autant pour s'abriter que pour se nourrir. Ce coléoptère se spécialise aussi dans la prédation de mollusques qui s'abritent dans les cavités subcorticales. Différentes araignées ont spécifiquement un habitat subcortical. Parmi les plus grandes d'entre elles, on peut citer *Araneus umbraticus* et *Segestria florentina*. Un autre groupe d'arachnides comprenant plusieurs espèces en grande partie circonscrites à la zone subcorticale est celui des Pseudoscorpions.

La zone subcorticale d'un arbre abattu, qui a conservé son écorce, se caractérise par une humidité plus uniforme et plus élevée qu'en cas d'absence de l'écorce, ce qui lui permet d'entretenir une faune plus diverse que sur du bois écorcé. Dans une forêt autrement trop sèche en certaines saisons pour les héberger, des organismes comme des mollusques peuvent pulluler sous l'écorce de ce bois. En hiver, la zone subcorticale présente aussi un intérêt non négligeable en ce qu'elle offre des sites d'hibernation. Inévitablement, certaines espèces exploitent de telles concentrations de nourriture potentielle. Une mouche prédatrice d'escargots, *Pherbellia annulipes*, est très rarement éloignée de rondins en voie de décomposition dans d'anciennes forêts de hêtres (*Fagus*).

La sève qui s'épanche à travers l'écorce offre une zone particulière d'habitat. Les coulées de sève sur des arbres moribonds, qu'elles soient dues à une lésion mécanique, fongique, ou à l'action perforante d'autres organismes saproxyliques, sont habitées par une faune spécialisée, comprenant notamment les larves de divers Diptères (exemple: cératopogonidés, drosophilidés, *Aulacigaster*, etc.) et coléoptères (exemple: le genre buprestidé *Epurae*).

3.2.2 Bois mort et bois partiellement décomposé

La catégorie la plus aisément identifiée d'espèces saproxyliques comprend celles dont les larves se nourrissent directement de bois mort ou partiellement décomposé, dont des exemples spécifiques sont fournis par les buprestidés, les coléoptères longicornes (Cerambycidés) et certains élateres (Elateridés). On trouve les galeries de ce type d'insectes dans les rameaux, branches, troncs, souches, rondins et racines. *Prionus coriarius* fournit l'exemple d'un grand cérambycidé dont les larves rongent les racines des arbres. Par contraste, les larves du cérambycidé *Mesosa nebulosa* vivent dans les branches mortes de chênes vivants. De même, les larves de différentes espèces *Anthaxia* se développent sous l'écorce de conifères, tandis que celles de certaines des espèces d'un autre genre de bupreste, *Agrilus*, se développent dans les rameaux et les petites branches mortes de divers feuillus. Nombre des beaux élateres rouges du genre *Ampedus* ne peuvent être trouvés que sous forme de larves dans le bois rouge-brun, poudreux, de rondins préalablement attaqués par des champignons de rouille. Les larves de certains d'entre eux sont prédatrices de celles d'autres coléoptères saproxyliques que l'on trouve dans cet habitat, d'autres utilisent le bois partiellement décomposé lui-même. Dans le bois de conifères détruits par des incendies de forêts, on trouve les larves du bupreste *Melanophila cyanea*. Dans les forêts chaudes et sèches situées en bordure méridionale de l'Europe, les racines mortes et les souches d'arbres peuvent être détruites par l'activité de l'une des quelques espèces de termites indigènes de cette région.

Le bois mourant et mort d'arbres fraîchement abattus par le vent est rapidement colonisé par des organismes saproxyliques primaires. Même ce substrat relativement homogène est différencié en une série d'habitats définis par des variations dans le microclimat du bois. Des rondins dont une extrémité est exposée au soleil sans toucher le sol peuvent développer trois types de faune: le premier dans la portion surélevée exposée au soleil - exemple: buprestes comme *Chrysobothris* -, le deuxième dans la partie supérieure plus fraîche de la portion ombragée - exemple: cérambycidé *Monochamus* -, et un troisième dans la partie inférieure, en contact avec le sol et plus humide, de cette même fraction - exemple: cérambycidé *Asenum* (voir Graham, 1925). Dans le bois humide, partiellement pourri d'arbres morts abattus depuis plusieurs années vivent les larves de certains des plus grands diptères tipulidés européens, y compris celles de l'espèce noire et jaune, d'aspect exotique, *Ctenophora*. Sous l'écorce de conifères en voie de décomposition mais encore debout, bien que morts depuis longtemps, on peut trouver aussi bien des adultes que des larves des trois coléoptères rhysodidés connus en Europe. Nombre des organismes saproxyliques trouvés dans le bois mort de ces fûts sont absents du bois couché à terre, et réciproquement (fig. 3.6 à 3.11). De même, les faunes de rondins en voie de décomposition sont-elles différentes selon qu'ils sont humides ou secs. Un cas extrême est constitué par la faune du bois abattu et partiellement immergé.

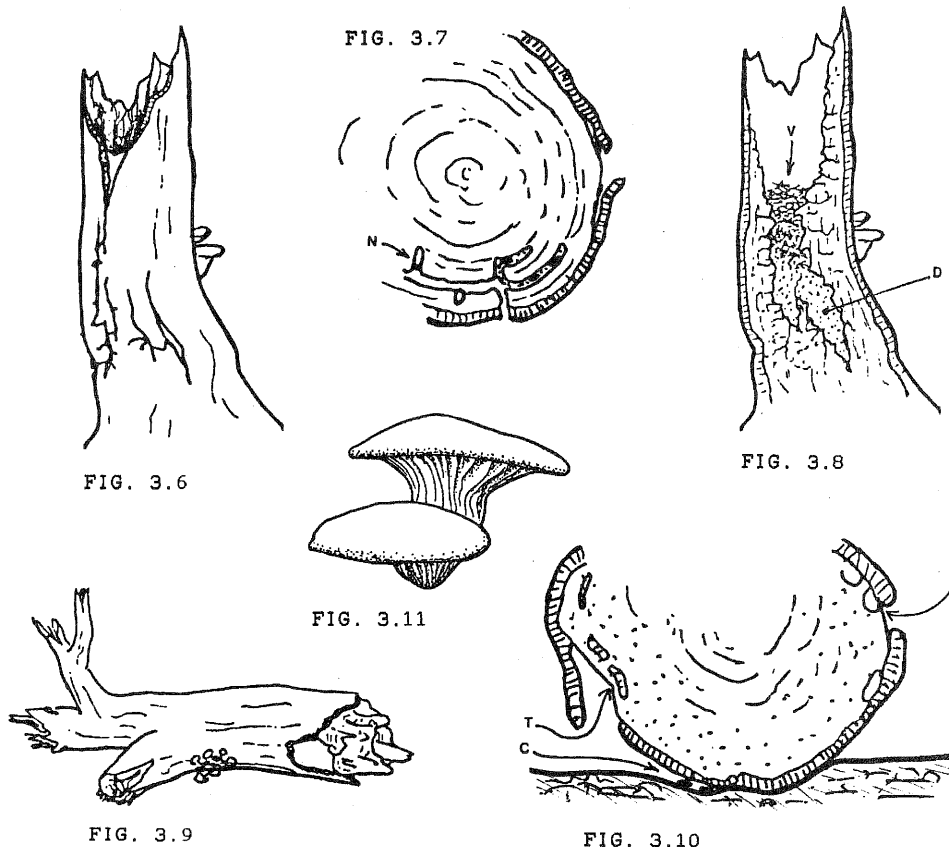


Fig. 3.6 - 3.11

Les troncs morts qui restent sur pied ("chandelles", fig. 3.6) sont plus secs que les troncs tombés à terre. Les travaux des coléoptères (fig. 3.7) dans le bois sec fournissent des sites de nidification (N) pour les guêpes crabonidés. Le bois humide (fig. 3.10) peut nourrir des larves des tipulides (T) et servir d'abri à d'autres insectes. Des mollusques et des coléoptères (C) utilisent des morceaux de bois morts pour s'abriter. Les cavités dans une chandelle sont d'habitude sèches (fig. 3.8), avec une partie centrale de sciure de bois (D) couverte d'une couche des fragments de bois (V), feuilles et branches. Ce matériel constitue l'habitat de plusieurs saproxyliques secondaires. D'autres dépendent des champignons saproxyliques ou ses organes frugifères.

On observe une nette succession dans l'occupation, par les organismes saproxyliques, du bois en décomposition, laquelle dépend principalement du stade de décomposition atteint. Cette question est analysée de façon plus approfondie au chapitre 4, section 4.3. La plupart des invertébrés qui occupent de façon spécifique le bois en décomposition se raréfient au fur et à mesure que la phase d'humidification (voir 4.3.3) prédomine. Mais il y en a quelques-uns, notamment les larbes d'élatères, comme *Anostirus parumcostatus*, qui ont une prédilection pour le bois bien humidifié.

L'activité perforante de nombreux grands organismes saproxyliques, comme les larbes de guêpes du bois et de coléoptères cérambycidés, rend manifeste leur présence. Mais il existe une multitude de petits invertébrés saproxyliques dont le rôle de destruction du bois mort et en décomposition est au moins aussi important, notamment les membres de familles particulières d'Acariens, comme les Phthiracaridés, ou acariens du buis, et les nématodes rhabditoïdes. Comme avec nombre de variétés plus grande, les besoins d'habitat de ces différentes espèces d'acariens perforants, etc., peuvent être assez subtils (voir Trave & Duran, 1971) et susciter la création de communautés complexes (Athias-Binche, 1977, 1979; Wallwork, 1974). Certains invertébrés hôtes de vieilles forêts creusent le bois mort pour se ménager des nids plus que pour se nourrir. La superbe abeille semi-coloniale *Xylocopa violacea* en est un exemple, qui choisit des branches mortes à cette fin. Certaines espèces de fourmis, particulièrement du genre *Camponotus*, font une utilisation analogue du bois tombé. D'autres fourmis, notamment *Lasius brunneus* et *L. Fuliginosus*, font leur nid dans le bois mort d'arbres vivants. Dans les vieux arbres, leurs nids peuvent être immenses et abriter toutes sortes de commensaux et de prédateurs. Les larbes du fourmi-lion *Dendroctonus pantherinus* ne s'établissent que dans de vieux arbres, en association avec ce type de fourmis arboricoles. Les larves d'une mouche-soldat, très particulière et aujourd'hui extrêmement rare, *Clitellaria ephippium*, sont presque toujours trouvées en association avec la fourmi *Lasius fuliginosus* qui de façon très caractéristique, fait son nid à la base d'arbres anciens, bien qu'on la trouve parfois ailleurs.

3.2.3 Caries

Les caries et crevasses des arbres se développent sous l'action conjuguée de champignons, d'invertébrés et de micro-organismes qui traitent le bois mort. Toute crevasse présente sa faune propre, laquelle est constituée des organismes qui l'ont provoquée - et qui continuent à l'agrandir -, d'autres qui arrivent pour les dévorer et d'autres encore qui utilisent les habitats créés dans la crevasse par l'accumulation de débris et des déjections de la communauté saproxylique toujours plus diverse. Chaque type d'organisme saproxylique occupe sa propre niche dans l'environnement de bois mort ainsi diversifié (fig. 3.12). Certaines caries seront sèches, d'autres humides. Pour certaines, l'eau de pluie ruisselant le long du tronc s'accumule, mélangée à des exsudations, et forme des flaques d'eau qui persistent toute l'année ou pendant sa plus grande partie (fig. 3.13). Entre les différentes crevasses d'arbres, chaque espèce saproxyliques se trouvera là où les conditions de l'environnement physique lui conviennent (fig. 3.14 - 3.15). Des crevasses très importantes peuvent se développer dans le tronc de vieux arbres vivants, évitant une section du tronc.

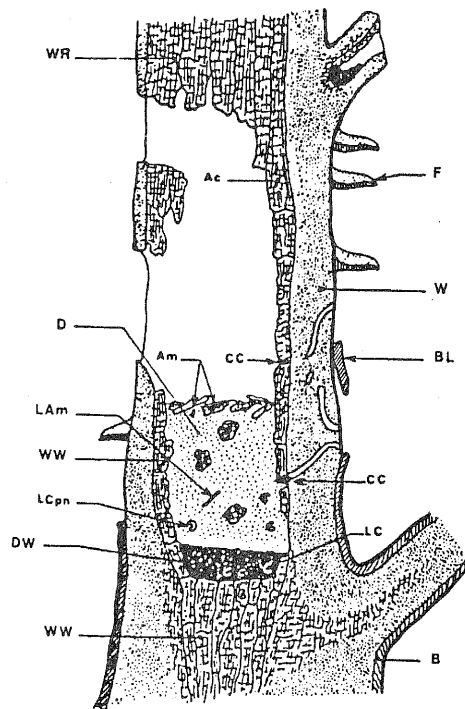


Fig. 3.12

Partie morte d'un arbre comportant une vaste cavité dans le tronc et répartition des larves de diverses espèces saproxyliques. Les larves d'élatéridés (Am) et de cétonides (LC) se déplacent au moment où elles vont se transformer en nymphes (LAm, LCpn). Les larves des deux espèces d'élatéridés représentées (Ac, Am) occupent différents types de bois pourris.

- Ac = *Ampedus cardinalis*, larve
- Am = *A. megerlei*, larve
- B = écorce
- BL = écorce partiellement détachée
- CC = cellules de nymphes de larves de cétonides
- D = poussière de bois sèche
- DW = poussière de bois humide glutineux
- F = *Polyporus sulphureus*
- LAm = *A. megerlei*, prépupe
- LC = larve de cétonide
- LCpn = prépupe de cétonide
- W = bois mort
- WR = bois pourri rouge (attaqué par des champignons lignicoles)
- WW = bois mort pourri rouge, humide (d'après Lablokoff, 1943)

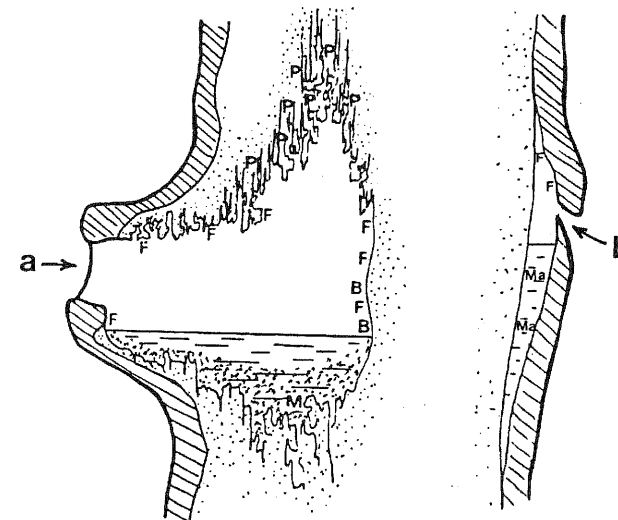


Fig. 3.13

Cavités emplies d'eau et répartition de certaines larves de diptères.

- a. Cavité humide à grande ouverture vers l'extérieur. Le bois humide du plafond, attaqué par des champignons saproxyliques, est habité par des larves de *Phaonia* (P), et la paroi située au-dessus du niveau de l'eau est habitée par des larves de *Brachyopa* (B) et de *Fannia* (F), tandis que la poche emplies d'eau contient des larves aquatiques de cératopogonides et de *Myathropa* (M).
- b. Dans la poche sous-corticale accessible par une étroite fissure dans l'écorce se trouvent des larves de *Fannia* (F) sur les parois et de *Myolepta* (Ma) dans l'eau.

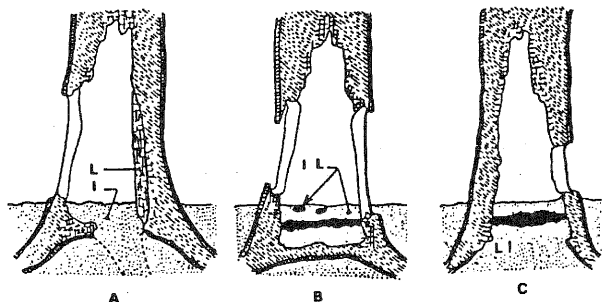


Fig. 3.14

Types de cavités sèches trouvées à la base des vieux hêtres (*Fagus*), montrant des larves de certaines espèces d'élatéridés dans différentes situations.

- A = arbre comportant une cavité sèche
 B = arbre comportant une cavité humide
 C = arbre dans la cavité duquel se trouve une couche
 I, L = larves d'élatéridés; les zones noires sont constituées par une poussière de bois humide

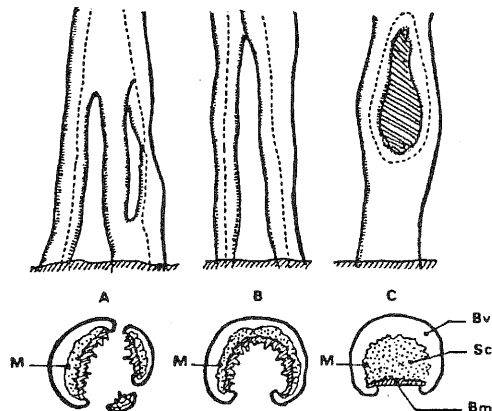


Fig. 3.15

Les larves d'autres espèces préfèrent les parois de cavités. Si la cavité est ouverte (A, B), il n'y a qu'une mince couche de poussière de bois, recouverte d'un écran protecteur formé par du bois mort et laissé sur place par les saproxyliques. Fermée (C), elle est entièrement remplie de poussière de bois et obturée par un fin bouchon de bois mort.

- Bm = bois mort Sc = poussière de bois M = larves d'élatéridés
 (d'après Iablokoff, 1943, & Leseigneur, 1972)

Un des endroits les plus propices à l'apparition de crevasses des arbres est là où une branche s'est rompue près du tronc. Les caries sèches ont une faune différente de celle des caries humides et, habituellement, les parois, le plafond et le plancher d'une carie sont respectivement utilisés par des assemblages très différents d'organismes (fig. 3.12 à 3.15). Dans les caries renfermant de l'eau stagnante, il se développe des espèces parvenues à un stade d'évolution totalement aquatique, qui se sont spécialisées pour exploiter cet environnement particulier et qu'on ne trouve pas ailleurs. Les larves diptères des genres syrphidés *Callicera* et *Mallota*, ainsi que de divers moustiques, en sont des exemples. La faune des caries comprend des prédateurs et parasites spécialisés, qui dépendent des autres hôtes de celles-ci. Ainsi, les larves de mouches du genre dolichopodidé *Systemus* sont pratiquement circonscrites aux flaques de caries, où elles dévorent les larves de mouches cératopogonidés.

Dans les conditions forestières naturelles, un élément type de la faune des troncs creux secs est l'abeille, *Apis mellifera*, qui a dû largement dépendre des arbres creux pour construire ses nids dans la plus grande partie de son aire de distribution européenne. Mais si l'homme ne lui avait pas fourni des ruches artificielles, l'abeille aurait aujourd'hui pratiquement disparu de la quasi-totalité du continent européen, tout comme les autres invertébrés dépendants des vieux arbres. Un autre aculé construisant son nid dans les cavités des arbres, le frelon *Vespa crabro*, a certainement régressé en même temps que les forêts.

La hauteur par rapport au sol et la taille de l'entrée d'une cavité d'arbre peuvent l'une et l'autre affecter la constitution de sa faune, indépendamment de facteurs plus évidents comme le degré de sécheresse ou l'essence d'arbre considérée. Les caries à eau stagnante sont en grande partie circonscrites aux arbres âgés vivants et, bien qu'elles puissent subsister dans des fûts, c'est rarement pour longtemps.

3.2.4 Champignons saproxyliques

Les interactions entre champignon saproxylique et invertébré peuvent se limiter à l'utilisation par l'invertébré de l'accès créé par l'activité du champignon à la substance de l'arbre, ou inversement. Mais, pour de nombreux invertébrés saproxyliques, le bois évidé et partiellement décomposé par l'attaque des champignons est l'habitat de prédilection, à la fois espace vital et source de nourriture. D'autres se nourrissent des hyphes et des organes frugifères des champignons. A certains, ces organes frugifères eux-mêmes offrent à la fois abri et nourriture. Tel est le cas en particulier des Polyporacées, dont les importantes basides - les organes fructifères - offrent un environnement autonome à des communautés très complexes d'organismes. Les mouches cécidomyies, drosophiles, kéroplates et lonchaeas, les coléoptères cisidés et mycétophages, les hétéroptères aradidés, tous ces organismes et leurs prédateurs et parasites associés utilisent comme habitat des champignons saproxyliques. Les larves de la plus grande kéroplate européenne, *Keroplatus tipuloides*, aujourd'hui excessivement localisée dans sa distribution européenne, vivent sous les basides de *Fomes fomentarius*, dont elles dévorent les spores. Le coléoptère cisidé *Cis boleti* vit dans les basides de *Polystichus versicolor*, tandis que *C. bilamellatus* préfère *Polyporus betulinus*. En fonction de ces préférences, des assemblages très différents d'espèces peuvent arriver à habiter des arbres morts voisins dans la même forêt (voir, par exemple, Paviour-Smith, 1960). Tout comme il y a des champignons saproxyliques qui se spécialisent dans l'utilisation de branches mortes, et d'autres qui préfèrent les racines mortes, ou la couche de cambium, ou le cœur du bois (voir Frankland et autres, 1982, Plank, 1983), il y a aussi des invertébrés saproxyliques qui exploitent les caractéristiques fongiques de chacune de ces parties de

l'arbre. Les interactions entre champignons et invertébrés sont, dans certains cas, devenues extrêmement complexes, la morphologie de certains coléoptères s'adaptant spécifiquement au stockage de champignons symbiotiques qui sont alors transportés par l'insecte partout où il va, ce qui lui permet d'établir des colonies de son symbiote chaque fois qu'il crée lui-même une nouvelle colonie. Plusieurs champignons saproxyliques se sont, eux aussi, adaptés pour maximiser leurs chances d'être transportés vers un nouvel habitat par des invertébrés saproxyliques, un procédé fréquent étant le développement de spores adhésifs qui se fixent sur les invertébrés par contact.

