

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/327622263>

Guilde des coléoptères xylomycétophages de *Fomes fomentarius* et fragmentation spatiale des habitats dans la hêtraie vosgienne

Research · September 2018

CITATION

1

READS

173

1 author:



Olivier Rose

Office National des Forêts

56 PUBLICATIONS 74 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Saproxylic beetles inventory and survey [View project](#)



French Saproxylic Coleoptera [View project](#)

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUES DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

présenté

par

Olivier ROSE

pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

TITRE : Guilde des coléoptères xylomycétophages de *Fomes fomentarius* et
fragmentation spatiale des habitats dans la hêtraie vosgienne

soutenu le 25 novembre 2011 devant le jury suivant:

- M. GODINOT Marc - Président
- M. BOUGET Christophe - Tuteur scientifique
- M. PRODON Roger - Tuteur pédagogique
- M. NAGELEISEN Louis Michel - Rapporteur
- M. BOULANGER Vincent - Examineur

Mémoire préparé sous la direction de :
Christophe Bouget
CEMAGREF Unité de recherches
'Ecosystèmes forestiers'

Directeur : Christian Ginisty

et de
Roger Prodon
Laboratoire de : Communauté et écologie des
populations animales
EPHE (Sciences de la vie de la Terre)

Directeur : Roger Prodon

"Ce n'est pas parce que les choses sont difficiles que nous n'osons pas,
c'est parce que nous n'osons pas qu'elles sont difficiles."
Sénèque.

Nec me pudet ut istos fateri nescire quid nesciam.
"Et je n'ai pas honte comme certains d'avouer ne pas savoir ce que je ne sais pas".
Cicéron.

"Tout ce qui existe dans l'univers est le fruit du hasard et de la nécessité".
Démocrite.

"Preserving biodiversity requires us to see a forest as a community of species rather than a wood factory".
Simberloff

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement Christophe BOUGET pour son aide méthodologique, bibliographique et matérielle précieuse ainsi que Roger PRODON pour ses conseils avisés en matière méthodologique et dans la rédaction de ce mémoire.

Je tiens à remercier vivement les personnels de l'Office National des Forêts et du Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges, pour leur aide à la sélection des sites d'échantillonnage: Lydie LALLEMENT, Jean Sébastien ABEL, Yannick DESPERT et Laurent DOMMERGUE.

Je tiens à remercier également tous ceux qui ont contribué avec entrain et perspicacité, à la validation des identifications réalisées lors de cette étude ou m'ont fourni des spécimens de collection: Christophe BOUGET (Rhizophagidae), Henri CALLOT (Aleocharinae, Scydmaenidae), Eric DE LACLOS (Anobiidae), Patrick DAUPHIN (Staphylinidae), Roger VINCENT (Latridiidae), Jean Philippe TAMISIER (Leiodidae) et Bernard MONCOUTIER (Cryptophagidae).

Je tiens en outre à remercier Mats JONSELL ainsi que Thomas BARNOUIN pour leur généreuse contribution à la bibliographie nécessaire à cette étude, qui en a par ailleurs constitué l'impulsion initiale.

Enfin tous mes remerciements à mes supérieurs hiérarchiques de l'Office National des Forêts, à la Direction de l'Écologie et du Développement Durable pour m'avoir octroyé le temps nécessaire à la réalisation de ce travail de longue haleine.

Je n'oublierai pas T. Noblecourt, responsable du laboratoire d'entomologique de l'ONF, pour sa très forte motivation entomologique, hautement contagieuse.

Enfin une pensée toute particulière pour mes proches et pour celui qui jamais ne lira ces lignes.