3.2.5 Les ouvrages d'autres organismes saproxyliques

Pour une multitude d'autres espèces, les galeries et cavités remplies de débris résultant des activités d'organismes saproxyliques primaires représentent des voies d'accès facile au cœur des réserves de leur nourriture préférée. Certains insectes, comme les coléoptères cléricides, se repaissent des autres occupants des galeries. D'autres préfèrent les fragments de bois partiellement dénaturés représentés par les déjections des organismes saproxyliques primaires, ou certains champignons et micro-organismes poussant aussi sur ces fragments de bois, ou des champignons qui ont eux-mêmes utilisé ces galeries pour avoir accès au bois et se répandent depuis les cloisons des galeires dans le bois environnant. Des arbres abritant de fortes colonies du gâte-bois *Cossus cossus*, ou du cérambycidé *Cerambyx cerdo*, développent diverses communautés d'organismes saproxyliques secondaires tributaires du forage effectué par les larves de ces insectes. Ces galeries ont aussi une importance critique pour la survie d'une série de résidents plus temporaires, qui les utilisent comme sites d'hibernation pour passer les mois d'hiver (voir, par exemple, Larkin & Elbourn, 1964). En été, ces mêmes cavités peuvent être intéressantes comme sites de nidification pour certaines guêpes et abeilles, avec l'entourage de parasites et prédateurs qui en dépendent comme la mouche du genre *Eustalomyia*.

Les activités des organismes saproxyliques secondaires aboutissent à la production d'habitats adoptés à d'autres espèces encore, et ainsi de suite jusqu'à la production d'un humus d'arbre. Au cours de ce processus, les assemblages d'organismes saproxyliques qui se constituent dans des arbres voisins ou même dans des parties adjacentes du même arbre, peuvent être sensiblement différents les uns des autres.

3.2.6 Humus d'arbre

Progressivement, au fur et à mesure qu'il est utilisé par une succession d'organismes saproxyliques invertébrés, fongiques et microbiens, le bois mort est transformé en une fine poussière brun-rouge, très justement dénommée humus d'arbre (Kelner-Pillault, 1967). Humide, ce terreau a une texture sableuse lâche qui se transforme en une pâte légèrement collante lorsqu'il est très mouillé. Lorsqu'il atteint ce stade, un rondin en décomposition sur le sol de la forêt est habité par des organismes de la couche superficielle et de la couche d'humus du sol, ainsi que par des organismes propres au processus de décomposition du bois lui-même.

Sur un arbre vivant, l'humus d'arbre commence à s'accumuler dans les cavités presque dès leur création. Mais les crevasses ouvertes sur l'extérieur (ce qui est le cas de nombre d'entre elles, notamment des plus grandes) contiennent un mélange plus hétérogène de matériaux que celui qu'on trouve enfermé sous l'écorce d'un rondin pourrissant sur le sol d'une forêt. Minés par des larves de coléoptères perforants, des morceaux

de bois à peine dégradés tombent dans ces cavités. Le vent y entraîne chaque année une partie des feuilles mortes de la forêt. Des brindilles, noix, et fragments d'écorce y tombent. Toutes sortes de débris végétaux et animaux peuvent y être apportés par des oiseaux nichant dans les trous des arbres. Une masse hétérogène d'humus d'arbre, épaisse de plus d'un mètre, structurellement plus variée et riche en éléments nutritifs qu'un rondin en décomposition peut de cette façon remplir une importante crevasse dans un vieux arbre. Dans des feuillus comme le noisetier et le chêne, les couches supérieures de ce type de matériau offrent un habitat à des espèces comme le ténébrionidé *Helops coerulea*, le coléoptère cucujidé *Prostomus mandibularis* et les larves de hannetons comme *Gnorimus octopunctatus*. Dans les couches plus profondes de ce matériau vivent les larves d'élatères, y compris l'espèce *Cardiophorus* et *Elatér ferrugineus*. Dans des conditions équivalentes de l'humus des hêtres, vivent les larves des hannetons *Gnorimus nobilis* et *Osmoderma eremita*, tandis que l'on trouve dans les pins le lycidé *Dictyoptera aurora*. Ces habitants de l'humus d'arbre comprennent des communautés très particulières qui ne vivent nulle part ailleurs. Elles varient en fonction de l'essence d'arbre en cause, du régime hygrométrique et des températures annuelles de la cavité et de l'âge de celle-ci.

Du bois en état avancé d'humidification est progressivement envahi par des organismes vivant dans le sol, en particulier par des habitants de la couche superficielle. Leurs conditions d'habitat sont étudiées par Wallwork (1970, 1976). Nombre de ces espèces pourraient survivre en l'absence de bois en décomposition.

3.3 Les espèces saproxyliques hors du bois

Il existe des organismes saproxyliques qui passent la totalité de leur cycle de vie dans du bois en décomposition, mais la plupart d'entre eux quittent cet habitat pendant telle ou telle phase de leur vie. Habituellement, c'est la phase adulte qui se passe ailleurs. Le plus souvent, cette phase est celle de la dispersion, étant entendu que c'est la femelle adulte qui va à la recherche de nouvelles réserves de bois dans un état permettant d'approvisionner la génération suivante. Loin du bois en décomposition, les adultes ont des besoins différents d'habitat. En particulier, les adultes de nombre d'espèces d'insectes qui se développent dans le bois ont besoin de fleurs, lesquelles leur fournissent le pollen et le nectar dont ils dépendent pour leur nourriture. Dans de nombreux cas, le pollen est une source vitale de protéines sans laquelle la maturation des oeufs est impossible. Il est probable, bien que non démontré, que la présence de fleurs, notamment d'arbres florifères qui fleurissent au moment où les insectes adultes volent, est aussi capitale pour la survie de diverses espèces saproxyliques que l'existence d'habitats larvaires appropriés dans le bois en décomposition. Les adultes de nombreux coléoptères cérambycidés ne peuvent être facilement trouvés que sur des fleurs, lorsqu'ils butinent.

Les adultes d'autres insectes saproxyliques se nourrissent de coulées de sève, des syrphidés comme certaines espèces *Brachyopa* et *Sphiximorpha subessilis* étant rarement vus ailleurs. Les grands adultes velus, d'aspect assez inquiétant, des asilidés *Laphria ephippium*, *L. flava* et *L. gibbosa*, dont les larves dévorent d'autres espèces saproxyliques dans le bois en décomposition restent des prédateurs au stade adulte. Mais l'habitat des adultes est la forêt de haute futaie, où ils se tiennent à l'affût immobiles sur un tronc d'arbre, jusqu'à ce que quelque malheureux insecte vole à proximité. D'un coup d'aile rapide, ils s'emparent alors de leur proie dans l'air et le dévorent.

Des membres plus temporaires de la communauté saproxylique sont les organismes qui, comme le carabidé Pterostichus oblongopunctatus, sont tributaires du bois mort pour leurs sites d'hivernation, mais le délaissent à d'autres moments de l'année. P. oblongopunctatus fouille dans la couche superficielle du sol des forêts. Le frelon (Vespa crabo) qui hiberne sous les écorces lâches, fait également son nid dans des arbres creux. Les différentes espèces de guêpes (Vespula) que l'on trouve souvent hibernant de cette façon ne nichent pas habituellement dans les arbres mais près du sol en terrain plus découvert.

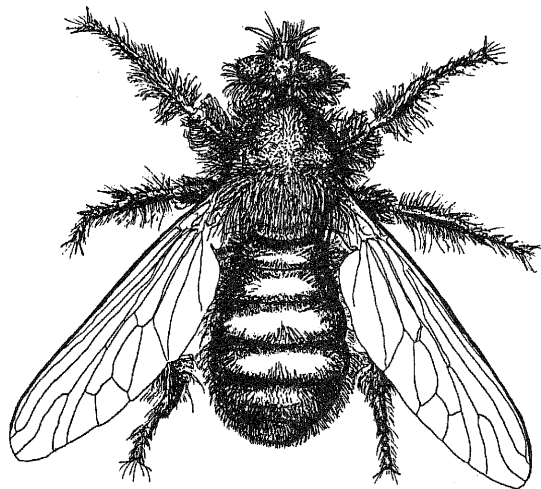


Fig. 3.16

Laphria ephippium.

Ses larves vivent dans le bois sec des hêtres (Fagus) morts qui restent debout, ou elles sont prédatrices des larves d'autres insectes

4. LE ROLE DES INVERTEBRES SAPROXYLIQUES

4.1 Le cycle écologique

Un trait d'importance fondamentale pour la biosphère est que l'énergie et les éléments nutritifs introduits dans un écosystème par l'action de plantes photosynthétiques sont réutilisés plusieurs fois avant de finalement se perdre ou de prendre une forme inutilisable. Le processus de recyclage de l'énergie et des éléments nutritifs, communément appelé "cycle écologique" peut être commodément subdivisé en trois secteurs d'activité. Le premier, celui de la production primaire, est le domaine des plantes photosynthétiques, sous l'action desquelles le cycle est entamé. Le deuxième secteur, celui de la production secondaire, est le domaine de nombreux animaux, vertébrés et invertébrés, qui transforment le tissu végétal vivant en tissu animal et, par une action prédatrice, utilisent et réutilisent l'énergie et les éléments nutritifs qui y sont contenus pour produire d'autres tissus animaux. Le troisième secteur, celui du recyclage, est le domaine d'une multitude d'organismes, dominés par les invertébrés, champignons et micro-organismes. Par commodité, on pourra qualifier l'ensemble de ces organismes de saprophages. Par le biais de leur activité, l'énergie et les éléments nutritifs contenus dans des tissus animaux et végétaux morts, ou des déjections animales, sont réintroduits dans le cycle écologique sous forme de saprophages vivants. Ils interviennent aussi pour réintroduire dans ce cycle d'autres éléments nutritifs extraits des produits de décomposition qu'ils n'utilisent pas eux-mêmes, sous forme de substances chimiques organiques et inorganiques absorbées par les plantes. Parmi les saprophages vivant dans les forêts, on trouve les espèces saproxyliques.

4.2 Le recyclage de l'énergie et des éléments nutritifs dans les forêts

Une particularité des forêts est que plus de 30% de la biomasse végétale produite chaque année prend la forme de tissu durable, ligneux. Cette situation contraste vivement avec celle existant dans les prairies où seulement une infime fraction de la biomasse végétale produite une année survit l'année suivante. Le recyclage de tissus ligneux pose des problèmes particuliers aux saprophages, d'où l'apparition de la faune et de la flore saproxylique spécialisées sur lesquelles nous axons notre attention dans le présent rapport.

Dans la forêt naturelle, les arbres autrement enlevés par l'action des hommes meurent tous sur place, et les éléments nutritifs et l'énergie qui les constituent retournent dans l'écosystème forestier sous l'action des organismes saproxyliques. On a peine à imaginer ce cycle dans l'Europe actuelle où on ne trouve guère de forêt dans laquelle une proportion importante des arbres sur pied sont laissés à une mort naturelle et à une décomposition sur place. Dans une des rares forêts où les arbres ont pu mourir sans intervention humaine, Dajoz a estimé, en 1974, qu'il y avait 6 tonnes de bois mort par hectare. Les conséquences à long terme de l'exportation répétée d'éléments nutritifs et d'énergie hors de l'écosystème forestier, par l'abattage des arbres au moment jugé opportun pour la récolte, semblent mal comprises. Les effets néfastes sur la structure de la couche de terreau des sols forestiers sont reconnus (voir Agren, 1986) et on redoute l'acidification croissante de leurs horizons supérieurs en général.

Les tissus ligneux d'un arbre moribond ne se présentent nullement comme un ensemble homogène pour un organisme saproxylique, et on étudiera au chapitre 4 la multiplicité d'habitats, chacun doté de sa propre faune saproxylique, qui peuvent être représentés parmi les arbres d'une forêt. Il est intéressant de relever qu'aucun animal vertébré n'a développé l'utilisation du bois mort comme source de nourriture, de telle sorte que les invertébrés, champignons et micro-organismes sont pratiquement les seuls organismes intéressés. On peut signaler un petit groupe de saproxyliques vertébrés, les Pycnophages, les pics, représentés en Europe par une dizaine d'espèces. Dans le complexe saproxylique des forêts d'Europe, ils jouent le rôle de prédateurs spécialisés des insectes xylophages, et la rareté de certains pics aujourd'hui en Europe reflète l'ampleur de la disparition de certaines populations d'invertébrés saproxyliques.

Malheureusement, la plupart des estimations sur la contribution apportée au budget énergétique et nutritif d'une forêt par le recyclage du bois mort sont fondées sur des données recueillies dans des exploitations forestières commerciales, lesquelles n'ont que peu de points communs avec la forêt naturelle en raison des quantités minimes de bois mort disponibles pour le recyclage. Néanmoins, à partir de chiffres fournis par Swift (1977), on peut conclure que, dans la forêt naturelle, la quantité d'éléments nutritifs végétaux recyclés chaque année par l'activité des organismes saproxyliques est, grosso modo, équivalente à la moitié de la quantité recyclée par le biais de l'effeuillage annuel. Mais, contrairement aux éléments nutritifs recyclés par l'effeuillage annuel, les nutriments recyclés par l'action des organismes saproxyliques ne reviennent pas rapidement vers les racines des végétaux pour être réutilisés par la végétation forestière. Au contraire, ils sont incorporés dans la biomasse saproxylique, par laquelle ils peuvent passer à plusieurs reprises sous l'action des membres prédateurs ou mycétophages du complexe saproxylique. De manière analogue, les organismes saproxyliques peuvent être absorbés dans le secteur de production secondaire. Le passage de nutriments d'un arbre mort à des invertébrés saproxyliques n'assure pas seulement leur recyclage et leur retour dans l'écosystème, il permet aussi, grâce à la mobilité des invertébrés, leur dissémination dans toute la forêt; sans eux, ces nutriments resteraient concentrés là où l'arbre est mort.

Les faibles concentrations de nutriments disponibles dans le bois, associées au fait qu'à un moment donné on ne peut y trouver qu'une faible densité d'organismes saproxyliques, expliquent que l'on ait sous-estimé la biomasse saproxylique qu'il peut entretenir. En réalité, à cause de sa haute teneur en énergie, le bois offre une source de nourriture suffisante à la survie pendant de longues périodes, tandis que les organismes saproxyliques recherchent les nutriments propres à achever leur développement (de façon caractéristique, ces organismes ont ralenti leurs cycles de vie en conséquence), et que leurs activités permettent de rendre mutuellement accessibles, tant physiquement que chimiquement, davantage d'éléments nutritifs qui y sont enfermés (Dowding, 1976). Ainsi, plusieurs générations d'organismes saproxyliques se succèdent dans le même fragment de bois, totalisant ensemble une biomasse bien supérieure à celle que l'on peut observer à aucun moment dans cette succession.

4.3 Le processus de décomposition du bois

Bien que la présence de tel ou tel organisme saproxylique dépende de nombreux facteurs, le processus de décomposition qui se produit dans un rondin, une branche ou une racine de presque tout arbre évolue en général de façon identique, quelles que soient les circonstances. On peut déceler trois phases dans ce processus:

- la phase de colonisation, au cours de laquelle le bois est envahi par des organismes saproxyliques primaires, qui utilisent le bois intact;
- la phase de décomposition, au cours de laquelle les organismes saproxyliques primaires sont rejoints par une cohorte d'organismes saproxyliques secondaires, lesquels utilisent le produit des activités des premiers pour se nourrir, ou qui se nourrissent d'autres organismes saproxyliques;
- la phase d'humidification, pendant laquelle les organismes saproxyliques sont progressivement remplacés par des organismes vivant dans les sols, dont la plupart se nourrissent des bactéries et des microchampignons qui jouent un rôle prédominant dans l'humidification du bois.

L'aperçu donné ici du processus de décomposition est en grande partie fondé sur Dajoz (1980) et Frankland et coll. (1982). Une relation de la série de phénomènes se produisant dans le bois de différents arbres en milieu naturel est fournie respectivement par Dajoz (1966, 1977), Derksen (1941), Kelner-Pillaut (1967), Krogerus (1927), Palm (1951, 1959) et Schimitschek (1953-1954), qui ont mené leurs études dans des forêts abritant une faune saproxylique hautement différenciée. D'autres rapports, fondés sur des sites moins appropriés, sont difficiles à interpréter. Ainsi, Wallace a étudié, en 1953, la décomposition de souches de pins dans un site distant de plusieurs centaines de kilomètres du bois de conifères indigènes le plus proche et dans une partie de l'Europe dont la plupart des organismes saproxyliques hôtes de conifères sont absents. De même, Fager (1968) et Larkin & Elbourn (1964) ont effectué des travaux sur la décomposition du chêne dans des bois dont étaient absents la quasi-totalité des organismes saproxyliques du chêne.

4.3.1 La phase de colonisation

Dans la phase de colonisation, les arbres affaiblis ou morts depuis peu sont envahis par certains coléoptères saproxyliques dotés d'une aptitude à digérer la cellulose et de mâchoires assez fortes pour leur permettre de tailler des galeries à travers l'écorce et dans le bois encore dur. D'autres parmi ces pionniers se spécialisent dans l'utilisation du contenu cellulaire du cambium et de l'aubier de l'arbre, juste sous l'écorce, malgré la présence à cet endroit d'éléments du système de défense chimique de l'arbre, toujours actif. Les acariens xylophages et les champignons font également partie de cette "force expéditionnaire", transportée sur les corps des coléoptères. C'est l'ensemble de ces organismes qu'on qualifie commodément d'"organismes saproxyliques primaires".

C'est parmi ces organismes saproxyliques primaires que l'on trouve les quelques parasites célèbres de conifères que l'on recense parmi les invertébrés saproxyliques d'Europe. Favorisés par les pratiques forestières qui consistent à implanter de vastes exploitations en monoculture de quelques essences identiques de conifères sur tout le continent, et à planter ces essences de façon si dense que nombre d'entre elles subissent une pression physiologique suffisante pour réduire l'efficacité de leurs mécanismes de défense, un petit groupe d'organismes saproxyliques, parmi lesquels, notamment, le charançon *Hylobius obietis* et certains coléoptères scolytidés, ont considérablement étendu leur aire de distribution. On les trouve désormais pratiquement dans toute exploitation commerciale de conifères. Les scolytidés spécifiques en cause, généralement connus sous le nom de scolytes, sont incapables

d'installer des populations dans des conifères sains mais, dans un arbre malade dont le mécanisme de production de la résine est déficient, ils peuvent s'introduire dans l'écorce et creuser des galeries dans le cambium sans rencontrer de résistance. En l'espace de deux ou trois ans, ils édifient des colonies denses sous l'écorce. Leur activité affaiblit encore plus l'arbre et crée des points d'accès - couramment dénommés par les pathologistes forestiers "poches d'infection" - ainsi qu'un tissu nécrotique susceptible de colonisation par d'autres organismes saproxyliques, tant fongiques qu'invertébrés. C'est ainsi qu'un arbre malade, qui contient néanmoins du bois utilisable, peut être transformé en arbre mort dont le bois est déjà partiellement décomposé et inutilisable. Mais, même les scolytes ne peuvent provoquer des dommages économiquement significatifs que dans une gamme assez étroite de circonstances (Bevan, 1987). Ces scolytidés se distinguent des autres organismes saproxyliques primaires en ce qu'ils ne possèdent ni cellulases ni hémicelluloses qui leur permettraient de digérer des fragments de parois cellulaires des tissus ligneux. En conséquence, leurs activités sont concentrées sur la zone de cambium juste sous l'écorce, où ils trouvent la plus grande diversité de contenu cellulaire pour se nourrir.

La plupart des scolytes transportent avec eux des champignons symbiotiques, dont les champignons à taches bleues des conifères constituent un exemple. Il semble que, pour le coléoptère, le transport du champignon présente essentiellement l'intérêt que celui-ci, en se répandant à travers le bois, crée une réserve commode de tissus mourants dont les larves de l'insecte se nourriront. Mais, dans certains cas, les larves de scolytes utilisent aussi les spores fongiques comme source de nourriture. Dans un cas en Europe, celui des scolytes de l'orme, une alliance impie a été conclue entre l'insecte et le champignon qui permet au premier d'envahir des arbres vivants et sains, à cause de la facilité avec laquelle le champignon peut venir à bout des réactions défensives de l'orme. Les conséquences dévastatrices que cette association entre coléoptère et champignon a eues sur la population des ormes en Europe pendant toute la période postglaciaire ressortent de façon éclatante des relevés polliniques, les ormes plus d'une fois disparaissant pratiquement du spectre pollinique. On a assisté ces dernières années à une résurgence de cette "maladie des ormes subéreux" qui a, à nouveau, anéanti la plupart des ormes européens. Les déprédations causées par ce duo champignon/insecte ont été considérées avec une sorte d'effroi superstitieux par l'opinion publique, tant informée que profane, et bien qu'il soit tout à fait justifié d'affirmer que seule une poignée d'espèces, parmi les milliers d'organismes saproxyliques européens, sont impliquées dans la perpétration de ce "crime contre la nature", cette dévastation des ormes européens vient sérieusement entraver toute tentative visant à améliorer l'image de la flore et de la faune saproxyliques européennes aux yeux du public.

Un autre groupe de scolytes, réunis sous l'appellation de platypodidés, ont compensé leurs limitations digestives en transportant avec eux des champignons symbiotiques qui peuvent digérer le bois plus rapidement. Les larves de l'insecte se nourrissent ensuite du champignon qui envahit les galeries creusées pour elles par les coléoptères adultes. Grâce à ce stratagème, les platypodidés peuvent utiliser l'aubier, en se servant de leurs mâchoires pour creuser profondément dans le bois des galeries et chambres de ponte. Les activités de ces insectes tuent rarement les arbres, mais leurs galeries peuvent ravager le bois et ouvrir des voies d'accès à d'autres organismes. Dans ces conditions, les platypodidés peuvent provoquer des dégâts d'ordre économique dans les exploitations forestières commerciales. Des problèmes analogues peuvent

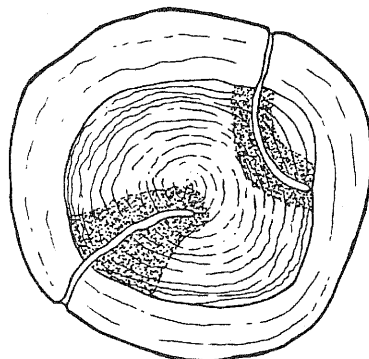
être causés par des espèces du genre cérambycidé *Monochamus*. Les relations symbiotiques existant entre champignons saproxyliques et insectes saproxyliques ont intéressé tant les entomologistes que les mycologues et ont été plus d'une fois étudiées, récemment: voir Crowson (1981), Dajoz (1980) et Dowding (1984).

Les quelques espèces parasites de scolytes ne sont qu'une infime minorité par rapport à toutes les autres qui n'ont aucune importance économique. De même, les scolytidés en tant que groupe ne constituent qu'une infime partie de la faune européenne des invertébrés saproxyliques primaires. Nombre de ces organismes saproxyliques primaires sont des larves de coléoptères, parmi lesquels prédominent différentes espèces de buprestidés et de cérambycidés, dont les larves, comme celles de la plupart des invertébrés saproxyliques primaires, possèdent à la fois des hémicelluloses et des celluloses (voir Daloz, 1968, Parkin, 1940), ce qui leur permet d'utiliser l'aubier et le bois de cœur, ainsi que le cambium. Mais il y a des différences fondamentales entre les hémicelluloses des conifères et celles des feuillus et peu d'espèces saproxyliques primaires possèdent des enzymes capables à la fois de digérer les deux sortes d'hémicelluloses. Il est, en conséquence, particulièrement exceptionnel de trouver une espèce saproxylique primaire qui pourrait vivre dans le bois tant des conifères que des feuillus. De même, vu que le bois moribond ou mort de fraîche date contient une diversité et une concentration maximum de substances chimiques spécifiques à telle ou telle essence d'arbre dont il est dérivé, que certaines de ces substances détournent les organismes saproxyliques tandis que d'autres requièrent un traitement particulier pendant la digestion (Becker, 1971), nombre d'espèces saproxyliques primaires sont considérablement limitées quant à l'éventail des arbres qu'elles peuvent habiter, qu'il s'agisse de conifères ou de feuillus.

Sans aide extérieure, les champignons saproxyliques primaires dépendant des blessures des arbres pour avoir accès au bois. Mais nombre d'entre eux possèdent des spores adhésifs, ce qui leur permet de se faire transporter par des invertébrés saproxyliques. Ceux-ci peuvent se servir de leurs mâchoires pour creuser l'écorce et le bois qu'elle recouvre. Chacun de ces groupes saproxyliques tire parti des points d'entrée créés par l'autre, ainsi que des lésions mécaniques dues aux émondages, au vent, à la neige, à la foudre, etc. Les galeries d'insectes saproxyliques primaires comme les platypodidés, creusées pour protéger les larves, sont moins susceptibles de servir de voies de colonisation que celles creusées par les coléoptères cérambycidés à d'autres fins; en effet, les premiers défendent activement leurs galeries contre les intrus et les champignons déjà installés par eux réduisent les chances d'établissement d'autres champignons. Par contre, les galeries des larves de buprestidés ou de cérambycidés sont des voies d'accès idéales. Des organismes saproxyliques secondaires peuvent s'établir sur les fragments de bois partiellement décomposés abandonnés dans les galeries par l'alimentation des larves de cérambycidés, et les cloisons des galeries sont susceptibles de pénétration par d'autres espèces saproxyliques primaires (voir fig. 4.1). Pendant la phase de colonisation, les contributions faites par les champignons saproxyliques et les invertébrés saproxyliques au processus de décomposition du bois sont, grosso modo, d'ampleur équivalente, bien que dans tel ou tel fragment de bois le rôle joué par une espèce particulière de champignon ou d'invertébré puisse prédominer de façon écrasante.

Fig. 4.1

Décomposition du centre d'un tronc par un champignon qui est entré dans le bois à travers des trous de sortie creusés par un coléoptère saproxylique (d'après Leach et al, 1937)



4.3.2 La phase de décomposition

Les espèces saproxyliques qui sont incapables de creuser elles-mêmes le bois dépendent des organismes saproxyliques primaires pour avoir des points d'accès au bois. De nombreuses autres en sont également tributaires pour traiter le bois et le décomposer partiellement. Un autre groupe, important et divers, présente la particularité de se nourrir, soit d'autres membres du complexe invertébré saproxylique, soit de champignons saproxyliques. Eu égard à leur dépendance à l'égard des organismes saproxyliques primaires pour préparer quelque élément de leur habitat, ces espèces, qu'elles soient saprophages, mycophages, prédatrices ou parasites, peuvent être regroupées dans la catégorie des organismes saproxyliques secondaires.

Avec l'arrivée d'espèces saproxyliques secondaires dans le bois, la décomposition de celui-ci s'accélère et se diversifie, au fur et à mesure que se multiplient les organismes qui travaillent le bois et que le produit partiellement décomposé des activités des espèces saproxyliques primaires est utilisé par des espèces saproxyliques secondaires. Les activités des organismes saproxyliques primaires se poursuivent, ils progressent dans des fragments inutilisés du bois et se multiplient, établissant des populations dans l'éventail de plus en plus large des habitats possibles. Selon un schéma type rapporté par Crowson (1981), Mamaieu (1976) a observé que les scolytides et les cérambycides s'établissent les premiers, suivis par les pyrrhocorides qui sont alors rejoints par le lymexylonides, lesquels sont eux-mêmes suivis par les lucanes. En fonction des circonstances, la durée respective des phases de colonisation et de décomposition varie. Mais dans le bois au départ sain

d'un arbre abattu par le vent par exemple, la phase de colonisation durera en principe deux années environ depuis la chute et la mort de l'arbre, dans la plupart des régions d'Europe. Dans ce même bois, on peut s'attendre à ce que la phase de décomposition dure un peu plus longtemps et qu'elle soit achevée une dizaine d'années après la chute de l'arbre. En l'absence d'invertébrés saproxyliques, la phase de décomposition - opérée dans ce cas par les seuls champignons - durera, selon les estimations, deux fois plus de temps (voir Dajoz, 1980). Ehnstrom (1979) laisse entendre que, dans les climats plus froids de l'Europe du Nord, la phase de décomposition est typiquement beaucoup plus longue et prend plus de 25 ans, même lorsque interviennent à la fois des champignons et des invertébrés.

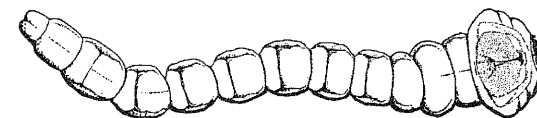


Fig. 4.2

"Saproxylique primaire" : larve d'un buprestide (d'après Viedma, 1963)

Chez les invertébrés saproxyliques, la digestion du bois met en jeu le contenu cellulaire et les composants en cellulose et hémicellulose des parois cellulaires. Mais leur efficacité pour digérer la cellulose et l'hémicellulose laisse à désirer. On a, par exemple, constaté que les larves d'un cérambycidé ne digèrent que quelque 10% du contenu cellulosique (Deschamps, 1954) des matériaux qui transitent à travers leur système digestif. Leurs déjections restent donc riches en cellulose et, puisque par leur mastication les parois cellulaires ont été rompues dans le matériau ingéré, la cellulose restante est plus facilement accessible que la cellulose du bois intact. Dans le cas de l'espèce saproxylique primaire *Cossus cossus*, ou gâte-bois, la digestion de la cellulose est effectuée par des bactéries et des champignons symbiotiques vivant dans l'appareil digestif de la chenille de l'insecte. Ces symbiotes sont également présents dans les déjections de la chenille, bien qu'ils ne se répandent pas dans le bois environnant.

Les coléoptères et leurs larves prédominent généralement dans les phases de colonisation et de décomposition du bois plus ou moins sec et Dajoz (1980) laisse entendre qu'ils peuvent représenter jusqu'à 95 % de la biomasse totale d'invertébrés saproxyliques dans un arbre abattu. Il estime qu'en moyenne, une larve de coléoptère saproxylique consomme au cours de son développement vingt fois son poids à maturité. Une larve de lucane (*Lucanus cervus*), qui pèse environ 1 gramme à maturité, aurait ainsi ingéré une vingtaine de grammes de bois en décomposition. En volume, cela représente un peu plus de 20 cm³ de bois.

Les champignons saproxyliques primaires présentent des différences dans leur action digestive, tout comme leurs homologues invertébrés. Les champignons à taches du bois, y compris ceux à taches bleues (espèce *Ceratocystis*) qui vivent fréquemment en symbiose avec des scolytes (scolytidés), ne digèrent pas la cellulose mais s'attachent au contenu cellulaire. Ils s'attaquent donc surtout aux couches extérieures du bois juste sous l'écorce. En cela, ils présentent un parallélisme étroit avec les scolytes eux-mêmes. Les champignons de pourriture (qui comprennent un assemblage assez hétérogène d'ascmycètes et de *fungi imperfecti*) et ceux de la rouille (qui sont des basidiomycètes) digèrent la cellulose au moyen d'enzymes qu'ils secrètent dans les tissus qu'ils envahissent. Les champignons de rouille sont plus efficaces pour libérer la cellulose des parois cellulaire où elle est enfermée, mais les champignons de pourriture diffusent leurs enzymes plus largement dans le bois au cours du processus. Le résultat net, c'est que les champignons de rouille digèrent en général plus de bois qu'ils ne peuvent en utiliser eux-mêmes et, ce faisant, fournissent une source alimentaire commode à d'autres organismes saproxyliques, y compris à divers invertébrés saproxyliques. L'action de dégradation de la cellulose exercée par les champignons de la rouille est si profonde qu'au terme de cette action il ne reste de la structure qu'une matrice lignée brun-rouge. La présence de produits de transformation de la cellulose dans ce bois suffit à expliquer les concentrations d'espèces saproxyliques secondaires que l'on y trouve, comme les larves d'élatéridés et de lucanes.

Les basidiomycètes, qui comprennent les champignons du blanc, possèdent des enzymes qui peuvent digérer à la fois la cellulose et la lignine, et les produits de décomposition des deux processus sont utilisés par les métabolismes des champignons (Kirk & Fenn, 1982). Les champignons du blanc sont alors pratiquement le seul groupe saproxylique primaire capable de dégrader la lignine. Il existe parmi les organismes saproxyliques secondaires des bactéries capables de dégrader la lignine et les termites entretiennent des populations de protozoaires capables de dégrader la lignine dans leur appareil digestif mais, autant que l'on sache, le seul rôle joué par d'autres invertébrés saproxyliques dans la décomposition de la lignine est un rôle de comminution, la mastication de leurs mâchoires rompant les parois cellulaires et ouvrant ainsi l'accès aussi bien aux champignons qu'aux bactéries.



Fig. 4.3
Saproxylique secondaire : adulte et larve de *Oryctes nasicornis*

Les insectes saproxyliques secondaires propres à la phase de décomposition du bois ont été étudiés par Dajoz (1980). Parmi les organismes directement concernés par la poursuite de la décomposition du bois lui-même, plutôt que par la prédation d'autres espèces saproxyliques ou l'absorption de champignons, il relève la prédominance des larves de coléoptères élatéridés, lucanidés et mélolonthoïdes, et des anisopodidés et tipulidés. Lorsqu'on a étudié ces organismes, on a découvert qu'ils avaient une aptitude à digérer la cellulose, mais relayée le plus souvent par l'action de micro-organismes symbiotiques. Dans certains cas, comme celui du coléoptère lyméxyonilidé *Hylechoetus dermestoides*, des champignons symbiotiques spécialement entretenus à cette fin et libérés dans le bois par l'insecte opèrent l'action digestive nécessaire, les larves se nourrissant ensuite du champignon et du bois. On admet qu'une faible teneur en nitrogène limite considérablement la valeur nutritionnelle du bois, et les organismes saproxyliques primaires sont en général particulièrement efficaces pour extraire tout le nitrogène disponible, en laissant un substrat remarquablement pauvre en nitrogène aux espèces saproxyliques secondaires. Au moins, dans le cas des coléoptères lucanidés et mélolonthoïdes, leurs larves surmontent cette carence en nitrogène en entretenant dans leur appareil digestif des bactéries fixatrices du nitrogène (Dajoz, 1980).

Les prédateurs d'invertébrés saproxyliques primaires et les fongivores qui dépendent des champignons saproxyliques primaires sont plus abondants que les espèces qui réutilisent le bois partiellement décomposé. Certaines espèces saproxyliques secondaires se nourrissent de bois partiellement décomposé la plupart du temps, mais, lorsque l'occasion se présente, dévorent les larves d'autres organismes saproxyliques. D'autres cherchent activement les larves de différentes espèces pour les dévorer mais enrichissent leur régime avec du bois. Les larves d'élatères (Elatéridés) en particulier ont ce type de régime alimentaire et recourent très facilement au cannibalisme lorsque les ressources alimentaires se raréfient.

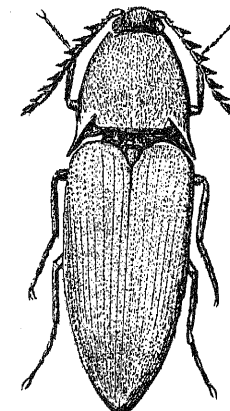


Fig. 4.4
Elater ferrugineus dont les larves sont prédateurs des larves d'autres insectes saproxyliques

4.3.3 La phase d'humidification

Lorsque les réserves de bois inutilisé dans un tronc en voie de dégradation s'amenuisent, il en va de même du nombre des invertébrés saproxyliques primaires et de leurs prédateurs associés. Les espèces saproxyliques secondaires qui utilisent le bois partiellement décomposé lui-même subsistent, leurs cycles de vie s'atténuant au fur et à mesure que la valeur nutritive de leur alimentation décroît. A ce stade, le bois a été transformé en une masse friable brun-rouge, constituée en grande partie des déjections des organismes saproxyliques. Aux espèces propres au bois en décomposition s'en joignent d'autres que l'on peut aussi trouver hors des arbres, dans la couche superficielle du sol. Les podures (Collembola), cloportes (Isopoda), nématodes (Nematoda) et acariens (Acarina) prédominent alors dans la faune d'une grande partie du bois, au bout de deux ou trois ans. La plupart de ces organismes sont microphages, se nourrissant des vrais organismes saproxyliques tertiaires, les bactéries et micro-champignons qui prennent le bois dans la phase finale de sa décomposition, la phase d'humidification. De cette façon, le tronc se transforme essentiellement en une extension de la couche superficielle du sol forestier, sur lequel il tombe en poussière dans les quelques années suivantes.

En réalité, le processus de décomposition du bois se présente rarement bien circonscrit dans le temps et l'espace comme nous venons de le décrire. Car, la plupart du temps, lorsqu'un rondin se décompose, des espèces représentatives de toutes les phases de la décomposition coexistent. Cette observation vaut aussi pour les vastes cavités des troncs qu'il n'est pas rare de trouver sur les vieux arbres: c'est ainsi qu'on trouve à l'occasion des communautés perchées d'organismes vivant dans les sols, à plusieurs mètres au-dessus du sol dans un arbre vivant. Le cours de la décomposition dans des cavités d'arbres humides est manifestement quelque peu différent du schéma généralisé décrit ci-dessus. Les larves d'un grand nombre de diptères différents, dont beaucoup sont microphages, et d'autres prédateurs, sont circonscrites aux cavités d'arbres humides. Cela met en jeu des espèces représentatives d'un éventail étonnant de familles, dont on ne peut cependant guère parler ici car leur rôle dans le processus de décomposition est encore mal défini.

4.4 Espèces saproxyliques et autres organismes

On conçoit traditionnellement l'importance des invertébrés saproxyliques en ce qu'ils rompent le bois, transformant une pièce importante en une multitude de petits fragments, lesquels sont plus facilement colonisés et utilisés aussi bien par des champignons que par des micro-organismes. Il ressort des passages précédents que leur contribution est en réalité plus fondamentale. On peut démontrer que pendant toute la durée des phases de colonisation et de décomposition, les champignons et les invertébrés forment une association efficace et équilibrée, et manifestent un degré élevé d'interdépendance. Dans cette association, ils sont également aidés et assistés par des micro-organismes qui assument le rôle dominant dans la dernière phase, celle de l'humidification du bois.

La biomasse animale représentée par les invertébrés saproxyliques d'une forêt naturelle peut être considérée comme importante sous l'angle à la fois du nombre d'espèces qui la constituent et de l'élan qu'elle donne à la production secondaire. Les coléoptères saproxyliques, qui sont probablement les mieux connus des invertébrés saproxyliques, peuvent constituer plus de 30% de la faune des coléoptères d'une forêt. La liste

combinée de coléoptères saproxyliques recensés dans les deux forêts françaises de Fontainebleau et de Massane comporte au total plus de mille espèces (Dajoz, 1965). Elton (1966), qui a écrit principalement sur les forêts britanniques - dont la faune saproxylique est très pauvre par comparaison avec les forêts continentales - estime qu'environ 20% de l'ensemble des espèces animales forestières sont soit saproxyliques soit tributaires d'organismes saproxyliques. De ce fait, les invertébrés saproxyliques peuvent représenter une composante majeure de la diversité génétique qu'il est possible de conserver à l'intérieur d'une forêt protégée.

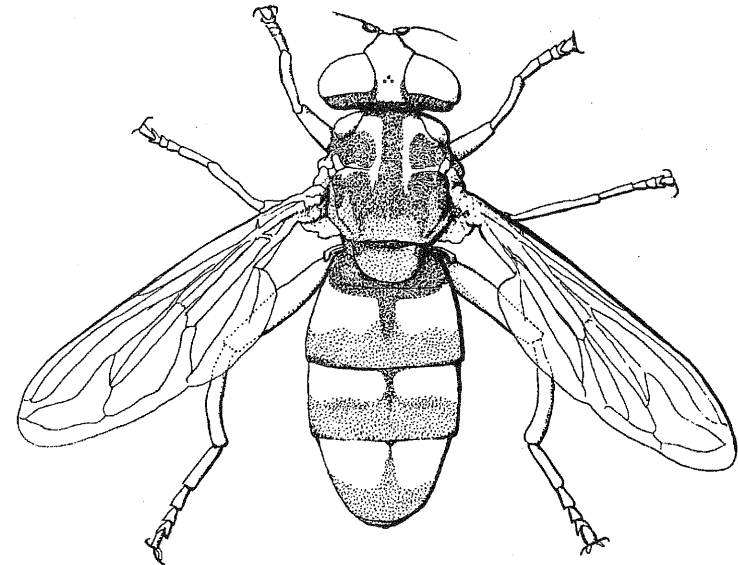


Fig. 4.5

Milesia crabroniformis, le plus grand syrphidé d'Europe. Les larves de *Milesia* habitent creusés dans du bois pourri humide des troncs des feuillus sénescents, près des racines.

Les relations existant entre champignons et invertébrés saproxyliques sont manifestement si intimes que la survie des membres d'un groupe dépend fréquemment de la présence de membres de l'autre. Les conséquences de cette interdépendance sur les rythmes de décomposition du bois dans les forêts sont occultées dans une grande partie de la littérature, vu que peu de rapports traitent à la fois des champignons et des invertébrés. De même, le rôle du complexe saproxylique (invertébrés, plus champignons, plus microbes) pour différencier la structure de la forêt naturelle semble avoir été largement ignoré. Mais ce sont les

membres de ce complexe qui créent les cavités sous-corticales et les caries des arbres, dont dépendent un nombre important d'espèces d'oiseaux pour construire leurs nids et dont ont besoin les chauve-souris vivant dans les arbres pour se reposer. Les cavités des arbres et les rondins creux que produisent les organismes saproxyliques servent également à d'autres mammifères vivant dans les forêts, comme abris ou sites d'hibernation. Les pics font eux-mêmes partie intégrante du complexe saproxylique, vu leur dépendance à l'égard des invertébrés saproxyliques pour l'essentiel de leur nourriture. Ces aspects de la dynamique des forêts ont été récemment analysés par Komdeur & Vestjens (1983), Voute (1983) et van Vuure (1983).