Table des matières

Introduction.....	8
Matériels et méthodes.....	12
Organismes étudiés	12
Faune	12
Nomenclature.....	12
Groupe trophique	12
Zone d'étude.....	13
Sites d'étude.....	13
Echantillonnage	15
Type de piège.....	15
Plan d'échantillonnage.....	15
Variables stratifiées	16
Autres variables environnementales.....	17
Variables environnementales exclues du protocole	18
Eléments historiques et biotiques.....	18
Méthodes statistiques.....	19
Corrélation des variables.....	20
Richesse spécifique	20
Analyse des similarités.....	20
Recherche d'espèces indicatrices	21
Résultats	23
Résultats généraux.....	23
Infestation.....	23
Nombre et abondance des coléoptères.....	23
Espèces rares	24
Autres espèces de coléoptères.....	24
Autres ordres	25
Phénologie	25
Richesse spécifique par site	26
Richesse spécifique.....	28
Composition des assemblages : variables qualitatives	29
Effet de l'orientation	29
Effet de la maturité.....	29
Effet de l'exposition	29
Effet de l'état de l'arbre.....	29
Composition des assemblages : variables quantitatives.....	29
Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores	29
Effets du nombre de sporophores par arbre	29
Effets de la hauteur du sporophore	30
Effet du volume du sporophore.....	30
Espèces indicatrices.....	30
Effet de l'orientation sur les espèces/ Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores	31
Effet de l'exposition sur les espèces.....	31
Effet de la maturité sur les espèces	31
Effet de la hauteur sur les espèces.....	31
Effet du volume des sporophores sur les espèces.....	31
Effet du nombre de sporophores par arbre sur les espèces	31
Effet de l'état de l'arbre porteur sur les espèces.....	31
Profils trophiques	31
Effet du nombre d'arbres porteurs	32
Effet de la maturité des sporophores.....	32
Effet de l'exposition	33
Effet de l'orientation du sporophore	33
Etat de l'arbre porteur.....	33
Discussion.....	35
Traits de vie des coléoptères capturés	35
Facteurs environnementaux.....	36

Nombre d'arbres porteurs de sporophores.....	36
Nombre de sporophores par arbre.....	36
Maturité du sporophore.....	37
Orientation du sporophore.....	37
Exposition de l'arbre porteur.....	37
Volume des sporophores.....	37
Etat de l'arbre.....	37
Hauteur des sporophores.....	37
Fragmentation des habitats.....	38
Bioindication.....	38
Stratégies de conservation.....	39
Conclusion	40
Références bibliographiques	42

Annexes

Annexe 1: Graphiques de distribution des variables environnementales pour chaque unité d'échantillonnage.....	50
Annexe 2 : Croisement des variables environnementales.....	51
Annexe 3: Espèces de coléoptères de <i>Fomes fomentarius</i> , citées dans la littérature	52
Annexe 4 : Stade de dégradation des sporophores de <i>Fomes fomentarius</i>	53
Annexe 5: Liste des espèces de coléoptères saproxyliques capturés dans <i>F. fomentarius</i> avec répartition de leur abondance entre chaque site ainsi que leurs habitats et groupe trophique privilégiés	54
Annexe 6: Liste des espèces de coléoptères saproxyliques capturés dans <i>F. fomentarius</i> avec répartition de leur abondance entre les trois classes de densité d'arbres porteurs de sporophores et entre les deux modalités d'orientation.....	59

Liste des figures

Figure 1 : Situation des 5 sites retenus dans les Hautes-Vosges	14
Figure 2: Piège à émergence en fonctionnement	15
Figure 3: Plan d'échantillonnage par émergence des coléoptères xylomycétophages de <i>Fomes fomentarius</i>	16
Figure 4: Méthodologie statistique mise en œuvre pour traiter les données du plan d'échantillonnage.....	19
Figure 5: Représentativité des principales familles en proportion de l'abondance des individus capturés sur l'abondance totale (a) et en fonction du nombre d'espèces (b), dans les 196 pièges à émergence.....	23
Figure 6: Nombre d'espèces de Coléoptères collectés dans les 196 pièges à émergence, ventilées par groupe trophique.....	24
Figure 7: Nombre d'individus capturés par relevés mensuels cumulés pour 196 unités d'échantillonnage, comparaison des Ciidae et de tous les coléoptères.	25
Figure 8: Nombre d'individus des deux espèces <i>Cis castaneus</i> et <i>Cis lineatocribatus</i> capturés par relevés mensuels cumulés.	26
Figure 9: Nombre total d'espèces (en noir) et d'individus (en gris) par site d'expérimentation dans les 196 nasses d'émergence de <i>Fomes fomentarius</i>	26
Figure 10: Courbes de la richesse spécifique cumulée en Coléoptères xylomycétophages par site. Moyennes estimées à partir de 100 itérations d'un tirage aléatoire de pièges sans remise.....	27
Figure 11: Répartition de l'abondance totale des coléoptères de <i>Fomes</i> entre les cinq principaux groupes trophiques en fonction du nombre d'arbres porteurs (a), de la maturité du sporophore (b), de l'exposition (c) et de l'orientation (d).	33