Tous les autres attributs des invertébrés saproxyliques ont été éclipsés par le fait que les plus entreprenants d'entre eux peuvent tirer parti des forêts en médiocre condition, ou "attaquer" des ouvrages en bois à l'abandon. Dans l'esprit de nombreuses personnes, les organismes saproxyliques seraient une sorte de cinquième colonne grouillante, dissimulée sous l'écorce d'un arbre superficiellement sain ou le vernis de quelque meuble ancien, et ne révélant leur présence que le "forfait" achevé, lorsque l'arbre ou la table s'écroule en un tas de poussière. En attendant, la "majorité silencieuse" des espèces saproxyliques, attachée à l'accomplissement de sa mission séculaire de recyclage du bois à travers l'écosystème de la forêt, sombre dans l'oubli, son rôle méconnu et son destin inaperçu. Il est indubitable que la contribution de ces espèces à la dynamique des forêts naturelles a été en général sous-appréciée, et que la nécessité de les protéger n'a été reconnue que tardivement. Nombre d'entre elles sont d'une grande beauté (voir Stanek, 1984) ou manifestent une adaptation fascinante de leur mode de vie. Elles constituent une partie du patrimoine européen qui, une fois disparue, serait difficilement remplaçable.

5. CONSERVATION DES INVERTEBRES SAPROXYLIQUES

Un coup d'oeil rapide à la liste des forêts figurant à l'Annexe 2 montre que seul un petit nombre d'entre elles ont déjà été réservées à des fins de sauvegarde de la nature; les forêts reconnues par les zoologistes spécialistes des invertébrés comme importantes sur le plan national ou international sont le plus souvent omises de listes analogues établies par d'autres spécialistes. Il s'ensuit que, si l'on veut sauvegarder l'avenir de la faune invertébrée des forêts naturelles en Europe, on pourrait accomplir des progrès non négligeables en créant des zones protégées de taille suffisante à l'intérieur des forêts énumérées dans le présent rapport. Il reste que de nombreux problèmes intéressant le maintien de populations viables de ces organismes ne pourront être réglés par la seule création de réserves sur des sites appropriés. L'objectif de la présente section est de mettre en évidence les problèmes relatifs à la conservation des invertébrés saproxyliques et de proposer des solutions.

5.1 Création de réserves forestières pour la protection des espèces saproxyliques

Remmert a examiné, en 1985, la question de la taille que l'on doit donner à une zone si l'on veut recréer les conditions forestières naturelles. L'obligation de prévoir l'existence simultanée d'enclaves de taille suffisante présentant toutes les phases successives, au sein de la zone protégée, dicte une taille effective minimum de plusieurs centaines d'hectares. Hengeveld (1986) signale la nécessité d'examiner plus sérieusement le problème des dimensions des réserves en relation avec la conservation des insectes en général. Pour permettre la production naturelle continue d'arbres vieux et moribonds appartenant aux essences d'arbres de grande longévité, qui supportent les assemblages saproxyliques les plus divers, il faudrait assurer la présence sur place de tous les

autres stades successifs de développement puisque ces vieux arbres représentent la dernière phase de cette succession. Vues sous cet angle, la plupart des forêts déjà protégées à des fins de conservation de la nature en Europe sont manifestement trop exiguës pour que l'on puisse y recréer les conditions de laforêt naturelle; elles serviront donc vraisemblablement à d'autres objectifs de protection, à moins que leur taille ne puisse être augmentée. Certaines de ces petites forêts protégées ont été réservées parce qu'elles renferment beaucoup de vieux arbres, avec les organismes qui leur sont associés. L'agrandissement d'une forêt protégée entrant dans cette catégorie est de toute évidence souhaitable pour qu'il y ait une réserve suffisante de jeunes arbres qui vieilliront doucement, au fur et à mesure que l'actuelle génération de vieux arbres mourra. Dans les cas où il est impossible d'obtenir une superficie suffisante pour assurer la production naturelle de vieux arbres en quantité suffisante et de façon permanente, il y a la solution de gérer spécifiquement la forêt dans le but de maintenir la flore et la faune saproxyliques, à l'exclusion de tout autre objectif. Les moyens de provoquer le vieillissement des arbres et les procédés permettant d'accroître les quantités de bois mort dans les forêts, qui font partie intégrante de ce type de gestion forestière, sont examinés ci-dessous, dans les dernières sections du présent chapitre.

5.2 Evaluation des sites intéressant les invertébrés saproxyliques

À l'heure actuelle, les procédés employés pour évaluer la qualité des sites à des fins de conservation mettent rarement en jeu un recensement des groupes d'invertébrés. En particulier, les invertébrés saproxyliques sont rarement pris en compte dans les études visant à évaluer l'intérêt, à des fins de conservation, de sites forestiers. De même, on mène rarement des études sur les organismes saproxyliques dans le cadre de programmes tendant à définir des objectifs de gestion pour une forêt protégée. On a déjà souligné - voir introduction - que, en l'absence de données d'observation pour un groupe d'organismes saproxyliques, on ne peut guère évaluer la santé du secteur décomposeur dans un biotope forestier. L'inclusion de certains groupes taxonomiques d'invertébrés saproxyliques parmi les organismes couramment recensés dans le cadre de procédures d'évaluation des sites forestiers permettrait d'obtenir les données indispensables et, par là même, aiderait aussi:

- a. à repérer les forêts les mieux adaptées à un projet de reconstitution des conditions forestières naturelles;
- b. à repérer les forêts importantes pour la conservation des invertébrés saproxyliques/

C'est pourquoi, le seul fait d'inclure des invertébrés saproxyliques dans les études de base menées dans les forêts constituerait en soi un progrès important vers la conservation de ces organismes. J'ai présenté dans l'introduction les critères appliqués pour établir la liste d'espèces servant à identifier les forêts figurant dans le présent rapport. Ces critères sont compatibles avec ceux proposés par Speight (1986) pour sélectionner les insectes pouvant servir à l'évaluation des sites dans une large gamme de biotopes. Usher (1986) a étudié différents modes d'utilisation des invertébrés dans le cadre de l'évaluation des sites.

Les groupes d'insectes comprenant de nombreuses espèces ayant une grande utilité potentielle pour signaler la présence d'une faune bien différenciée d'invertébrés saproxyliques dans une forêt incluent les familles suivantes, lesquelles ont servi à établir la liste d'espèces figurant à l'Annexe 1:

Coleoptera : Buprestidae, Cerambycidae.

Diptera : Syrphidae.

Plusieurs autres groupes, bien que comprenant un grand nombre d'espèce européennes, ne comptent que peu d'espèces saproxyliques. Entrent dans cette catégorie les familles suivantes:

Coleoptera : Carabidae, Scarabeidae.

Diptera : Asilidae, Dolichopididae.

Il existe aussi de nombreux petits groupes qui comprennent des saproxyliques, ou dont les espèces sont toutes saproxyliques. Certains de ces petits groupes ont été retenus à l'Annexe 1 et d'autres ne l'ont pas été. En voici quelques exemples:

Coleoptera : Boridae, Bostrychidae, Cleridae, Colydiidae, Cucuiidae, Lucanidae, Lycidae, Melandryidae, Mycetophagidae, Oedemeridae, Peltidae, Pythidae, Rhysodidae, Salpingidae, Scolytidae, Tenebrionidae.

Diptera : Canthyloscelidae, Coenomyidae, Xylomiidae, Xylophagidae.

Hemiptera : Aradidae.

Hymenoptera : Xiphydriidae.

Lepidoptera : Cossidae.

Enfin, il y a des groupes qui comprennent de nombreux insectes saproxyliques mais pour lesquels des problèmes de définition empêchent l'utilisation de nombre des espèces. On peut citer à titre d'exemple:

Coleoptera : Elateridae.

Diptera : Cecidomyiidae, Keroplatidae, Mycetophilidae, Tipulidae.

Dans ces conditions, il serait impossible de produire une liste définitive de tous les insectes saproxyliques vivant en Europe, sans compter ceux présents dans d'autres groupes d'invertébrés; nous ne l'avons d'ailleurs pas tenté ici. L'étude extensive de Dajoz (1980) sur les groupes taxonomiques invertébrés qui comprennent des espèces saproxyliques laisse entrevoir l'ampleur de la tâche. Stubbs (1972) estime qu'en Grande-Bretagne seulement il existe près de mille espèces d'invertébrés saproxyliques et, à cet égard, la faune britannique est dépourvue d'une grande partie des espèces européennes appartenant à des groupes taxonomiques particulièrement actifs dans la décomposition du bois, comme les capricornes (Cerambycidae). A eux deux, Geiser (1983) et Holzschuch (1983) recensent près de 400 espèces menacées en Autriche pour les seuls coléoptères saproxyliques. De toute évidence, en général une sélection judicieuse parmi un éventail restreint de groupes taxonomiques donnerait une liste de base utile pour déceler les forêts présentant quelque intérêt à l'échelon national.

Notre objectif ici a plutôt été d'établir une liste d'espèces qui puisse servir d'instrument dans le cadre du recensement des forêts d'importance nationale, à partir soit de listes de sites publiées soit d'une étude directe de sites. Rien n'empêcherait d'allonger cette liste d'espèces pour y inclure d'autres groupes taxonomiques.

La décision quant à l'opportunité d'inclure tel ou tel groupe taxonomique dans chaque cas pourrait dépendre des spécialistes disponibles, ainsi que de critères de sélection comparables à ceux appliqués au présent projet.

5.3 Responsabilité en cas d'accident et conservation des arbres dégradés

Dans la plupart des pays européens, la décision de conserver des arbres dégradés ou des arbres morts encore debout à l'intérieur de zones protégées peut entraîner certaines conséquences juridiques. Celles-ci découlent de la reconnaissance quasi-universelle du droit de demander réparation d'un dommage infligé, soit aux personnes, soit aux biens, par la chute d'arbres ou de bois. Beaucoup trop souvent, ces dispositions juridiques servent de prétexte aux autorités gestionnaires pour enlever des arbres dégradés ou morts (voir Speight, 1973). En particulier, ces dispositions juridiques motivent des décisions de principe tendant à faire enlever les arbres présentant des signes d'étiollement, des maladies, des cavités du tronc ou d'importantes quantités de bois mort en des lieux que l'on estime accessibles au grand public. Dans les sites auxquels le public a librement accès, le droit à indemnisation joue presque sans exception. Cependant, sur des terrains d'accès interdit au public, la situation est moins absolue sous l'angle juridique. En général, on peut dire qu'il est préférable d'exclure le public des terrains où on laisse les arbres vivre jusqu'au terme de leur cycle de vie naturel car cela limite les risques d'accidents. Malheureusement, l'attrait qu'exercent en général les vieux arbres complique le problème.

Il faut que les autorités gestionnaires étudient sérieusement le problème de la responsabilité en cas d'accident lorsqu'elles s'efforcent de recréer les conditions forestières naturelles. Lorsque l'administration gestionnaire décide qu'elle ne peut assumer ni les critiques du public suscitées par une interdiction de l'accès aux forêts ni les frais résultant de l'exercice d'actions en réparation, c'est la composante la plus rare du cycle forestier naturel en Europe - les vieux arbres - qui est menacée de disparition. Et ce sont ces arbres qui renferment à la fois les plus fortes concentrations d'invertébrés saproxyliques et aussi de leurs habitats. Dans le cas d'une forêt d'importance reconnue la valeur de sa flore et faune dont les propriétaires étaient préparés à préserver in situ les arbres vieux et morts, une solution à envisager pour résoudre le problème de la responsabilité en cas d'accident pourrait être que l'Etat prenne une telle responsabilité dans le cadre d'un accord de gestion. Une autre alternative pourrait être l'établissement d'un fonds national permettant d'assurer le paiement des indemnités pour les dommages survenus à la suite des accidents causés par le bois tombant dans des forêts désignées, indépendamment du fait qu'elles soient privées, ou propriétés de l'Etat ou qu'elles soient ou non gérées par l'Etat.

5.4 Ramassage du bois de chauffage

Une autre difficulté rencontrée lorsqu'on s'efforce de conserver le bois mort sur place tient à ce que, soit les habitants de la région, soit les gestionnaires de la forêt, s'arrogent souvent le droit, à tort ou à raison, d'enlever le bois mort d'une forêt pour s'en servir comme bois de chauffage. Lorsque ces droits sont juridiquement sanctionnés, ils sont en général jalousement protégés par les quelques privilégiés qui en profitent. Dans certaines forêts de plaine, ce droit de ramassage du bois mort pour le chauffage a été le seul facteur qui a protégé une forêt d'importance internationale de l'abattage, au cours des deux ou trois derniers siècles. Pratiquement, sinon légalement, les traditions non

sanctionnées par le droit peuvent être aussi difficiles à éteindre que celles qui le sont, ce qui fait que toute tentative visant à mettre fin à des pratiques de ramassage du bois de chauffage dans une forêt risque d'être une entreprise très ardue. Il n'en reste pas moins qu'aucune politique de reconstitution d'une forêt "naturelle" n'a de chance d'aboutir si ce problème n'est pas résolu. Harding (1981) prône la création de nouvelles zones de forêts de taillis, ce qui permettrait de fournir une autre source d'approvisionnement en bois de chauffage dans des régions où c'est la forêt locale qui remplit traditionnellement ce rôle. En principe, les pressions actuelles tendant à la reconversion de terres à usage agricole dans différentes régions d'Europe pourraient libérer des terres parfaitement adaptées à la création de nouvelles forêts de taillis.

5.5 Le toilettage des forêts

L'obsession de ce qu'on a appelé par euphémisme l'"hygiène des forêts" a considérablement réduit l'intérêt et la valeur écologiques de nombre de forêts européennes, les transformant en des sortes de plantations d'arbres indignes du nom de forêt. Il est peut-être en partie justifié de penser que, pour les zones réservées exclusivement à la sylviculture commerciale, il faut développer un régime comparable à celui des terres arables. Cependant, il n'est guère possible de justifier l'extension de ce type de gestion aux forêts qui remplissent de multiples fonctions (tel que les Parcs Nationaux) ni de défendre ces pratiques dans des forêts destinées aux fins de la Conservation de la Nature. En particulier, on peut se demander si l'enlèvement systématique des arbres tombés à terre et du bois mort, dans un but de "propreté", a quelque utilité dans de telles zones. Au contraire, on pourrait valablement soutenir que cette pratique a des conséquences extrêmement néfastes, en ce qu'elle entretient dans le public une idée totalement erronée de ce à quoi "doit" ressembler une forêt, réduit le volume de matériaux disponibles aux fins de recyclage dans l'écosystème de la forêt et nuit à l'acceptation, tant par le public que par les gestionnaires, de l'importance du recyclage comme partie intégrante des activités forestières, importance vitale pour la santé à long terme de la forêt.

Qu'il soit fondé sur des considérations touchant à la "sécurité du public", à la "propreté" ou à l'"hygiène", l'enlèvement d'arbres en mauvais état, d'arbres abattus et de bois mort a les mêmes conséquences sur les organismes saproxyliques: la suppression de leurs habitats et, par voie de conséquence, le déclin de leurs populations. C'est en grande partie à cette cause que l'on peut attribuer la présence extrêmement localisée de tant d'espèces saproxyliques européennes aujourd'hui. Nous ne prétendons pas que ces pratiques sylvicoles n'ont commencé à faire sentir leurs effets qu'au cours de la deuxième moitié de notre siècle. Il est manifeste qu'elles s'exercent depuis plusieurs siècles. Des exemples précis de leurs conséquences néfastes sur les invertébrés saproxyliques ont été relevés au moins dès le début de notre siècle (voir, par exemple, Matile, 1986).

Il est impératif de faire prendre conscience au public et aux gestionnaires de forêts de la valeur et de l'intérêt des vieux arbres et du bois mort, qui vont bien au-delà du rôle qu'ils jouent en tant qu'habitats des espèces saproxyliques. Mais si on pouvait persuader les sylviculteurs d'abandonner les arbres morts et le bois là où ils tombent, lorsque leur seule utilisation après extraction est celle de bois de chauffage, ce serait une contribution majeure à la sauvegarde des invertébrés saproxyliques d'Europe.

Un des facteurs propres à entraver l'acceptation du principe qu'il faut laisser le bois mort là où il est tombé, est la croyance commune selon laquelle les arbres morts et moribonds constituent une source de parasitisme qui ne manquera pas de ravager la forêt si on ne la supprime pas. Le fait qu'une minorité d'espèces d'invertébrés saproxyliques peuvent provoquer des dommages et la mort des arbres, à une échelle qui n'est pas négligeable commercialement, renforce inévitablement ce point de vue. Certains scolytides et le charançon *Hylobius abietis* en sont les principaux exemples. Mais ces organismes sont déjà solidement installés à l'intérieur d'une grande partie des forêts commerciales d'Europe où leur survie n'est pas tributaire des pratiques de gestion, tel que le ramassage du bois, appliquées dans les sites forestiers protégés et parcs nationaux beaucoup plus restreints en nombre et en superficie.

Le préjugé selon lequel les vieux arbres représentent des sources d'"infection" pour les exploitations forestières commerciales est en partie basé sur une autre idée fausse, à savoir que tout organisme présent dans un quelconque vieux arbre peut gagner et gagnera les exploitations commerciales voisines. En réalité, la vaste majorité des organismes saproxyliques primaires ne peut vivre que dans les tissus d'un nombre très restreint d'essences d'arbres (voir chapitre sur le rôle des invertébrés saproxyliques) et la partie de bois décomposée utilisée par les saproxyliques secondaires n'a pas d'utilisation commerciale. En particulier, la faune saproxylique des feuillus comprend peu d'espèces primaires de saproxyliques capables de survivre sur des conifères, et vice versa. L'enlèvement d'un chêne moribond ou d'un vieux hêtre moribond, par crainte d'une éventuelle "infestation" d'une plantation voisine de conifères est donc un gaspillage de temps et d'énergie.

Les composantes du complexe saproxylique d'un vieux arbre qui sont le moins limitées par le type d'essences sont les parasites et prédateurs d'autres organismes saproxyliques. Ces vieux arbres risquent donc plus de porter des prédateurs et des parasites des insectes nuisibles présents dans une exploitation forestière commerciale voisine que des invertébrés saproxyliques qui y causeront des dégâts. Les ouvrages relatifs à la sylviculture commerciale et à l'industrie de transformation du bois, notamment ceux traitant des "parasites", portent une grande part de responsabilité dans la perpétuation de mythes sur le rôle des organismes saproxyliques, question qu'a partiellement étudiée Dachy (1982). Il est grandement temps que l'approche plus réaliste, et objective, aujourd'hui adoptée dans certains de ces ouvrages (exemple: Bevan, 1987), devienne la norme. Bien trop souvent encore, on apprend tant aux forestiers qu'aux charpentiers à imputer à la nature les conséquences de médiocres pratiques sylvicoles et d'un stockage absurde du bois dont ils sont davantage responsables eux-mêmes. Certains invertébrés saproxyliques, comme *Cerambyx cerdo*, présentés comme des "parasites" dans les ouvrages de sylviculture, sont aujourd'hui aussi susceptibles d'être trouvés dans les pages d'un catalogue d'espèces menacées que dans le bois d'un boqueteau.

5.6 Développement d'un habitat pour les invertébrés saproxyliques

Il est presque exact de dire que chaque fois qu'en Europe, aujourd'hui, un chêne ou un sapin vieux de cinq siècles est abattu ou meurt c'est un complexe d'organismes saproxyliques et de leurs habitats qui disparaît de l'environnement local, parce que de tels arbres sont maintenant rarissimes et ne peuvent être remplacés - sinon en attendant le demi-millénaire nécessaire pour en faire pousser d'autres! Ce problème prend une acuité particulière dans les "forêts de bocage" reconstruites par

Harding et Rose (1986) comme particulièrement importantes en tant que réservoirs d'organismes saproxyliques et de leurs habitats, dans des régions dont les forêts ont en grande partie disparu. Dans ces forêts de bocage, seuls demeurent de très vieux arbres, entourés de prés dans lesquels il n'y a plus eu aucune régénération des essences d'arbres depuis des siècles. Il existe néanmoins certains procédés de gestion des sites qui permettent d'améliorer les chances de survie des organismes saproxyliques. Nous les examinerons brièvement ici. Lorsqu'on envisage l'opportunité d'adopter des procédés de gestion visant à favoriser l'installation d'espèces saproxyliques dans une forêt, il faut peut-être tenir compte de la distance par rapport aux sites abritant une faune saproxylique importante. Comme on l'a relevé en examinant l'histoire de la forêt européenne pendant la période postglaciaire, il semble que de vastes étendues en Europe soient désormais beaucoup trop éloignées de tout site abritant une faune saproxylique différenciée pour que l'on puisse y envisager l'éventuelle colonisation d'un habitat approprié.

5.6.1 Induction d'une sénilité précoce dans les arbres

Pour pouvoir accéder aux tissus d'un arbre vivant, les invertébrés saproxyliques, tout comme les champignons, sont en grande partie tributaires de l'existence d'une lésion à la surface de l'arbre, que celui-ci n'a pu réparer. Les branches qui cèdent sous le poids de la neige, ou dans des rafales, les fragments d'écorces arrachés des troncs par les cerfs, ou par la foudre, peuvent tous laisser des quantités de tissu mort susceptible de colonisation par des organismes saproxyliques. Il existe très peu d'invertébrés saproxyliques qui, à l'occasion, peuvent pénétrer directement à travers des tissus sains. Les quelques-uns qui le font, comme les grands coléoptères longicornes *Aromia moschata* et *Cerambyx cerdo* et le gâte-bois, *Cossus cossus*, ne sont plus du tout communs aujourd'hui vu qu'ils ont - ce qui n'est pas surprenant - provoqué la colère des forestiers pendant des siècles. Comme je l'ai analysé dans le chapitre sur le rôle des invertébrés saproxyliques, la plupart des espèces pionnières non dépendantes pour leurs points d'accès d'une surface mécaniquement lésée ne pénétrèrent que dans des arbres morts ou physiologiquement traumatisés.

Inévitablement, lorsqu'un arbre vieillit, la quantité de tissu mort et mourant qu'il porte tend à augmenter, parce que le passage du temps provoque une succession d'incidents qui occasionnent des lésions. Ce processus peut être simulé, sous une forme accélérée, par des programmes d'exploitation appropriés. Il peut paraître scandaleux à certains défenseurs de la vie sauvage européenne de proposer comme instrument d'une gestion responsable une mutilation délibérée des arbres. Cependant, dans les forêts qui ne renferment que quelques arbres anciens, et peu d'autres arbres assez vieux pour offrir un habitat saproxylique avant que ces quelques arbres anciens ne soient tous morts, l'induction d'une sénilité précoce dans certains des arbres jeunes et sains constitue un des quelques moyens d'assurer l'existence continue de ce type d'habitats. En principe, cette approche pourrait contribuer à préserver les champignons saproxyliques, ainsi que les invertébrés saproxyliques (voir, par exemple, Dowding, 1970). Un procédé accessoire consisterait à réinstaller des populations d'espèces comme *Cerambyx cerdo*, qui peut coloniser du bois sain, amorçant ainsi la formation d'un habitat pour d'autres espèces. De même, on pourrait envisager la possibilité d'inoculer à des arbres des champignons saproxyliques comme moyen d'accélérer la sénescence de l'arbre. Vu que plusieurs de ces champignons deviennent manifestement rares eux-mêmes, ce pourrait être aussi le moyen d'assurer leur survie.

Aujourd'hui, on peut trouver dans toute région d'Europe des essences d'arbres étrangères - c'est-à-dire non indigènes de cette région - qui ont été introduites par l'homme. Parmi les espèces ainsi

introduites figurent nombres d'essences indigènes d'autres régions d'Europe. Ainsi, des espèces européennes de sapin (*Abies*) et d'épicéa (*Picea*) ont été introduites dans de nombreuses parties d'Europe en dehors de leur aire de distribution naturelle, tout comme le châtaignier (*Castanea*) et le sycomore (*Acer pseudoplatanus*). Dans les réserves forestières instituées à des fins de sauvegarde de la nature, les essences ainsi introduites sont souvent considérées comme des espèces parasites qu'il s'agit d'éliminer progressivement. En l'occurrence, ces arbres peuvent remplir un rôle très particulier. Vu leur caractère indésirable, il n'y a guère d'objection à leur mutilation alors que, par ailleurs, leur origine européenne leur permet de constituer souvent des substituts acceptables aux arbres indigènes de la région en tant qu'habitat offert aux espèces saproxyliques indigènes d'un site. Ainsi, la mutilation sélective d'un sycomore ou d'un châtaignier artificiellement introduit dans une forêt indigène de chênes (*Quercus*), peut favoriser la survie (voir Speight, 1987) d'une partie de la faune saproxylique associée au chêne. De même, la mutilation sélective d'un sapin ou d'un épicéa, introduit dans une forêt naturelle de pin (*Pinus*), pourrait favoriser la survie d'éléments de la faune saproxylique locale du pin.

L'élagage d'une grosse branche près du tronc (en particulier si on peut obtenir une lésion dentelée) ou l'écorçage d'une partie du tronc d'un arbre, sont deux méthodes permettant de donner accès aux organismes saproxyliques qui ne provoquent pas la mort immédiate de l'arbre. Le cerneement d'une grosse branche, ou l'écimage, peuvent être également efficaces. Ces techniques ont l'avantage d'être à la fois simples et peu coûteuses. Il faut, à titre expérimental, creuser des cavités dans les troncs, pour déterminer si ces sites peuvent déclencher une colonisation par la faune vivant dans les caries: celles-ci sont en effet très rares ailleurs que sur de vieux arbres encore vivants et beaucoup d'espèces saproxyliques des caries semblent être gravement menacées en Europe. Le choix des arbres à utiliser pour favoriser la faune et la flore saproxyliques doit dépendre non seulement de l'essence et de la taille de l'arbre mais aussi de son emplacement dans la forêt. Les arbres situés au fond d'une forêt dense formant voûte seront probablement colonisés moins efficacement que ceux proches de lignes de vol comme des chemins, ou de ruptures dans la couverture boisée comme des clairières naturelles, car les insectes adultes de nombre d'espèces saproxyliques se concentrent dans des zones découvertes pour se nourrir sur les fleurs. De même, comme l'ont fait observer Stubbs (1972) et d'autres auteurs, les arbres très exposés sont sujets à une dessiccation ainsi qu'à des fluctuations notables de température de leur bois, qui y entravent le développement d'une communauté saproxylique.

5.6.2 Augmentation des quantités de bois mort disponibles

Les arbres morts tombés à terre ou debout - c'est-à-dire le bois mort - offrent un habitat à une succession d'organismes saproxyliques, au fur et à mesure que le processus de décomposition du bois touche à son terme. On admet que cette phase de recyclage définitif de la substance d'un arbre ne prend généralement pas plus de 25 ans (sauf à des altitudes élevées ou en bordure septentrionale d'une zone de forêt, où la décomposition est plus lente), et que le bois en décomposition n'a de chance d'offrir des conditions convenables à telle ou telle espèce saproxylique que pendant une partie de ce quart de siècle. Il n'en reste pas moins que ce bois constitue un réservoir d'habitats saproxyliques qui peut contribuer à maintenir des populations de nombre d'espèces à une époque où les arbres dégradés ou morts sont rares. Et, à la différence d'un arbre vivant vieux de cinq siècles, le bois mort peut facilement être transporté vers des sites où il est nécessaire. De même, on peut accroître les quantités disponibles de bois mort en abattant des arbres et en les laissant sur place. Des arbres non indigènes présents dans une

forêt peuvent faire l'objet d'un abattage sélectif à cet effet, avec un minimum d'effets sur les efforts de reconstitution des conditions forestières naturelles.

Trois aspects du problème du maintien d'un approvisionnement continu en bois mort d'une forêt méritent l'attention. Tout d'abord, il faut veiller à ce que le bois mort créé par une forêt reste sur place. Il s'agit en grande partie de mettre fin aux pratiques d'enlèvement des pièces de bois debout ou à terre à des fins de sécurité du public, de fourniture de bois de chauffage, d'hygiène ou de propreté des forêts. En soi, cette question a été traitée plus haut. Deuxièmement, il faudrait toucher le moins possible au bois laissé dans une forêt et, troisièmement, on peut envisager de camionner du bois mort pour augmenter les quantités déjà disponibles.

Le déplacement des pièces de bois tombées à terre, en état avancé de décomposition, est en principe inévitable si les forêts sont ouvertes au public, à moins que des mesures ne soient prises, soit pour éloigner les gens des zones où se trouvent les vieux arbres et le bois mort, soit pour expliquer pourquoi il ne faut pas toucher aux pièces de bois. Mais les destructions les plus intensives d'habitats du bois mort peuvent être opérées par des chasseurs d'insectes et autres naturalistes déterminés à trouver les organismes mêmes que l'on entend protéger. Ce problème a été évoqué par Speight (1973) et Ehnstrom & Walden (1986). Actuellement, il n'existe pas de sanctions réellement suffisantes dans les lois nationales de protection de la nature propres à réfréner ce type de destructions égoïstes, et on pourrait utilement s'attacher à ce problème lorsqu'on établit le règlement de telle ou telle réserve naturelle.

Il est manifeste qu'il serait en grande partie vain d'apporter par camion des pièces de bois dans une forêt, dont des quantités importantes de bois mort continueraient d'être enlevées pour le chauffage. Cependant, lorsque le ramassage de bois de chauffage reste une activité occasionnelle et non celle de groupes organisés armés de scies articulées et de remorques, on peut espérer, par l'introduction de rondins de grand diamètre, dépassant en longueur le gabarit d'un coffre de voiture, obtenir un net accroissement du volume de bois mort sur le sol d'une forêt. On peut aussi admettre que des pièces de bois de grandes dimensions auront plus d'intérêt dans la perspective de l'entretien de populations saproxyliques puisqu'une pièce importante mettra plus de temps à se décomposer et devra donc être remplacée moins fréquemment. De même, des pièces fraîchement tronçonnées ayant encore leur écorce assureront probablement plus longtemps un habitat aux organismes saproxyliques et seront donc un apport plus utile que du bois écorcé, coupé depuis plusieurs années. Mais même le déversement de copeaux d'écorces et de sciure en certains sites à l'intérieur de forêts protégées contribuerait à offrir un habitat à certains organismes saproxyliques (voir Fager, 1968).

Peu de forêts européennes renferment des quantités suffisantes de bois mort sur le sol forestier. On pourrait donc s'attendre à ce que le camionnage de pièces de bois provoque un accroissement non négligeable des populations d'organismes saproxyliques, tant végétaux qu'animaux. Dans la campagne, de grands arbres sont régulièrement abattus, pour une multitude de raisons et il n'est pas rare que l'on se désintéresse du sort de ce bois qui risque de pourrir doucement au bord d'un champ pendant des années. Or ce bois pourrait considérablement augmenter la quantité de bois mort disponible dans les forêts protégées si une action concertée était menée pour l'obtenir.

On a déjà relevé dans le présent rapport que la faune des arbres morts couchés à terre tend à être notablement différente de celle présente dans les arbres morts encore debout. Eu égard à cette

constatation, on devrait envisager dans tout programme à grande échelle visant à apporter du bois dans une forêt la possibilité de replanter certains des troncs importés dans des trous creusés dans le sol pour simuler des fûts naturels. Une autre solution consisterait à cerner certains arbres vivants sur pied, procédé prôné par Cosijn (1983). Le choix des sites à retenir dans une forêt, soit pour y introduire des quantités supplémentaires de bois mort, soit pour opérer des cernements et des abattages en vue de favoriser la faune saproxylique devrait mettre en jeu les mêmes critères que ceux déjà envisagés plus haut, lorsque nous avons examiné l'induction de la sénescence dans les arbres.

5.6.3 Le bois brûlé

Jusqu'à une époque avancée dans l'ère historique, les forêts européennes de conifères, en particulier, ont été ravagées de façon répétée par des incendies. Des mesures de plus en plus efficaces de protection de la forêt ont diminué la fréquence de ces incendies, sauf peut-être dans la région méditerranéenne. Or il existe de nombreux invertébrés saproxyliques qui se sont développés en vue d'occuper les habitats du bois calciné (voir passage sur les habitats) et qui ne peuvent survivre en l'absence de bois brûlé. De nos jours, ces espèces du bois brûlé peuvent être définies comme un sous-groupe particulier de la faune forestière européenne qui est gravement menacé d'extinction, en bloc, sur le continent (voir, par exemple, Heliövaara & Vaisanen, 1983).

On a prôné à plusieurs reprises le brûlage contrôlé de parcelles limitées de forêt, comme technique de gestion forestière aux fins de conservation de la nature. Si l'on ne prend pas certaines mesures pour augmenter les superficies de bois brûlé sur des sites appropriés, la survie des espèces saproxyliques de bois brûlé semble improbable en Europe.

5.7 Réinstallation d'espèces

Si des tentatives ont été faites pour réinstaller des espèces saproxyliques dans certaines parties de leur aire de distribution dont elles ont disparu, ces efforts ont été passés sous silence par les auteurs. Actuellement, l'impopularité relative des études d'autécologie rendrait tout projet de réinstallation inutilement difficile vu que, pour de nombreuses espèces saproxyliques, les données de ce type susceptibles d'être nécessaires au projet sont incomplètes et qu'il y a peu d'espoir que les recherches actuelles combleront les vides. Il existe en général davantage de données pour les espèces qui, à un moment ou un autre, ont été considérées comme importantes, soit pour la sylviculture commerciale, soit pour l'industrie de traitement du bois, que pour des espèces qui sont totalement inoffensives (voir Dajoz, 1980). L'inscription de nombreux insectes saproxyliques sur les listes nationales d'espèces menacées (voir, par exemple, Gepp, 183, Andersson et coll., 1987) offre une base pour le choix de ces espèces en tant que thèmes de recherche dans différents pays européens. On peut espérer que ces listes, plus la liste d'espèces insérée dans le présent rapport et la liste d'invertébrés ajoutée aux annexes de la Convention de Berne, attireront l'attention sur le besoin que nous avons de disposer de données autécologiques relatives aux espèces énumérées.

Pour les espèces d'insectes dont les larves vivent dans le bois mort, et probablement pour d'autres espèces saproxyliques aussi, un procédé digne d'intérêt dans le cadre des actions de réinstallation est le transfert de bois contenant des populations d'organismes cibles aux différents stades de leur développement. Dans le cas des insectes, la plupart passent une des saisons de l'année - généralement l'hiver - à l'état de repos, après quoi la génération suivante d'adultes émerge.

Pendant la phase de repos, un arbre renfermant les différents stades de développement de ces insectes pourrait être transféré vers un nouveau site moyennant un préjudice minimum pour la plupart d'entre eux. Les adultes émergeraient ensuite sur le nouveau site. Il est également possible d'introduire des pièces de bois appropriées sur un site renfermant des populations d'une espèce cible, en vue de transporter ensuite ce bois dans un site sur lequel on souhaite réinstaller l'organisme cible. Cette méthode pourrait en principe donner de meilleurs résultats lorsque les espèces cibles sont des organismes saproxyliques primaires qui colonisent le bois d'arbres sains récemment abattus par la tempête, etc.; on peut, en effet, escompter que des troncs fraîchement abattus à la bonne saison attireront les adultes de ces espèces immédiatement, ce qui facilitera la vérification que des populations des organismes visés s'installent bien dans le bois fourni. Le grand coléoptère longicorne, lent et incapable de voler, *Morimus asper* est un exemple du type d'animal qu'il pourrait être simple de réinstaller de cette façon.

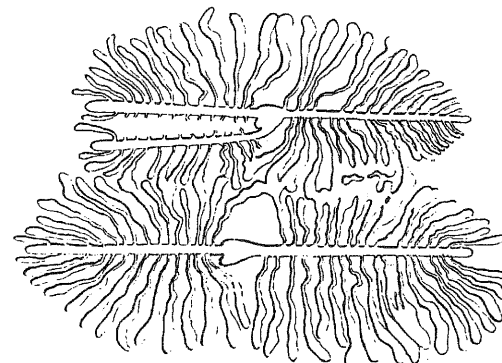
5.8 La dernière ligne de défense

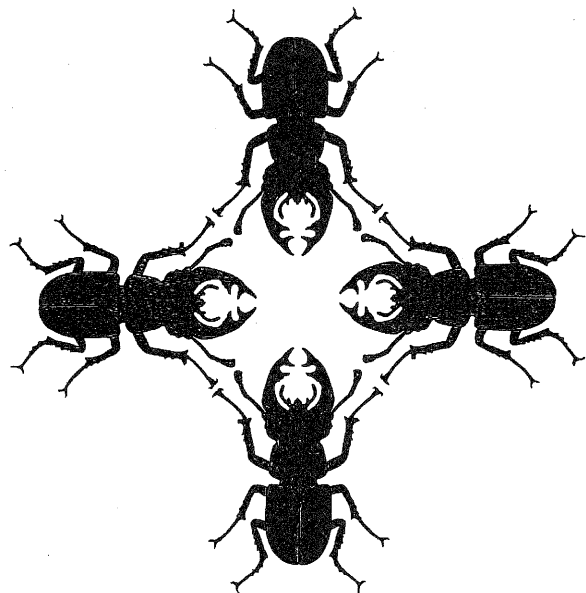
Malgré tous les efforts déployés par les défenseurs de la nature, on abat encore en Europe des groupes irremplaçables de vieux arbres, soit pour les remplacer par autre chose, soit simplement parce qu'on les considère comme un danger pour le public. Le bois de ces arbres est pratiquement inutilisable sinon comme bois de chauffage. Dans des cas où l'abattage de ces arbres est devenu inévitable, il ne faut pas que leur intérêt pour la conservation de la nature soit totalement perdu. Si on peut organiser le transport des arbres abattus vers une forêt protégée et programmer l'abattage pendant la phase de repos des espèces saproxyliques susceptibles de s'y trouver, il y aura au moins une chance qu'une partie de la flore et de la faune saproxyliques de ces arbres puisse s'installer sur le nouveau site.

6. REMERCIEMENTS

De nombreuses personnes ont prêté leur concours à la production du présent rapport. Si l'auteur a eu le privilège de le rédiger et d'accepter librement la responsabilité des opinions qui y sont exprimées, cet ouvrage est essentiellement l'enfant de tous ceux qui aiment les forêts d'Europe. Comme dans le cas du rapport sur les libellules menacées, des sources d'information jamais encore utilisées se rapportant à la conservation du patrimoine faunistique en Europe sont sorties de l'ombre, provenant en l'occurrence d'entomologistes spécialisés dans l'étude des faunes d'invertébrés forestiers. Pour la première fois, leurs données ont été utilisées directement dans le cadre d'une action internationale visant à la conservation des forêts. Les noms des personnes qui ont prodigué leur temps, leurs connaissances et leurs encouragements sont donnés ci-après. Il serait difficile de remercier chacun individuellement. Qu'il me suffise de dire que, sans le concours des personnes énumérées, ce rapport n'aurait pu voir le jour. L'auteur espère que leurs efforts auront des résultats et que des mesures seront prises pour réserver, à l'intention des générations futures une part importante des magnifiques forêts qui nous restent encore, avec leur faune saproxylique spécialisée. Les remerciements de l'auteur vont aux personnes suivantes:

K. Adlbauer, P. Anselot, M. Baehr, P. Baum, W. Barkemeyer, R.E. & R.M. Blackbith, M. Broggi, J. Chassain, D. Cherix, A. Cobos, Y. Coineau, C. Coquempot, C. Claussen, R. Cosijn, M. Daccordi, R. Dajoz, P. Dowding, C. Dufour, B. Ehnstrom, H. Enghoff, P. Goeldlin, R. Groppali, A. Haga, P. Hammond, P.T. Harding, C. Jeanne, J. Leclercq, A.D. Liston, S. Lundberg, A. Machado, I. MacLean, A. Maibach, F. Malec, O. Martin, F. Mason, L. & D. Matile, J.J. Menier, M. Meyer, T. Murtagh, F. Nascher, J. Niemela, J.P. O'Connor, J. Okland, T. O'Shaughnessy, J.A. Owen, M. Parau, A. Pissarides, J. Rabil, E.R. Reichl, F. Rose, E. Torp, J. Trave, M.B. Usher, R. Vaisanen, J. van Tol, M.G. de Viedma, A. Villiers.