Liste des tableaux

Tableau 1: Définition des groupes trophiques des Coléoptères saproxyliques (d'après Bouget et al. 2005).....	13
Tableau 2: Variables quantitatives avec leur moyenne, minimum, maximum et écart type.....	19
Tableau 3: Corrélation des variables environnementales quantitatives entre elles (Spearman rank). *P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001.....	20
Tableau 4: Comparaison par interpolation (basée sur le nombre minimum commun d'échantillons, n=39) de la richesse spécifique cumulée avec Mao-Tau, sans remise standardisée, et son écart type, entre les cinq sites échantillonnés. Les richesses spécifiques ont été considérées comme différentes, en conséquence affectées de deux lettres distinctes, en l'absence de recouvrement de leurs intervalles de confiance à 95%.	27
Tableau 5 : Comparaison par interpolation (basée sur le nombre minimum commun d'échantillons) de la richesse spécifique cumulée avec Mao-Tau, sans remise standardisée, entre les trois classes de densité d'arbres porteurs, entre les deux orientations, entre les deux classes de maturité et entre les deux classes d'exposition, entre les trois classes de nombre de sporophores par arbre. Les richesses spécifiques ont été considérées comme différentes, en conséquence, affectées de deux lettres distinctes, en l'absence de recouvrement de leurs intervalles de confiance à 95%.	28
Tableau 6 : Comparaison des moyennes de la richesse spécifique et de l'abondance par sporophores pour chaque classe de variables environnementales, avec leurs écarts types respectifs.	28
Tableau 7: Tests par permutations (n=999) de l'effet des variables indépendantes (orientation, maturité, exposition, état de l'arbre) utilisées dans le test ANOSIM. *P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001.	29
Tableau 8: Tests par permutations (n=199) de l'effet des variables indépendantes (nombre d'arbres porteurs, volume du sporophore, hauteur du sporophore, exposition, orientation, maturité, état de l'arbre et nombre de sporophores par arbre) utilisées dans le modèle de l'ACCP. *P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001.....	30
Tableau 9 : Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores, de la maturité, de l'exposition, de l'état de l'arbre et de l'orientation sur la proportion d'espèces de chaque groupe trophique.....	32
Tableau 10: Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores, de la maturité, de l'exposition, de l'état de l'arbre et de l'orientation sur la proportion d'individus de chaque groupe trophique. La comparaison des groupes est réalisée par la procédure de Marascuilo.	32
Tableau 11: Récapitulatif des effets des facteurs environnementaux sur la richesse spécifique cumulée, la composition des assemblages et les espèces indicatrices.....	34

Introduction

La gestion moderne a un impact important sur l'écosystème forestier en limitant notablement la quantité de nécromasse disponible dans le temps et l'espace pour les insectes saproxyliques. Ainsi, en France on estime que la nécromasse présente dans les forêts gérées ne dépasserait guère 5m³/ha selon l'Institut Forestier National en 2001, se situerait entre 3,5 et 7 m³/ha (Vallauri et al. 2005), tandis qu'en Wallonie, Lecomte (2000) l'estime à 3,3 m³/ha. Quelles que soient les méthodologies employées, l'ordre de grandeur reste valable et ces chiffres sont à comparer aux 40 à plus de 100 m³/ha présents dans les forêts européennes à caractère naturel (Gilg 2004), dépositaires et mémoire vivante de la biodiversité forestière, localisées préférentiellement en Europe centrale.