7. REFERENCES

- Adlbauer, K. (1978) Beitrag zur Verbreitung und Lebensweise der Bockkäfer in der Steiermark (Col., Cerambycidae) Mitt.naturwiss.Ver.Steiermark, 108: 197-203
- Adlbauer, K. (1980) *Anisoplia austriaca* Hrbst. - neu für die Steiermark, mit weiteren interessanten Angaben zur steirischen Scarabaeidenfauna (Col., Scarabaeidae) Mitt.naturwiss.Ver.Steiermark, 110: 137-141
- Adlbauer, K. & Bregant, E. (1981) Beobachtungen zur Verbreitung und Biologie der Bockkäfer in der Steiermark (Col., Cerambycidae) Mitt.naturwiss.Ver.Steiermark, 111: 175-182
- Adlbauer, K. & Hribernik, C. (1982) Der Tierpark Herberstein - ein Refugium prächtiger und vom Aussterben bedrohter Käferarten Steirischer Naturschutzbrief, 22: 4-7
- Agren, G.I.(ed.) (1986) Predicting consequences of intensive forest harvesting on long-term productivity Proc. IEA/FE Project CPC-10 workshop, May, 1986, Sveriges Lantbruksuniversitet Report no.26: 1-205. Uppsala
- Andersson, H., Coulianos, C.-C., Ehnstrom, B., Hammarstedt, O., Imby, L., Janzon, L.-A., Lindelow, A. & Walden, H.W. (1987) Hotade evertetrater i Sverige Ent.Tidskr., 108: 65-75
- Athias-Binche, F. (1977) Etude quantitative de uropodides (Acariens: Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane 1, caractères généraux du peuplement Vie et Milieu, 27: 157-175
- Athias-Binche, F. (1978) Ibid. 2, Éléments démographiques d'une population d'*Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910) Vie et Milieu, 28-29: 35-60
- Baranowski, R. (1975) Några bidrag till kännedomen om coleopterfaunan vid nedre Dalälven, 1 Ent.Tidskr., 96: 97-115
- Baranowski, R. (1977) Interessanta skalbaggsfynd, 2 Ibidem, 98: 133-141
- Baranowski, R. (1979) Idem, 4 Ibidem, 100: 71-80
- Baranowski, R. (1980) Idem, 5 Ibidem, 101: 99-106
- Baranowski, R. (1980) Några bidrag till kännedomen om coleopterfaunan vid nedre Dalälven, 2 Ibidem, 101: 29-42
- Baranowski, R. (1982) Idem, 3 Ibidem, 103: 61-64
- Becker, G.(1971) Physiological influence on wood-destroying insects of wood-compounds and substances produced by micro-organisms. Wood Sci.Techn., 5: 236-246
- Bell, M. & Limbrey, S. (eds.), (1982) Archaeological aspects of woodland ecology Symp.Ass.Environ.Archaeol., no.2, 333pp. BAR International Series, no.146, Oxford
- Bevan, D. (1987) Forest insects: a guide to insects feeding on trees in Britain Forestry Commission, Handbook no.1: 153pp. HMSO, London

- Bily, S. (1982) The Buprestidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark
Fauna Entomologica Scandinavica, 10: 1-109
- Buck, F.D. (1955) A provisional list of the Coleoptera of Epping Forest
Entomol.mon.Mag., 91: 174-192
- Buckland, P.C. (1979) Thorne Moors: a palaeoecological study of a bronze age site: a contribution to the history of the British Insect fauna
Occ.Pub.Dept.Geog., Univ.Birmingham, no.8: 173pp.
- Butovitsch, V. (1963) Forstentomologische Notizen über die Käferfauna der Kiefer auf Gotska Sandön
Z.ang.Ent., 51: 130-136
- Chemini, C. (1976) Coleotteri cerambicidi della Riserva naturale di Torricchio
Ricerche sulla Riserva naturale di Torricchio, 1:105-129, Università degli Studi di Camerino
- Cobos, A. (1954) Expedition entomologica
J.Mateu-F.Espanol-A.Cobos a las sierras de Cazorla y del Pozo
Boll.Soc.Ent.Ital., 84: 78-84
- Cobos, A. (1986) Fauna iberica de coleopteros Buprestidae.
CSIC, Madrid, 1-364.
- Collins, N.M. & Wells, S.M. (1987) Invertebrates in need of special protection in Europe.
Nature and Environment Ser., no.35, Council of Europe, Strasbourg. 162pp.
- Cosijn, R. (1983) Technieken voor het verhogen van het aandeel dood hout in bossen
Nederlands Bosbouw tijdschrift, 55:132-135.
- Crowson, R.A. (1981) The biology of the Coleoptera
Academic Press, London, 802pp.
- Dachy, Y. (1982) L'Horloge de la Mort et le Ciron: notes sur le chapitre des insectes xylophages dans les ouvrages de technologie de menuiserie
L'Entomologiste, 38: 88-95
- Dajoz, R. (1965) Catalogue des Coléoptères de la Forêt de la Massane
Vie et Milieu, 15(suppl.):1-207
- Dajoz, R. (1966) Ecologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie
Vie et Milieu, 17: 525-736
- Dajoz, R. (1968) La digestion du bois par les insectes xylophages.
Ann. Biol., 7(n.s.): 1-38
- Dajoz, R. (1974) Les insectes xylophages et leur rôle dans la dégradation du bois mort. In: Pesson, P. (ed.) Ecologie Forestière: 257-308. Gauthier-Villars, Paris.
- Dajoz, R. (1975) A propos des Coléoptères Rhysodidae de la faune européenne
L'Entomologiste, 31: 1-10
- Dajoz, R. (1977) Les biocoénoses de Coléoptères terricoles et xylophages de la haute vallée d'Aure et du massif de Neouvielle (Hautes-Pyrénées)
Cahiers Natural., 31: 1-36
- Dajoz, R. (1980) Ecologie des insectes forestiers
Gauthier-Villars, Paris, 489pp.
- Derksen, W. (1941) Die Succession der pterygoten Insekten im abgestorben Buchenholz
Z.Morph.Okol. der Tiere, 37: 683-734

- Dendaletche, C. (1973) Guide du Naturaliste dans les Pyrénées Occidentales: Moyennes Montagnes
Delachaux & Niestle, Paris, 348pp.
- Deschamps, P. (1954) Contribution à l'étude de la xylophagie. La nutrition des larves de Cerambycides
Ann.Sc.nat., Zoo., 11th.series: 449-533
- Donisthorpe, H.St.J.K. (1939) A preliminary list of the Coleoptera of Windsor Forest
Nathaniel Lloyd, London
- Dowding, P. (1970) Colonisation of freshly bared pine sapwood surfaces by staining fungi
Trans.Br.mycol.Soc., 55: 399-412
- Dowding, P. (1976) Allocation of resources. Nutrient uptake and release by decomposer organisms
In: Anderson, J.M. & Macfadyen, A. (eds.) The Role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes
Proc.Br.Ecol.Soc.Symp., no.17: 169-184
- Dowding, P. (1984) The evolution of insect-fungus relationships in the primary invasion of forest timber
In: Anderson, J.M., Rayner, A.D.M. & Walton, D.W.H. (eds.) Invertebrate-Microbial interactions.
Proc. Br.Mycol.Soc. Symp., no.6: 133-153
- Ehnström, B. (1963) Iakttagelser över granskalbaggar i Vasterdalarna
Ent.Tidskr., 84: 69-72
- Ehnström, B. (1979) Vard av den lägre faunan i skogsbruket. In: Ahlen, I. (ed.) Faunavard I Skogsbruket, Del 1: 31-39.
- Ehnström, B. (1983) Skogens hotade insekter
Skogsfakta, no.3: 1-4. Sveriges lantbruksuniversitet.
- Ehnström, B. & Waldén, H.W. (1986) Faunavård I Skogsbruket, Del 2: Den lägre faunan. Skogsstyrelsen, Jönköping. 351pp.
- Elton, C.S. (1966) The Pattern of Animal Communities
Methuen, London.
- Fager, E. (1968) The community of invertebrates in decaying oak wood
J.anim.Ecol., 37:121-141
- Fowler, P.J. (1971) Early prehistoric agriculture in Western Europe: some archaeological evidence
In: Simpson, D.D.A. (ed.) Economy and settlement in Neolithic and Early Bronze Age Britain and Europe, 153-182
Leicester University Press
- Frankland, J.C., Hedger, J.N. & Swift, M.J. (eds.) (1982) Decomposer basidiomycetes: their biology and ecology
Symp.Br.Mycol.Soc., 1979, Pitman, Bath. 355pp.
- Geiser, R. (1983) Rote Liste ausgewählter Familien xylobionter Käfer (Coleoptera) in Österreich
In: Gepp (ed.): 131-137
- Gepp, J. (ed.) (1983) Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs
Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz, 242pp.
- Girling, M.A. (1982) Fossil insect faunas from forest sites
In: Bell & Limbrey, (eds.): 129-146.
- Girling, M.A. (1984) Investigations of a second insect assemblage from the Sweet Track
Somerset Levels Papers, 10: 78-115, Dept.Archaeol., Univ. Cambridge
- Graham, S.A. (1925) The felled tree trunk as an ecological unit
Ecology, 6: 397-411

- Gruardet, F. (1930) Catalogue des Insectes Coléoptères de la Forêt de Fontainebleau
Association des Naturalists de la vallée du Loing, 1930: 1-227
- Gruardet, F. (1932) Supplement au Catalogue des Insectes Coléoptères de la Forêt de Fontainebleau
Travaux des Naturalistes de la Vallée du Loing, 6: 127-157
- Haenni, J.-P. & Dufour, C. (1983) Première capture en Suisse d'un représentant de la famille relique des Canthyloscélidae (Diptera, Nematocera)
Bull.Soc.ent.Suisse, 56: 187-189
- Hamilton, W.D. (1978) Evolution and diversity under bark. In: Mound, L.A. & Waloff, N. (eds.) Diversity of Insect Faunas. Symp.R.ent.Soc., London, No.9: 154-175.
- Hammond, P.M. (1974) Changes in the British Coleopterous Fauna In: Hawksworth, D.L. (ed.) The changing fauna and flora of Britain. Academic Press, London, 323-369
- Hansen, V. (1971) Billefaunaen i Jaegersborg Dyrehave (Col.)
Ent.Meddr., 39: 161-200
- Hanssen, O., Borgersen, B. & Zachariassen, K.E. (1985) Registrering av truede insektarter i gamle hule traer Norsk Entomologisk Forening, As-NLH: 37pp.
- Harding, P.T. (1981) Burn wisely - a plea for the conservation of old trees and dead wood
Nature in Wales, 17: 144-148
- Harding, P.T. & Plant, R.A. (1978) A second record of *Cerambyx cerdo* L. (Coleoptera: Cerambycidae) from sub-fossil remains in Britain
Ent.Gaz., 29: 150-152
- Harding, P.T. & Rose, F. (1986) Pasture woodlands in lowland Britain. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon. 1-89
- Heliövaara, K. & Väisänen, R. (1983) Environmental changes and the flat bugs (Heteroptera, Aradidae and Aneuridae). Distribution and abundance in Eastern Fennoscandia.
Ann.Ent.Fenn., 49: 103-109.
- Heliövaara, K. & Väisänen, R. (1984) Effects of modern forestry on Northwestern European forest invertebrates: a synthesis
Acta For.Fenn., 189: 1-32
- Hengeveld, R. (1986) Insect conservation and biogeographical processes
Proc.3rd.Eur.Cong.Ent., pt.3: 449-452
- Hespenheide, H.A. (1976) Patterns in the use of single plant hosts by wood-boring beetles
Oikos, 27: 61-64
- Holzschuh, C. (1983) Rote Liste der in Österreich gefährdeten Bockkäfer (Cerambycidae) und Borkenkäfer (Scolytidae)
In Gepp (ed.): 127-129
- Hunter, F.A. (1977) Ecology of Pinewood beetles
In: Bunce, R.G.H. & Jeffers, J.N.R. (eds.) Native Pinewoods of Scotland: 42-55, Institute of terrestrial ecology, Cambs.
- Iablokoff, A.K. (1943) Ethologie de quelques Elaterides du Massif de Fontainebleau
Mém.Museum Hist.Nat., Paris, 18, no.3: 81-160
- Iablokoff, A.K. (1948) Notes sur quelques Xylophages de la Sainte-Baume.
Bull.Soc.ent.Fr., 53: 6-16
- Iablokoff, A.K. (1954) Nouvelles recherches sur les xylophages de la Sainte-Baume
Bull.Soc.ent.Fr., 59: 20-24

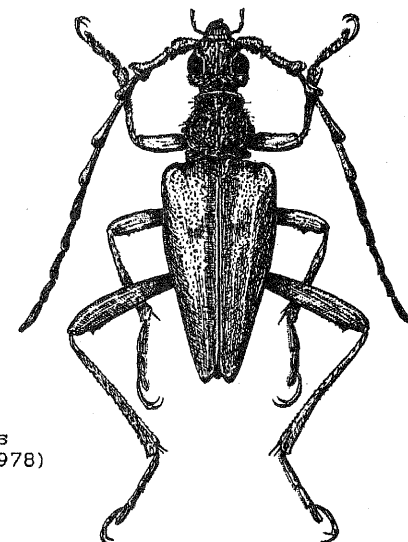
- Kelner-Pillault, S. (1967) Étude écologique du peuplement entomologique des terreaux d'arbres creux (châtaigniers et saules)
Ann.Sci.Nat., Zool., Paris, 12e Ser., 11: 1-228.
- Kirk, T.K. & Fenn, P. (1982) Formation and action of the ligninolytic system in basidiomycetes
In: Frankland et al (eds.): 67-90
- Komdeur, J. & Vestjens, J.P.M. (1983) De betekenis van dood hout voor de avifauna
Nederlands Bosbouwtijdschrift, 55: 86-90
- Krogerus, R. (1927) Beobachtungen über die Succession einiger Insektenbiocoenen in Fichtenstumpfen
Notul.ent., 7: 121-126
- Kvamme, T. & Hågvar, S. (1985) Truete og sårbare insekter i norske skogsmiljøer
Norsk institutt for skogforskning, Ås, Rapport T-592: 89pp.
- Larkin, P.A. & Elbourn, C.A. (1964) Some observations on the fauna of dead wood in live oak trees
Oikos, 15: 79-92
- Leach, J.G., Orr, L.W. & Christensen, C. (1937) Further studies on the inter-relationship of insects and fungi in the deterioration of felled Norway pine logs
J.Agric.Res., 55: 129-140
- Leseigneur, L. (1972) Coléoptères Elateridae de la faune de France et de Corse
Bull.Mens.Soc.Linn.Lyon, 41(suppl.): 1-379
- Liskenne, G. (1986) Nouvelles localisations d'un Silphidae dans les Alpes, et d'*Agrilus guerini* Lacordaire (Col.Buprestidae) en Ardeche
L'Entomologiste, 42: 77-80
- Loser, S. (1977) Rote Liste der im nordlichen Rheinland gefährdeten Käferarten (Coleoptera) mit einer Liste von Bioindikatoren, 1
Entomol. Blätter (Krefeld), 73 (Sonderheft): 1-39
- Lundberg, S., Baranowski, R. & Nylander, U. (1971) Några intressanta skalbaggsfynd i Halltorps hage
Ent.Tidskr., 77: 187-190
- MacDermot, E.T. (1973) A History of the Forest of Exmoor. David & Charles, Newton Abbot, 480pp.
- Mamaev, B.M. (1976) "Biology of wood-destroying insects" (in Russian) Itogi Nauki i Tekniki: Entomologia, 3. Moscow
- Martin, O. (1980) Status over nogle biller (smældere) fra gammel løvskov
Status over den danske plante- og dyreverden, 92-104
Miljøministeriet, Fredningsstyrelsen.
- Mateu, J. (1972) Les Insectes xylophages des Acacia dans les régions sahariennes
Publ.Inst.Zool., Fac.Cienc.Porto, No.116, 1-705.
- Matile, L. (1986) L'identité du "Ver de la tipule de l'agaric" de Réaumur, et notes taxonomiques sur les *Keroplatus* paléarctiques (Diptera, Mycetophilidae, Keroplatidae)
Annls.Soc.ent.Fr.(N.S.), 22: 353-367
- Mazzoldi, P. (1982) Contributo alla conoscenza degli insetti Coleotteri della provincia di Brescia
Publ.Ist.Ent.Univ.Pavia, No 17: 1-47; No 18: 1-58.

- Noirfalise, A. (1968) Aspects of forest management: ecological consequences of the intensive cultivation of resinous trees in the deciduous zone of temperate Europe
Nature and Environment, no.1: 28pp. Council of Europe, Strasbourg
- Osborne, P.J. (1965) The effect of forest clearance on the distribution of the British insect fauna
Proc. XII Int. Congr. Ent., London, 1964: 456-457
- Ozenda, P., Noirfalise, A., Tomaselli, R. & Trautmann, W. (1979) Vegetation Map of the Council of Europe Member States.
Nature and Environment Series, No. 16: 1-99
Council of Europe, Strasbourg
- Palm, R. (1951) Die Holz- und Rinden-käfer der nordschwedischen Laubbäume
Meddn. St. Skogsforsk. Inst., 40(2).
- Palm, T. (1956) En skalbaggsbiocönos i lind
Ent. T. Sverige, 77: 29-39
- Palm, T. (1959) Die Holz- und Rinden-Käfer der süd- und mittelschwedischen Laubbäume
Opusc. ent., suppl. 16.
- Parkin, E.A. (1940) The digestive enzymes of some wood-boring beetle larvae.
J. exp. Biol., 17: 364-377
- Paulus, H.F. (1980) Einige Vorschläge für Hilfsprogramme unserer gefährdeten Käfer
Natur und Landschaft, 55: 28-32
- Pavan, M. (1986) A European cultural revolution: the Council of Europe's "Charter on Invertebrates"
Council of Europe, Strasbourg, 51pp.
- Paviour-Smith, K. (1960) The fruiting bodies of macro-fungi as habitats for beetles of the family Ciidae (Coleoptera)
Oikos, 11: 43-71
- Paviour-Smith, K. & Elbourn, C.A. (1978) Some spiders of dead wood in living trees in Wythem Woods, near Oxford
Bull. Br. arachnol. Soc., 4: 213-220
- Peterken, G.F. & Harding, P.T. (1975) Woodland conservation in Eastern England: comparing the effects of changes in three study areas since 1946
Biol. Conserv., 8: 279-298
- Plank, S. (1983) Pilze an Holz im Fürstentum Liechtenstein
Jahrbuch des Historischen Vereins für das Fürstentum Liechtenstein, 80: 1-272
- Rabil, J. (1977) Ah, cette pauvre Grésigne
L'Entomologiste, 33: 26-28
- Rabil, J. (1988) Ah! Cette Grésigne! 6e Note: Lucanoidea et Scarabaeoidea
L'Entomologiste, 44: 217-222.
- Remmert, H. (1985) Was geschieht im Klimax-Stadium?
Naturwissenschaften, 72: 505-512
- Rutanen, I. (1985) Kovakuoriaishavaintoja Mäntsälästä
Notul. Ent., 65: 163
- Ryckaert, A. (1982) Herinneringen aan een merkwaardig biotop in de D.B.R.
Atalanta, 10: 26-30
- Sama, G. (1975) Su alcuni interessanti Cerambicidi della Fauna Italiana
Boll. Ass. Rom. Ent., 30, Nos 1-4: 46-53.

- Savely, H.E. (1939) Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs
Ecol. Monogr., 9: 321-385
- Schaefer, L. (1949) Les Buprestides de France
Miscellanea Entomologica, 16(suppl.): 1-511.
Editions scientifiques du cabinet entomologique E. le Mout, Paris
- Schaefer, L. (1955) Les Buprestides de France, supplement
Ibid., 22: 1-41
- Schaefer, L. (1961) La biocénose coléoptérologique du Pin de Saltzmann dans l'Herault
Ann. Soc. hort. hist. nat. Herault, 101(3): 157-179
- Schaefer, L. (1984) Les Buprestides de France, Mise à jour 1983
Ibid., 50: 1-15
- Schimitschek, E. (1953-1954) Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald
Z. ang. Ent., 34: 178-215, 513-542; 35: 1-54
- Shirt, D.B. (ed.), (1987) Insects. British Red Data Books, 2: 402 pp., Nature Conservancy Council, Peterborough
- Smith, C.D. (1979) Western Mediterranean Europe: a historical geography of Italy, Spain and Southern France since the neolithic. Academic Press, London. 453pp.
- Snow, W.E. (1956) Vertical and horizontal stratification of insect communities in wet tree cavities.
Proc. 10th. Cong. Ent., 2: 697
- Soderstrom, L. (1988) The occurrence of Epixylic Bryophyte and Lichen Species in an Old Natural and a Managed Forest Stand in Northeast Sweden.
Biol. Conservation, 45: 169-178.
- Speight, M.C.D. (1973) Outdoor recreation and its ecological effects: a bibliography and review. Discussion papers in conservation, No. 4: 1-35. University College, London
- Speight, M.C.D. (1984) Invertebrates
European Nature Conservation: twenty years of activities: 19 Council of Europe, Strasbourg
- Speight, M.C.D. (1985) The plight of the invertebrates in Europe
Bull. Ir. biogeog. Soc., No. 8: 111-113.
- Speight, M.C.D. (1985b) The extinction of indigenous *Pinus sylvestris* in Ireland: relevant faunal data
Ir. nat. J., 20: 449-453
- Speight, M.C.D. (1986) Criteria for the selection of insects to be used as bio-indicators in nature conservation research
Proc. 3rd. Eur. Cong. Ent., Amsterdam, pt. 3: 485-488
- Speight, M.C.D. (1986b) La conservation des invertébrés: folie ou nécessité, illusion ou réalité
Bull. Rech. Agron. Gembloux, 21: 245-254
- Speight, M.C.D. (1987) *Achalcus melanotrichus*, *Systemus leucurus* and *S. pallipes* (Diptera: Dolichopodidae) new to Ireland, bred from rot-holes in *Betula*, *Fagus* and *Acer pseudoplatanus*, with a comment on the significance of these records
Ir. nat. J., 22: 250-252
- Speight, M.C.D. (1988) *Doros destillatorius*, espèce nouvelle pour la France, avec désignation de types des deux espèces Européennes du genre *Doros*, description de leurs pupes et clés de détermination des adultes et des pupes
Bull. Soc. ent. Fr., 92: 193-200.

- Speight, M.C.D., Anderson, R. & Luff, M.L. (1983) An annotated list of the Irish ground beetles (Col., Carabidae plus Cicindelidae)
Bull.Ir.biogeog.Soc., no.6: 25-53
- Stammer, H.-J. (1933) Die Metamorphose der Syrphide Temnostoma vespiforme(L.) und die eigenartigen Anpassungen der Larve dieses Tieres an das bohren im Holz(Dipt.)
Z.f.Morphol.Okol.d.Tiere, 26:437-446
- Stanek, V.J. (1984) Encyclopédie des insectes: Coléoptères
Grund, Paris. 352pp.
- Stevens, G.C. (1986) Dissection of the species-area relationship among wood-boring insects and their host plants
Am.Nat., 128: 35-46
- Stubbs, A.E., (1972) Wildlife Conservation and dead wood
J.Devon Nat.Trust, 1972(suppl.): 1-18
- Swift, M.J. (1977) The ecology of wood decomposition.
Sci.Prog., Oxf., 64: 175-199
- Swift, M.J. (1982) Basidiomycetes as components of forest ecosystems
In: Frankland et al(eds.): 307-337
- Swift, M.J., Healey, I.N., Hibberd, J.K., Sykes, J.K., Bampoe, V. & Nesbitt, M.E. (1976) The decomposition of branch wood in the canopy and floor of a mixed deciduous woodland
Oecologia, 26: 139-149
- Tassi, F. (1962-63) Appunti per una migliore conoscenza dei Coleotteri Buprestidi del Lazio
Boll.Ass.Romana Ent., 16(4): 1-2,31; 17(1): 4-6; 17(2-3): 7-8; 17(4): 1-3
- Tassi, F. (1964) Coleotteri Cerambycidi dei Monti Sibillini e dei Monti Picentini
Mem.Mus.Civ.Stor.Nat.Verona, 12: 21-39
- Tassi, F. (1966) Ricerche zoologiche sul massiccio del Pollino (Lucania-Calabria), n.32 : Coleoptera, Cerambycidae
Ann.Inst.Mus.Zool.Univ.Napoli, 17: 1-65
- Tassi, F. (1968) Ricerche sulla Coleotterofauna xilofaga delle stazioni residuali di Abete bianco appenninico
Boll.Accad.Gioenia, Ser.4, 9: 371-381
- Thiede, U. (1977) Untersuchungen über die Arthropodenfauna in Fichtenforsten (Populationsökologie, Energieumsatz)
Zool.Jb.Syst., 104: 137-202
- Thiele, H.O.(1956) Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Walddtypen des Niederbergischen Landes.
Z.angew.Ent., 39: no.3: 316-367
- Travé, J. & Duran, F. (1971) Développement et comportement en laboratoire de Neoribates gracilis Travé (Acarien Oribate)
Vie et Milieu, 22: 79-89
- Tubbs, C.R. (1968) The New Forest: an ecological history. David & Charles, Newton Abbot, 248pp.
- Tubbs, C.R. (1976) Woodlands: their history and conservation.
In: Warren, A. & Goldsmith, F.B. (eds.) Conservation in Practice, 131-143, Wiley, London.
- Usher, M.B.(ed.)(1986) Wildlife Conservation Evaluation
Chapman & Hall, London
- Vaisanen, R. (1982) Vanishing and vulnerable Diptera of Finland
Notul.Ent., 62: 111-121
- Van Tol, J. & Verdonk, M.J. (1986) Threatened dragonflies (Odonata) of Europe
Proc.3rd.Eur.Cong.Ent., pt.3: 501-504

- Van Vuure, T. (1983) Over de relatie tussen dode bomen en de niet-vliegende zoogdieren
Nederlands Bosbouwtijschrift, 55: 100-105
- Verrall, G.H. (1901) Platypozidae, Pipunculidae and Syrphidae of Great Britain. British Flies. 8. London, 691pp.
- Viedma, M.G. (1963) Larvas de Coleopteros II: determinacion de familias
Bol.Serv.Pl.For., 6: 103-121
- Villiers, A. (1978) Cerambycidae. Faune des Coléoptères de France, 1. Editions Lechevalier, Paris. 611pp.
- Vincent, R. (1982) Nouvelles observations sur Akimerus schaefferi (Col., Cerambycidae)
L'Entomologiste, 38: 1-8
- Voute, A.M. (1983) De betekenis van holle bomen voor onze inheemse vleermuizen
Nederlands Bosbouwtijschrift, 55: 91-99
- Wallace, H.R.(1953) The ecology of the insect fauna of pine stumps
J.anim.Ecol., 22: 154-171
- Wallwork, J.A. (1970) Ecology of soil animals
McGraw-Hill, London. 283pp.
- Wallwork, J.A.(1976) The distribution and diversity of soil fauna. Academic Press, London. 355pp.
- Wormell, P. (1977) Woodland insect population changes on the Isle of Rhum in relation to forest history and woodland restoration
Scottish Forestry, 31: 13-33
- Zanghieri, P. (1969) Repertorio sistematico e topografico della flora e fauna vivente e fossile della Romagna. I-IV.
Mus.civ.St.nat.Verona, Mem.f.s., No.1 (Verona).



Akimerus
schaefferi
(after/après
Villiers, 1978)

ANNEXE 1 : Espèces d'insectes saproxyliques utiles à l'identification des forêts d'importance internationale dans le domaine de la conservation de la nature

NOTE

Les quelque 200 espèces énumérées ci-dessous ont été sélectionnées en fonction des critères énoncés au premier chapitre du présent rapport. Mais il en existe d'autres, également susceptibles d'inclusion, appartenant à des groupes taxonomiques non mentionnés ci-dessous (voir chapitre 5, section 5.2). Les espèces utilisées dans le cadre d'une évaluation particulière de site dépendront, dans une large mesure, des spécialistes qui prêteront leur concours. Si les groupes taxonomiques auxquels appartiennent la plupart des espèces énumérées ci-après ont été inclus, c'est en raison de la disponibilité probable en général de spécialistes de ces groupes.

COLEOPTERA

Boridae: *Boros schneideri* (Panzer)

Buprestidae: *Acmaeodera degener* (Scopoli); *A. revelierei* Mulsant; *A. tassii* Schaefer; *Agrilus ater* (L.); *A. beaupreii* Thery; *A. convexicollis* Redtenbacher; *A. curtulus* Mulsant & Rey.; *A. grandiceps* Kiesenwetter; *A. guerini* Lacordaire; *A. hastulifer* Ratzeburg; *A. massanensis* Schaefer; *A. mendax* Mannerheim; *A. perisi* Cobos; *A. pseudocyaneus* Kiesenwetter; *Anthaxia bicolor* Faldermann; *A. castilliana* Obenberger; *A. ceballosi* Escalera; *A. espanoli* Cobos; *A. midas* Kiesenwetter; *A. segurensis* Obenberger; *Buprestis flavoangulata* (Faimaire); *B. octoguttata* L.; *B. sanguinea* Fab.; *B. splendens* L.; *Chalcophora intermedia* (Rey); *C. mariana* (L.); *Dicerca acuminata* (Pallas); *D. aenea* (L.); *D. alni* (Fischer de Waldheim); *D. berolinensis* (Herbst); *D. herbsti* Kiesenwetter; *D. moesta* (Fabricius); *Eurythra austriaca* (L.); *E. quercus* (Herbst); *Kisanthobia ariasi* (Robert); *Latipalpis plana* (Olivier); *Ovalisia solieri* (Castelnau & Gory); *Phaenops formaneki* Jakobson; *P. knoteki* Reiter; *P. sumptuosa* (Abeille de Perrin)

Carabidae: *Carabus auronitens* L.; *C. intricatus* L.

Cerambycidae: *Acanthocinus reticulatus* (Razoumowsky); *A. henschi* Reitter; *A. xanthoneurus* Mulsant; *Acanthoderes clavipes* (Schrank); *Aegosoma scabricorne* (Scopoli); *Akimerus schaefferi* (Laicharting); *Anaera similis* (Laicharting); *Anisorus quercus* (Goetz); *Anoplodera sexguttata* (Fabricius); *Brachyleptura strangulata* (Germar); *Callimellum abdominale* (Olivier); *Cerambyx cerdo* L.; *Chlorophorus herbsti* (Brahm); *C. hungaricus* Seidl.; *Cornumutilla quadrivittata* (Gebler); *Cortodera aspromontana* G. Muller; *Cyrtoclytus capra* (Germar); *Glaphyra marmottani* (Brisout); *Hesperophanes pallidus* (Olivier); *Icosium tomentosum* Lucas; *Lamia textor* (L.); *Leioderus kollari* Redtenbacher; *Leiopus punctulatus* (Paykull); *Leptura arcuata* Panzer; *L. aurulenta* Fabricius; *L. scutellata* (Fabricius); *Mesosa curculionoides* (L.); *M. myops* (Dalman); *Monochamus urussovi* (Fischer v. Waldheim); *Morimus funereus* Mulsant; *Necydalis major* L.; *N. ulmi* Chevrolat; *Notorrhina punctata* (Fabricius); *Nustera distigma* (Charpentier); *Oxymirus cursor* (L.); *Oxypleurus nodieri* Mulsant; *Pogonocherus eugeniae* Ganglbauer; *Prinobius scutellaris* (Germar); *Rhamnusium bicolor* (Schrank); *Rhopalopus femoratus* (L.); *R. insubricus* (Germar); *R. macropus* (Germar); *R. ungaricus* Herbst; *Saperda perforata* (Pallas); *Saphanus piceus* (Laicharting); *Tragosoma deparium* (L.); *Tetrops starki* Chevrolat

Cetoniidae: *Cetonischema aeruginosa* (Drury); *Eupotosia koenigi* (Reitter); *Gnorimus decempunctatus* Helf.; *G. octopunctatus* (Fabricius); *Liocola lugubris* (Herbst); *Osmoderma eremita* (Scopoli); *Trichius sexualis* Bedel
Cucujidae: *Cucujus cinnaberinus* (Scopoli); *Laemophloeus corticinus* Erichson; *Notolaemus castaneus* (Erichson); *Prostomis mandibularis* Fabricius
Elateridae: *Ampedus cardinalis* Schiodte; *A. elegantulus* Schonherr; *A. fontisbellaquei* Iablokoff; *A. hjorti* Rye; *A. megerlei* (Lacordaire); *A. nigerrimus* (Lacordaire); *A. quadrisignatus* (Gyllenhal); *A. ruficeps* (Mulsant et Guillebeau); *Anchastus acuticornis* (Germar); *Anostirus parumcostatus* (du Buysson); *Athous mutilatus* Rosenhauer; *Cardiophorus anticus* Erichson; *C. gramineus* (Scopoli); *Denticollis rubens* Piller & Mitterpacher; *Elatr ferrugineus* L.; *Ischnodes sanguinicollis* Panzer; *Lacon fasciatus* (L.); *L. lepidopterus* (Panzer); *L. querceus* (Herbst); *Limoniscus violaceus* (Muller); *Megapenthes lugens* (Redtenbacher); *Orthitales serraticornis* (Paykull); *Porthmidius austriacus* (Schränk)
Lucanidae: *Aesalus scarabaeoides* (Panzer); *Ceruchus chrysomelinus* (Hochenwarth); *Dorcus musimon* Gene; *Pseudolucanus barbarossa* Fabricius
Oedemeridae: *Ditylus laevis* (Fabricius); *Ischnomera cyanea* (Fabricius)
Peltidae: *Grynocharis oblonga* (L.); *Peltis grossa* (L.);
Pythidae: *Pytho abieticola* Sahlberg; *P. depressus* (L.); *P. kolwensis* C.R. Sahlberg
Rhysodidae: *Clinidium canaliculatum* Costa; *Rhysodes germari* Ganglebauer; *R. sulcatus* (Fabricius)

DIPTERA

Canthylloscelidae: *Hyperoscelis eximia* (Boheman)
Coenomyiidae: *Coenomyia ferruginea* (Scopoli)
Keroplatidae: *Keroplatus tipuloides* Bosc
Pachyneuridae: *Pachyneura fasciata* Zetterstedt
Stratiomyidae: *Berkshiria hungarica* (Kertész); *Odontomyia annulata* (Meigen); *Clitellaria ephippium* (Fabricius)
Syrphidae: *Brachyopa bicolor* (Fallen); *B. ferruginea* (Fallen); *B. panzeri* Goffe; *B. vittata* Zetterstedt; *Brachypalpus chrysites* Egger; *B. valgus* (Panzer); *Caliprobola speciosa* (Rossi); *Callicera aenea* (Fabricius); *C. aurata* (Rossi); *C. loewi* Verrall in Collin; *C. macquarti* Rondani; *C. rufa* Schummel; *C. spinolae* Rondani; *Ceriana conopoides* (L.); *Chalcosyrphus eunotus* (Loew); *C. femoratus* (L.); *C. jakobsoni* (Stackelberg); *C. pigra* (Fabricius); *C. valgus* (Gmelin); *Criorhina pachymera* Egger; *Doros destillatorius* Mik; *Ferdinandea aurea* Rondani; *F. ruficornis* (Fabricius); *Lejota ruficornis* (Zetterstedt); *Mallota dusmeti* Andreu; *M. fuciformis* (Fabricius); *M. megilliformis* (Fallen); *Milesia crabroniformis* (Fabricius); *M. semiluctifera* (Villeneuve); *Myolepta difformis* Czerny & Strobl; *M. helvetica* (Wainwright); *M. nigritarsis* Coe; *M. obscura* Becher; *M. potens* (Harris); *M. vara* (Panzer); *Pocota personata* (Harris); *Psarus abdominalis* (Fabricius); *Psilota anthracina* Meigen; *Sphecomyia vespiiformis* Gorski; *Sphiximorpha subsessilis* (Illiger in Rossi); *Spilomyia boschmai* Lucas; *S. digitata* (Rondani); *S. diophthalma* (L.); *S. manicata* (Rondani); *S. saltuum* (Fabricius); *Temnostoma apiforme* (Fabricius); *Xylota fulviventris* Bigot; *X. meigeniana* (Stackelberg); *X. suecica* (Ringdahl)
Tipulidae: *Ctenophora elegans* (Meigen); *C. festiva* Meigen;

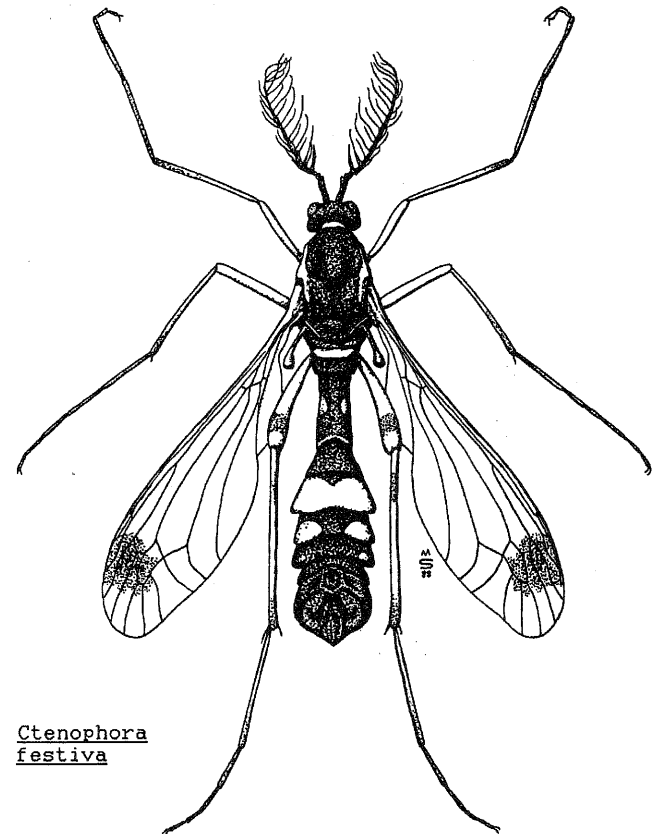
C. flaveolata (Fabricius); *C. guttata* Meigen; *C. ornata* Meigen; *Tanyptera nigricornis* (Meigen)
Xylomyiidae: *Solva interrupta* Pleske; *S. maculata* (Meigen)

HEMIPTERA

Aradidae: *Aradus angularis* J. Sahlberg; *A. anisotomus* Puton; *A. aterrimus* Fieber; *A. bimaculatus* Reuter; *A. brevicollis* Fallen; *A. conspicuus* Herrich-Schaeffer; *A. erosus* Fallen; *A. laeviusculus* Reuter; *A. signiticornis* F. Sahlberg; *A. truncatus* Fieber; *Mezira tremulae* (Germar)

HYMENOPTERA

Orussidae: *Orussus abietinus* (Scopoli); *O. henschi* Mocsary; *O. unicolor* Latreille
Siricidae: *Tremax alchymista* Mocsary; *T. fuscicornis* (Fabricius); *T. magus* (Fabricius)
Xiphydriidae: *Konowia betulae* Enslin; *K. guntionensis* Zambou; *K. megapolitana* Brauns; *Xiphydria camelus* (L.); *X. longicollis* (Geoffroy); *X. picta* Konow; *X. prolongata* (Geoffroy)



Ctenophora
festiva

ANNEXE 2 : Forêts européennes identifiées comme étant
d'importance potentielle internationale en raison de
leur faune d'invertébrés saproxyliques

NOTE : Dans la list : B/P/P/P = Betula/Picea/Pinus/Populus tremula,
: C/F/Q/ = Carpinus/Fagus/Quercus

AUSTRIA / AUTRICHE

Baden, 8 Wien (Niederösterreich): Fagus
Gams b. Heiflau (Steiermark): Fagus/Picea
Gesaeuse (Steiermark): Fagus/Picea
Geschriebenstein Mt. (Burgenland): Fagus/Quercus/Pinaceae
Gruenburg, Auwald (Oberösterreich): Fagus/Tilia/Picea etc.
Herberstein, Tierpark, Schloss Herberstein (E.Steiermark):
Quercus/Castanea/Fraxinus
Hoergas, N.Graz (Steiermark): Fagus/Picea
Kaltenleutgeben (Niederösterreich): Fagus/Quercus
Lainzer Tiergarten (Wien, W.): Quercus/Fagus
Laxenburg (Niederösterreich): Quercus
Lunz am See (Niederösterreich): Picea
Moedling (Niederösterreich): Fagus etc.
Molln (Oberösterreich): Fagus/Picea
Mur-Auen, zwischen Mureck und Radkersburg (S.Styria):
Quercus/Salix/Populus/Ulmus
Perchtoldsdorf (Wien/Niederösterreich): Quercus/Carpinus
Pfenningberg (Oberösterreich): mixed
Pitten (Niederösterreich): Picea
Prater, Auwaldrest (Wien 2): Populus etc.
Purkersdorf, Wien, W. (Niederösterreich): Quercus/Fagus
Reichraming (Oberösterreich): Fagus/Picea
Schneeberg (Niederösterreich): Picea/Fagus
Schoberstein, Ennstal Mt., (Oberösterreich): Fagus/Picea
Tullnerbach, Wienerwald (Niederösterreich): Fagus/Quercus
Wechselalpe Mt., (Niederösterreich): Picea

BELGIUM / BELGIQUE

Bois d'Olfagne (Tenneville), FR 75: Fagus
Bois du Chateau Brien (Lembeek), ES 81: Fagus
Hertogenwald Oriental, district 49 (Alt-hattlich), KB 90: Fagus
Nisramont (Rive droite, lac Nadrin), FR 95: Quercus/Acer/Betula
Poncelles (Titigny), FR 80: Alnus

CYPRUS / CHYPRE

Tripylos NR, Paphos Forest: Cedrus/Pinus.

DENMARK / DANEMARK

Bognaes Storskov (NEZ), UB 17: Fagus/Quercus
Draved Skov (SJ), MF 99: Alnus/Corylus/Quercus/Tilia
Frijsenborg, Lille Dyrehave (EJ), NH 53: Fagus/Quercus
Jaegersborg Dyrehave (NEZ), UB 48: Fagus
Jaegerspris Nordskov (NEZ), PG 80/PG 89: Alnus/Quercus
Kastrup Dyrehave (SZ), PG 63: Fagus/Quercus
Krenkerup Haveskov (LFM), PF 77: Fagus/Quercus
Maltrup Skov (LFM), PF 67: Fagus/Quercus
Nørholm skov, 32U MG77 (S Jutland): Quercus
Susserup Skov (SZ), PG 64: Fagus/Fraxinus/Quercus
Vallø Dyrehave (SZ), UB 24: Fagus

FEDERAL REPUBLIC OF GERMANY / REPUBLIC FEDERALE D'ALLEMAGNE

Baumweg (27 km. S. of Oldenburg) 52 54'N, 8 9'E: C/F/Q
 Ellernbusch (10 km. N. of Oldenburg) 53 14'N, 8 14'E: F/Q
 Elm (20 km. S.E. of Braunschweig) 52 11'N, 10 51'E: Alnus/
 Fagus/Picea/Quercus

Hartz mountains (SE of Hanover): Fagus/Picea/Sorbus aucuparia
 Kleiner Berg (18 km. S. of Osnabruck) 52 07'N, 8 07'E: Prunus
 avium

Mansholter Holz (10 km. N.W. of Oldenburg) 53 13'N, 8 06'E:
 Fagus/Quercus

Schönbuch, N. of Tübingen (Baden-Württemberg): Fagus/Quercus
 Staatsforst Hasbruch (23 km. ESE of Oldenburg) 53 04'N, 8 29'E:
 C/F/Q

Staatsforst Neuenburg (29 km. NNW of Oldenburg) 54 24'N, 7 59'E:
 C/F/Q

Staatsforst Palsterkamp (12 km. S. of Osnabruck) 52 9'N, 8 06'E:
 Fraxinus

Urwald an der Sababurg (30 km. N. of Kassel) 51 32'30"N, 9 30'
 30"E: Fagus/Quercus

FINLAND / FINLANDE

Hirvihaaran Metsäkulma, Uudenmaan lääni, Mäntsälä: B/P/P/P

Koli, Pohjois-Karjalan lääni, Lieksa: B/P/P/P

Kolmikanta, Mikkelin lääni, Mäntyharju: B/P/P/P

Kotisten aarnialue, Hämeen lääni (EH) Laami, Evo: B/P/P/P

Oulanka, Oulun lääni (KS) Kuusamo: Picea/Pinus

Pallosenvaara, Pohjois-Karjalan lääni (PK), Ilomantsi (Lieksa):
 B/P/P/P

Pisavaara, Lapin lääni (PP), Rovaniemi/Tervola: Picea/Pinus

Pyhän-Hakki, Keski-Suomen lääni (PH), Saarijärvi: Picea/Pinus

Scitsemäinen, Hämeen lääni/Turun ja Porin lääni, Kuru/Ikaalinen:
 Picea/Pinus

Vesijako, Hämeen lääni (EH), Padasjoki: Picea/Pinus

FRANCE

Aitone (Corsica): Pinus spp.