En outre, des prémisses de preuves scientifiques nous montrent l'importance de la phase hétérotrophe dans le fonctionnement de l'écosystème forestier, tant sur le plan de la productivité primaire que sur le plan de la capacité à tamponner les perturbations- notamment par sa contribution au stockage du carbone, à la structuration des sols voire à l'économie de l'eau (Wu et al. 2005)-qu'elles soient naturelles ou anthropogéniques (changement climatique).

C'est cette phase hétérotrophe (catabolique), essentielle à la diversité mais aussi à la permanence (Stöckli 1996) et à la stabilité de l'écosystème forestier (résilience), qui est érudée par un raccourcissement drastique du cycle sylvogénétique (Vallauri 2002, Vallauri 2003). Ainsi disparaissent trois compartiments essentiels de la biodiversité que sont les arbres âgés, abritant de nombreux micro-habitats et des champignons, les arbres morts et pour finir les grosses pièces de bois mort au sol.

Par ailleurs, si la richesse spécifique des branches est plus élevée que celles des troncs dans le hêtre (Schiegg 2001) et l'épicéa (Hilt & Ammer 1994), la relation inverse est constatée dans le chêne (Hilt et Ammer 1994). Les rémanents d'exploitation peuvent ainsi abriter quelques espèces rares dans la famille des Eucnemidae ou celle des Anthribidae. Pourtant c'est dans les stades de sénescence des gros arbres que se concentrent les espèces saproxyliques les plus exigeantes, à l'instar des cavicoles que sont *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Nilsson & Baranowsky 1997, Ranius & Nilsson 2002, Hedin et al. 2008), *Limoniscus violaceus* (P. W. J. Müller, 1821) et *Ampedus quadrisignatus* (Gyllenhal, 1817), ce dernier confiné en Slovaquie aux peuplements forestiers subnaturels ou peu perturbés par l'homme depuis des dizaines d'années (Zach 2003).

Or les insectes saproxyliques sensu lato (Bouget et al. 2005) dépendant du bois mort directement ou indirectement ou de champignons saprotrophes du bois mort, constituent une part très importante de la faune européenne pour l'ordre des coléoptères. En Allemagne de l'Ouest, par exemple, 1300 espèces de coléoptères soient le tiers de la faune sont des saproxyliques (Geiser 1986). Pour la Suède, Essén et al. (1997) en comptabilisent près de 1000 dont 542 sur liste rouge (Jonsell et al. 1998). En France, une extrapolation des ratios coléoptères saproxyliques/coléoptères de la faune considérée, amène à évaluer à 2500 le nombre d'espèces de coléoptères saproxyliques, d'après FRISBEE (Bouget et al. 2008).

En outre, il s'agit d'un compartiment de la faune largement menacé à l'échelle européenne (Speight 1989, Mikkola 1991, Mawdsley and Stork 1995, Geiser 1998). En Suède, par exemple, les insectes forestiers présents sur liste rouge sont à 69% des espèces saproxyliques (Berg et al. 1994). En Allemagne 35 % des espèces saproxyliques tous ordres confondus sont menacés d'extinction (Köhler, 2000) tandis que 38% des insectes saproxyliques sont menacés en Grande Bretagne (British Red Data Book, Scarce Status) chiffre qui atteint 54% pour les coléoptères (Alexander 2002 et 2004). En Finlande où l'industrialisation forestière atteint un summum, 50% des insectes saproxyliques sont menacés (Hanski 2008). Rappelons à cet égard, la prescription du Conseil de l'Europe en date de 1988 à destination des ses états membres, « d'utiliser les organismes saproxyliques de manière prioritaire dans le cadre de l'évaluation des forêts pour la conservation de la nature ».¹

En France, FRISBEE (Bouget et al. 2008), référentiel des espèces saproxyliques patrimoniales est en cours de réalisation, il fait notamment suite au travail mené sur l'évaluation biologique des

¹ Recommandations R(88)10 et 11, Comité des Ministres

forêts françaises (Brustel 2001), incontournables prémices sur le sujet. En effet, il existe des limites conceptuelles et pratiques, à l'utilisation de listes rouges (Gauthier *et al.* 2010, Rolstad 2002) ou d'espèces indicatrices de continuité forestière (Nordén & Appelqvist 2001). On ne mesure, en effet, pas toujours la signification de la présence d'une espèce dite patrimoniale notamment par manque de connaissance de sa biologie, de son éthologie et de ses interactions à diverses échelles spatio-temporelles, avec le reste de l'écosystème. Par conséquent il existe un réel risque tautologique à attribuer un statut d'espèces reliques capturées dans un écosystème présumé subnaturel ainsi que de considérer une forêt comme subnaturelle parce qu'elle abrite nombre d'espèces hautement patrimoniales, même si le concept d'espèces indicatrices reste extrêmement séduisant (Franc 1997).

Actuellement quelques ébauches de stratégie de conservation se dessinent incluant la préservation de nécromasse au-delà de seuils critiques (Müller & Bußler 2008), le recrutement et la planification d'une quantité suffisante de substrat favorable, à la bonne échelle (Essén *et al.* 1997, Siitonen and Martikainen 1994), la dispersion effective des espèces étant très liée à la probabilité de rencontrer un habitat favorable (Southwood 1977). Il ne s'agit pourtant que d'ébauches, car de très nombreuses questions demeurent sur la biologie des espèces saproxyliques, notamment au sujet de leur faculté de dispersion à l'échelle du paysage, qui est encore peu connue (Warren & Key 1991). Les ravageurs ont été en premier chef, étudiés et on sait que les espèces corticales (phléophages notamment) et celles dépendantes du feu sont de bons colonisateurs, adaptés à un substrat à développement stochastique et éphémère (Forsse & Solbreck 1985, Wikars 1994). A l'autre extrême, les espèces cavicoles, plus abondantes en fin de processus de saproxylation, ont une dispersion faible et à courte distance (Nilsson & Baranowski 1997) leur habitat étant pérenne et micro climatiquement homéostatique. La plupart des espèces saproxyliques ont en fait des stratégies de dispersion, intimement liées au substrat qu'elles affectionnent (O'Connell & Bolger 1997a), se déclinant entre ces deux extrêmes, mais encore largement méconnues (Jonsell *et al.* 1999, Jonsson & Nordlander 2006). Les espèces fongicoles sont plutôt réputées pour avoir des capacités de dispersion réduites (Nilsson 1997, Rukke & Midtgaard 1998, Jonsell *et al.* 1999), ce qui est par exemple le cas des espèces spécialisées comme le coléoptère *Cis quadridens* Mellié, 1848 ou le diptère *Medetera apicalis* (Zetterstedt, 1843) (Jonsson & Nordlander 2006).

Ces capacités de dispersion/colonisation intrinsèques des insectes sont liées tout d'abord à leur faculté mais également à leur disposition à voler. Par exemple, bien que leurs muscles de vol soient histologiquement comparables, les Tenebrionidae *Bolitophagus reticulatus* (Linnaeus, 1758) qui a tendance à effectuer des vols moyens et *Oplocephala haemorroidalis* (Fabricius, 1787) qui a de meilleures potentialités de vol pouvant atteindre théoriquement jusqu'à 12 km contre 7 pour le premier, diffèrent quant à leur capacité effective de dispersion. Toutes les deux répugnent à voler (Johnson 2002, Johnson 2003, Jonsell *et al.* 2003), dispersant en général sur de courtes distances, significativement plus faibles pour la deuxième. Le succès de la colonisation dépend également des stratégies de recherche d'un nouveau substrat favorable. Les Ciidae (Komonen & Kouki 2005), les Erotylidae, quelques Tenebrionidae ont été étudiés dans leur faculté de dispersion/colonisation (Knutsen *et al.* 2000) ainsi que les Anobidae du genre *Dorcatoma* (Johnson 2002). Quand les premiers (Ciidae) sans distinction de sexe sont essentiellement guidés par les émissions olfactives de leur hôte de prédilection notamment au moment de la sporulation (Jonsell & Norlander 1995, Jonsson *et al.* 1997 ; Guevara *et al.* 2000a ; Drilling & Dettner 2009), les *Dorcatoma* (Anobidae) eux, colonisent leur hôte par l'entremise des femelles qui dispersent sur de longues distances (Jonsell *et al.* 1999) et émettent des phéromones sexuelles attirant les mâles une fois le substrat localisé et choisi. Certains auteurs suggèrent toutefois, que chez les Ciidae, les femelles montreraient une plus forte sensibilité que les mâles, aux composés volatiles produits lors de la sporulation, et pourraient finalement avoir le même comportement que les Anobiidae dans le processus de colonisation (Fäldt *et al.* 1999, Thakeow *et al.* 2008). D'après Jonsell *et al.* (1999), ce ne sont pas les espèces les moins fréquentes qui dispersent le moins bien, mais plutôt les moins bonnes compétitrices.