Baranette, à coté du lac d' Oredon (Hautes Pyrénées): Picea/
 Pinus uncinata

Belésta F.de, nr.Carcassonne (Aude/Ariège): Picea

Blois, F.de (Loir-et-Cher): Quercus

Born, F.d. (Dordogne): C/F/Q

Boulogne (Loir et Cher): C/F/Q

Bragues, F.de (Ariège): Pinus

Carenca, vallée de la (Pyrénées Orientales): Pinus uncinata

Carlencas, F.de (Hérault): Pinus spp.

Cîteau (Bourgogne): Quercus

Compeigne (Oise): C/F/Q

Creux de l'Envers (Jura): Abies/Fagus

Fontainebleau (Seine et Marne): C/F/Q

Grésigne (Tarn): C/F/Q

Hasenlach-Kopf (S face), F Domaniale de Kruth (Haut-Rhin): Abies

Iraty (Pyrénées Atlantiques): Fagus/Abies

Loches (Indre et Loire): C/F/Q

Massane (Pyrénées Orientales): Fagus/Quercus/Acer

Montargis (Loiret): C/F/Q

Morvan, Mont de (Nièvre): Quercus

Orient (Aube): C/F/Q

Orléans (Loiret): C/F/Q

Ospédale (Corsica): Pinus spp.

Osthouse (Bas-Rhin): C/F/Q

Othe (Yonne/Aube): C/F/Q

Raismes (Valenciennes): Quercus

St.Baume (Var): C/F/Q + Taxus

St.Guilhem, F.de (Hérault): Pinus spp.

Tronçaux (Allier): C/F/Q + Pinus

Vizzarone (Corsica): Fagus

GREECE / GRECE

Cephalonia Nat.Pk. (Cephalonia), slopes of Mt.Enos: Abies
 cephalonica.

Chelmos, Mt., at 1400-1600m (N.Pelopponese): Pinaceae

Olympos, Mt., N.E.slope at 1400-1600m: Pinus spp.

Parnassos, Mt., E.slopes at 1500-1800m: Abies alba

Taygetos Oros, E.slopes nr. Anavriti, at 1400-1600m,

Peloponnesos: Pinaceae

Timfristos, Mt., E.slopes at 1500m, pass between Timfristos and
 Karpenision: Abies alba

ITALY / ITALIE

Aquasanta, Monti Sibillini (Marche): C/F/Q

Bolzano (Trentino): Quercus/Castanea/Fagus/Picea

Bosco della Fontana (Mantova): Carpinus/Quercus

Caldes, F.d., Sezioni 12-15, Valle di Sole (Sole): Picea

Lessini, F.d. Monti, Comune di Ala (Trento): Abies/Fagus/Picea

Magnifica, F.d. Comunità di Fiemme, Dist.7, Valle di Fiemme

(Fiemme): Larix/Picea/Pinus cembra

Sasso Fratino, Casentinesi forests (Emilio-Romagna): Fagus/Abies

Sibilla, Monte (Marche): C/F/Q

Pieve di Denno, Sez.70 (Trento): Abies/Larix

Torrichio, Riserva naturale del Monte (Maserata): C/F/Q

LIECHTENSTEIN

Garselli-Zigerberg, Saminatal: Abies/Picea/Acer/Fagus

Poskahalde (Triesen): Quercus/Fagus/Fraxinus/Picea

NORWAY / NORVEGE

Kragerø (Kragerø/Telemark): Betula/Quercus/Alnus

Nes, Jernverk (Tvedestrand/Aust-Agder): Betula/Quercus/Alnus

Odal, Ser-Odal, Nord-Odal (Hedmark): Pinus/Picea/Betula

Rauøy, Onsøy (Ostfold): Fraxinus/Quercus/Ulmus

Reier, Moss, NL 921-895 (Ostfold): Quercus/Tilia/Fraxinus

Risør (Risør/Aust-Agder): Quercus/Pinus/Picea

SPAIN / ESPAGNE

Cazorla y Segura, Sierra d. El Pozo (Gárr): Pinus/Quercus

Dehesa d.l. Alfaguara, Sierra d.Maria (Almería): Pinus/Quercus

Hayedo d.Montejo, Monteyo d.l. Sierra (Madrid): Fagus/Quercus

Iraty, bosque d' (Navarre): Picea/Fagus

Montseny, monte del (Lerida): Fagus/Abies

Pijaral, El, Tenerife (Islas Canarias): Laurus/Ilex/Prunus/

San Privat de Bas, 600-800m ("Nr.Orlot, N.E.Spain"): Castanea

Pinar de Garafia, La Palma (Islas Canarias): Pinus canariensis

Pinar, El, Sierra de Grazalema (Cadiz): Abies pinsapo/Quercus
 faginea

Pinsapar, El, Sierra d.l. Nieves od. Tolox (Malaga): Abies
 pinsapo/Quercus/Fagus/Ilex

SWEDEN / SUEDE

Båtfors region (Uppland): Quercus/Populus/Picea
 Birt-järnsberget (Dalarna): Picea
 Bjärka Säby region (Östergötland): Quercus
 Bjurkärr, 56.37'N, 13.79'E: Fagus
 Blåkölen (Norrbotten): Picea
 Ekön (Södermanland): Tilia
 Eldgarn (Uppland): Tilia
 Gotska Sandön (Gotland): Pinus
 Granberget (Norrbotten): Picea
 Håckeberga (Skåne): Fagus
 Hallands Väderö (Skåne): Fagus
 Halltopshage (Öland): Quercus
 Hornsö (Småland): Fagus
 Klöverträsk (Norrbotten): Populus
 Krokliden, 65.52'N, 21.20'E: Pinus/Populus tremula
 Kuusivaara, 66.40'N, 23.0'E: Picea
 Maltesholm, 55.55'N, 13.98'E: Fagus
 Muddus (Lapland): Pinus
 Norra Kivill (Småland): Pinus
 Örups almskog (Skåne): Ulmus
 Paskatieva, 66.40'N, 22.30'E: Pinus
 Reivo, 65.47'N, 19.0'E: Pinus
 Skäralid (Skåne): Fagus
 Spjutöerget, 65.30'N, 20.3'E: Pinus
 Strömserum (Småland): Quercus
 Strömsholm (Västmanland): Quercus/Ulmus
 Tinäset, 60.12'N, 16.43'E: Populus
 Tromtö, 56.10'N, 16.38'E: Fagus
 Vändåtberget, 63.58'N, 18.18'E: Picea
 Värlebo, 57.03'N, 16.53'E: Fagus
 Värnanäs, 56.30'N, 16.08'E: Fagus

SWITZERLAND / SUISSE

Aletschwald, 2000m (Valais): Pinus
 Bois de Chênes, Ferreyres-la-Sarraz (Vaud): Quercus/Buxus
 Bois de Finges/Pfynwald, Communes Scerres (Valais):
 Pinus/Betula
 Derborence (Valais): Picea/Pinus
 Parc Nation Suisse (Graubünden): Pinus spp.

UNITED KINGDOM / ROYAUME-UNI

Abernethy (Inverness): Pinus
 Epping (Essex): C/F/Q
 Moccas Pk. (Hereford/Worcester): Fagus/Quercus
 New Forest (Hampshire): Fagus/Quercus
 Windsor Forest/Windsor Gt.Pk. (Berkshire): Fagus/Quercus

ANNEXE 3 : Recommandation du Comité des Ministres du Conseil
 de l'Europe concernant la protection des organismes
 saproxyliques et leur biotopes.

La recommandation produite par l'expert comme partie intégrante de ce rapport a été étudiée par les comités compétents du Conseil de l'Europe et, après révision, approuvée par le Comité des Ministres. Seulement une des recommandations n'est pas arrivée à figurer dans le document final. Il s'agit de l'usage judicieux du brûlage contrôlé, lequel devrait être reconnu comme un outil approprié de gestion dans les forêts qui sont connues pour abriter des invertébrés saproxyliques associés au bois brûlé (un des groupes des organismes forestiers d'Europe le plus menacé). Le texte final approuvé par le Comité des Ministres a été publié sous forme de Recommandation R (88) 10 (reproduit ci-dessous). Les agences responsables de la conservation de la nature dans les Etats membres du Conseil de l'Europe ont été informées de l'existence de cette Recommandation. Les individus et organisations chargés de la conservation de la faune et de la flore des forêts anciennes de l'Europe devraient avoir présente à l'esprit cette recommandation au cas où il faudrait rappeler ses dispositions aux agences de conservation et aux gestionnaires des forêts.

* * * * *

Le Comité des Ministres, en vertu de l'article 15.b du Statut du Conseil de l'Europe,

Tenant compte de la Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe du 19 septembre 1979 qui énumère un certain nombre d'insectes saproxyliques, et notamment de son article 4 sur la protection des habitats;

Tenant compte de sa Résolution (76) 17 relative au Réseau européen de réserves biogénétiques ainsi que de sa Recommandation n° R (86) 10 concernant la Charte sur les invertébrés;

Se référant à sa Recommandation n° R (88) 11 relative aux forêts anciennes naturelles et semi-naturelles;

Se référant à l'étude sur les invertébrés saproxyliques et leur conservation élaborée à la demande du Comité européen pour la sauvegarde de la nature et des ressources naturelles et publiée dans la collection Sauvegarde de la nature;

Considérant que la diversité de la faune sauvage est indispensable au maintien de l'équilibre biologique des écosystèmes et que les invertébrés y jouent un rôle déterminant souvent sous-estimé et nécessitant des études approfondies;

Reconnaissant l'intérêt scientifique, éducatif, culturel, récréatif, esthétique et intrinsèque des organismes saproxyliques et qu'à ce titre ils font partie intégrante du patrimoine naturel européen;

Constatant qu'en Europe un grand nombre d'espèces d'organismes saproxyliques sont en voie de disparition et que beaucoup d'autres risquent de le devenir si leur déclin continue;

Constatant que la situation alarmante des organismes saproxyliques est principalement imputable à la perte ou à la détérioration de leur habitat par suite notamment de la disparition ou de l'exploitation intensive des forêts naturelles;

Considérant que les invertébrés saproxyliques sont d'excellents bioindicateurs des conditions naturelles des forêts européennes les plus intéressantes et les plus caractéristiques,

Recommande aux gouvernements des Etats membres:

1. d'accorder, lors des décisions de mise en protection des forêts naturelles, priorité aux forêts possédant une flore et une faune très diversifiées d'organismes saproxyliques;
2. de préserver toutes les forêts naturelles anciennes étant donné leur rôle fondamental pour la conservation des organismes saproxyliques;
3. de considérer l'opportunité de recenser les organismes saproxyliques lors de l'évaluation de la valeur des forêts pour la conservation de la nature, en particulier lorsque l'objectif est de rétablir dans une zone protégée des conditions propices au développement de la forêt naturelle;

4. de gérer les forêts protégées en tenant compte des conditions locales de manière à favoriser le maintien de la flore et de la faune saproxyliques, par exemple en prenant les mesures suivantes :
 - éviter autant que possible le prélèvement de bois et branchages tombés et des arbres morts ;
 - éviter toute activité humaine excessive dans les forêts naturelles et anciennes protégées qui sont importantes pour la conservation des invertébrés saproxyliques ;
 - élargir la zone protégée lorsqu'elle ne contient que de petites enclaves de vieux arbres ;
 - définir des zones spéciales où le bois et les arbres morts seront laissés intacts dans les forêts où il ne semble pas souhaitable de prendre ces mesures pour l'ensemble de la zone ;
5. de faire appel à la coopération et à la compétence des gestionnaires de forêts ; les informer du rôle bénéfique des organismes saproxyliques pour la dynamique de la forêt, et de la nécessité de considérer les vieux arbres et le bois mort comme des éléments importants de l'écosystème forestier plutôt que comme des causes de propagation de maladies, particulièrement dans le cas de feuillus âgés au sein de forêts commerciales de conifères, ou *vice versa* ;
6. d'encourager des études approfondies sur l'écologie des espèces saproxyliques menacées peu connues, de façon à définir d'autres techniques de gestion des forêts favorables au maintien des populations de ces espèces ;
7. de prendre les mesures nécessaires pour permettre le retour d'espèces saproxyliques menacées dans les régions de l'Europe où elles ont disparu ;
8. d'encourager et de promouvoir l'éducation des visiteurs sur l'intérêt des organismes saproxyliques et sur la nécessité de conserver les arbres morts et le bois tombé à terre ;
9. de proposer l'inclusion au Réseau européen de réserves biogénétiques des forêts identifiées dans l'étude élaborée à la demande du Comité européen pour la sauvegarde de la nature et des ressources naturelles, reconnaissant ainsi leur importance internationale potentielle par les organismes saproxyliques qu'elles abritent ;
10. de s'assurer que, dans les pays où le maintien d'arbres morts et mourants est contradictoire aux règlements pour l'accès du public, certains sites soient exemptés de ces règlements de façon à permettre aux arbres de vieillir et de mourir de façon naturelle.

Collection Sauvegarde de la nature

1. Aménagement des forêts, 1968 (*épuisé*)
2. Eaux douces, 1968 (*épuisé*)
3. Animaux menacés, 1969 (*épuisé*)
4. Le rôle des pouvoirs locaux, 1971 (*épuisé*)
5. Conservation des sols, 1972 (*épuisé*)
6. Les régions menacées des Alpes et les mesures de prévention, 1974 (*épuisé*)
7. Pollution de l'air — Manuel d'expériences, 1975
8. Evolution et conservation des bocages européens, 1975
9. La gestion intégrée du patrimoine faunistique européen, 1975
10. Mammifères menacés en Europe, 1976
11. Les effets de la récréation sur l'écologie des paysages naturels, 1976 (*épuisé*)
12. Les landes à bruyère de l'Europe occidentale, 1976
13. La dégradation du maquis méditerranéen, 1977 (publication jointe avec l'Unesco) (*épuisé*)
14. Liste des plantes rares, menacées et endémiques en Europe, 1977 (*épuisé*)
15. Amphibiens et reptiles menacés en Europe, 1978 (*épuisé*)
16. Carte (échelle 1:3 000 000) de la végétation des Etats membres du Conseil de l'Europe, 1979 (*épuisé*)
17. Modèle cadre relatif à l'impact sur l'environnement dans l'optique d'un aménagement ou d'une planification intégrée du milieu naturel, 1980
18. Les poissons d'eau douce menacés en Europe, 1980
19. Les tourbières en Europe, 1980
20. Le comportement du public dans les zones protégées, 1981 (*épuisé*)
21. Les pelouses sèches en Europe, 1981
22. Les forêts alluviales en Europe, 1981 (*épuisé*)
23. Rhopalocères (papillons diurnes) menacés en Europe, 1981
24. Les oiseaux ayant besoin d'une protection spéciale en Europe, 1981 (*épuisé*)
25. Inventaire et classification des biocénoses marines benthiques de la Méditerranée, 1982
26. Les fermes urbaines, 1982
27. Liste des plantes rares, menacées et endémiques en Europe (édition 1982), 1983
28. La nature dans la ville, 1983
29. La végétation de l'arc alpin, 1983
30. La végétation halophile en Europe (prés salés), 1984
31. Les zones marines protégées, 1985
32. La végétation des dunes et bordures des plages européennes, 1985
33. Les répercussions écologiques de la construction et de l'exploitation de pistes de ski, 1986
34. Une pédagogie de l'environnement pour le milieu agricole — Expériences européennes, 1987
35. Invertébrés ayant besoin d'une protection spéciale en Europe, 1987
36. Développement de la faune et de la flore en territoire urbain, 1987
37. Conservation des biocénoses marines benthiques de la mer du Nord et de la Baltique, 1987
38. Protection des libellules (*Odonates*) et de leurs biotopes, 1988
39. Problèmes de conservation du sol, 1988
40. Textes adoptés par le Conseil de l'Europe dans le domaine de la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe, 1989
41. Biologie, statut et conservation du Phoque moine (*Monachus monachus*), 1989
42. Les invertébrés saproxyliques et leur protection, 1989

Sales agents for publications of the Council of Europe
Agents de vente des publications du Conseil de l'Europe

AUSTRALIA/AUSTRALIE
 Hunter Publications
 58A, Gipps Street
 AUS-3066 COLLINGWOOD, Victoria

AUSTRIA/AUTRICHE
 Gerold und Co.
 Graben 31
 A-1011 VIENNA 1

BELGIUM/BELGIQUE
 La Librairie européenne S.A.
 50, avenue Albert-Jonnart
 B-1200 BRUSSELS

CYPRUS/CHYPRE
 MAM
 The House of the Cyprus Book
 P.O. Box 1722
 CY-NICOSIA

DENMARK/DANEMARK
 Munksgaard
 Book and Subscription Service
 P.O. Box 2148
 DK-1016 COPENHAGEN K

FEDERAL REPUBLIC
 OF GERMANY/
 RÉPUBLIQUE FÉDÉRALE
 D'ALLEMAGNE
 Verlag Dr. Hans Heger
 Herderstraße 56
 Postfach 20 13 63
 D-5300 BONN

FINLAND/FINLANDE
 Akateeminen Kirjakauppa
 Keskuskatu 1
 P.O. Box 128
 SF-00101 HELSINKI

GREECE/GRÈCE
 Librairie Kauffmann
 28, rue Stadiou
 GR-ATHENS 132

ICELAND/ISLANDE
 Snaebjörn Jonsson & Co. A.F.
 The English Bookshop
 Hafnarstroeti 9
 IS-REYKJAVIK 101

IRELAND/IRLANDE
 Government Stationery Office
 Publications Section
 Bishop Street
 IRL-DUBLIN 8

ITALY/ITALIE
 Libreria Commissionaria Sansoni
 Via Benedetto Fortini, 120/10
 Casella Postale 552
 I-50125 FLORENCE

MALAYSIA/MALAISIE
 Library Building
 University of Malaya
 P.O. Box 1127
 Jalan Pantai Baru
 59700 KUALA LUMPUR

NEW ZEALAND/
 NOUVELLE-ZÉLANDE
 Government Printing Office
 Mulgrave Street
 (Private Bag)
 NZ-WELLINGTON

PAKISTAN
 Tayyab M.S. Commercial Services
 P.O. Box 16006
 A-2/3, Usman Ghani Road
 Manzoor Colony
 PAK-KARACHI-44

PORTUGAL
 Livraria Portugal
 Rua do Carmo, 70
 P-1200 LISBON

SPAIN/ESPAGNE
 Mundi-Prensa Libros S.A.
 Castelló 37
 E-28001 MADRID

Libreria de la Generalitat
 Rambla dels Estudis, 118
 E-08002 BARCELONA

SRI LANKA
 Centre for Curriculum Advancement
 78 Eachamottai Road
 CL-JAFFNA

SWEDEN/SUÈDE
 Aktiebolaget C.E. Fritzes
 Regeringsgatan 12
 Box 163 56
 S-10327 STOCKHOLM

SWITZERLAND/SUISSE
 Buchhandlung Heinemann & Co.
 Kirchgasse 17
 CH-8001 ZURICH

Librairie Payot
 6, rue Grenus
 CH-1211 GENEVA 11

TURKEY/TURQUIE
 Librairie Haset Kitapevi A.S.
 469, Istiklâl Caddesi
 Beyoglu
 TR-ISTANBUL

UNITED KINGDOM/
 ROYAUME-UNI
 H.M. Stationery Office
 Agency Section
 51 Nine Elms Lane
 GB-LONDON SW8 5DR

UNITED STATES and CANADA/
 ÉTATS-UNIS et CANADA
 Manhattan Publishing Company
 1 Croton Point Avenue, P.O. Box 650
 CROTON, N.Y. 10520

STRASBOURG
 Mésange S.A.
 Groupe Berger-Levrault
 23, place Broglie
 F-67081 STRASBOURG Cedex