La réussite de l'une ou l'autre modalité suivie dépend fortement de la configuration spatiale de l'habitat à l'échelle du paysage, c'est à dire de la distribution du substrat dans le temps et l'espace: contiguïté et continuité. Ainsi une espèce utilisant une stratégie sans phéromones est plus sensible à la fragmentation de son habitat et supporte un effet Allee à plus grande densité de population qu'une espèce utilisant une stratégie à phéromone (Johnson 2002). La stratégie de reproduction concourt aussi au succès de la colonisation : *O. haemorrhoidalis* investit dans des œufs de grande taille comparée à ceux de *B. reticulatus* (Johnson 2002 et 2003, Jonsell *et al.* 2003).

La longévité conditionne également la stabilité de la population mais suppose une homéostasie (ou homéodynamie) relative de l'environnement immédiat. Ainsi *B. reticulatus* peut passer trois hivers comme adulte (Nilsson 1997a) mais semble sensible à la fragmentation de son habitat avec une différenciation génétique accrue des populations (Knutsen *et al.* 2000, Jonsson *et al.* 2003) qui y sont soumises, à un « goulot d'étranglement » (« bottleneck ») du patrimoine génétique à moins qu'il ne s'agisse d'un effet fondateur suite à l'usage de ses bonnes capacités de dispersion (Jonsell *al.* 2003). Les Ciidae, à l'instar de *Cis dentatus* ont une stratégie de développement proche, colonisant préférentiellement les champignons les plus durables, capables de se succéder sur plusieurs générations dans le même sporophore (Entwistle 1955, Kolpfenstein 1971, obs. pers.), évitant généralement les espèces annuelles (Komonen *et al.* 2001).

Toujours dans cette famille, certaines espèces montrent des préférences pour un *phylum* voire un genre/une espèce de champignon (Lawrence 1973, Fossli & Andersen 1998, Jonsell & Norlander 2004). Ainsi *Cis boleti* (Scopoli, 1763) et *Octotemnus glabriculus* (Gyllenhal, 1827) préfèrent le genre *Trametes*, *Cis comptus* Gyllenhal, 1827 affectionne *Cerrena unicolor* (Bull. : Fr.) Murrill. Certaines espèces sont clairement oligophages tels *Cis lineatocribratus* Mellié, 1848, *Rhopalodontus perforatus* (Gyllenhal, 1813), ou *Cis jacquemarti* Mellié 1849 (Ciidae) quasiment exclusif de (L.:Fr.) Kickx. *fomentarius* (Økland 1995, Orledge & Reynolds 2005), ou *Tetratoma fungorum* Fabricius 1790 (Tetratomidae) de *Polyporus betulinus* (Bull. : Fr.) P. Karsten (Paviour-Smith 1966). Un autre Tetratomidae, *Mycetoma suturale* (Panzer, 1797) est à ce titre, l'une des espèces les plus sténoèces qui soient, recherchant les rares sporophores des *Ischnoderma ssp.* qui croissent sur les chandelles et les grosses grumes de résineux ou de hêtres. *Cis bidentatus* (Olivier, 1790) ou *Cis micans* (Fabricius, 1792), quant à eux polyphages vivent sur plus de quinze espèces différentes, avec pour d'autres mycophages pléthore de comportements intermédiaires.

Ces préférences alimentaires semblent plus liées à la proximité phylogénétique des champignons (Jonsell & Norlander 2004), au type de pourriture qu'ils induisent de par leur arsenal enzymatique (Thayer & Lawrence 2002) qu'à la structure des hyphes de leur hôtes (mono, di- ou trimitique) comme cela avait pu être conjecturé initialement (Paviour-Smith 1960, Lawrence 1973). Pour autant la mycophagie implique une grande variété de forme des pièces buccales, fonction du champignon consommé et de ses caractéristiques physiques (mitisme, c'est-à-dire la structure plus ou moins complexe des hyphes, état de dégradation, taux d'humidité) (Lawrence 1989 *in* Wilding *et al.* 1989). En règle général, les coléoptères mycophages sont d'autant plus spécialisés qu'ils vivent sur un substrat pérenne comme les Polyporaceae, on comprend à l'inverse la nécessité des espèces liées aux Agaricales, qui constituent un substrat très éphémère, d'être polyphages (Dajoz 1998, Hanski 1989). Citons pour finir une autre particularité des mycophages et non la moindre, leur co-adaptation aux toxines produites par les sporophores de leurs hôtes (Hanski 1989).

Dans cette étude, c'est la question de l'habitat de la guildes des coléoptères xylomycétophages de *Fomes fomentarius* (Blondel 2003) que j'ai souhaité étudier, dans des conditions les plus proches possible des processus naturels. Une démarche comparable a déjà été menée dans les pays scandinaves pour *Piptoporus betulinus*, *Fomes fomentarius* (Thunes 1994) ou *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. (Jonsell 2001, Komonen *et al.* 2004), mais pas, à ma connaissance, en forêt tempérée. L'amadouvier a été retenu pour la pérennité dans le temps de sa fructification, mais également parce que sa faune est considérée comme l'une des plus riches parmi celle des Polyporaceae.

J'ai voulu caractériser les rapports entretenus par cette communauté entomologique et les variables environnementales stratifiées suivantes : l'orientation du sporophore et le nombre

d'arbres porteur dans un rayon de 30 m autour du sporophore étudié. Celles-ci correspondent à deux échelles pertinentes, celle du sporophore (Kehler & Bondrup-Nielsen 1999), comme ressource trophique et habitat larvaire et celle de l'arbre hôte au sein du peuplement (Komonen 2001, Komonen & Kouki 2005). Y a-t-il un effet significatif de type fragmentation spatiale de l'habitat, lié à la densité d'arbres porteurs de sporophores à l'échelle de la placette ? Le concept de fragmentation spatiale recouvre en réalité deux phénomènes combinés, d'une part la réduction des surfaces unitaires d'habitat et d'autre part, l'isolement des taches d'un même habitat (Wilcove et al. 1986). Cependant dans la pratique celui-ci est souvent réduit à l'une de ses composantes. Ici l'habitat des xylomycétophages pouvait par hypothèse, être assimilé, à la densité des sporophores combinée à leur volume, mesurés à l'échelle de la placette. L'isolement relatif de cet habitat pouvait être appréhendé indirectement par la densité d'arbres porteurs à cette même échelle. D'autres facteurs environnementaux supposés influencer sur la richesse spécifique et l'assemblage de la communauté ont également été relevés, comme la maturité des sporophores, leur volume et leur hauteur, l'exposition de l'arbre porteur, le nombre de sporophores par arbre porteur, l'état physiologique d l'arbre porteur.

Enfin, se posait la question des stratégies de conservation de l'entomofaune liée au *Fomes fomentarius*, espèce plutôt banale de l'écosystème forestier, qui sous-tend ce travail, indissociablement liée à la connaissance des liens qui existent entre la richesse spécifique, la composition de la faune et les variables environnementales explicatives.

Matériels et méthodes

Organismes étudiés

Faune

La faune de *Fomes fomentarius* est assez bien connue grâce à de nombreuses études et notes de captures (Benick 1952, Rehfoos 1955, Dajoz 1966, Roman 1970, Jonsell 1999, Jonsell & Norlander 2002, Økland 1995, Thunes 1994, Thunes & Willassen 1997, Fäldt *et al.* 1999). Matthewman & Pielou (1971) ont, au Canada, répertorié 152 espèces prises soit en surface soit à l'intérieur de sporophores de *Fomes* sur bouleaux morts. Les identifications des spécimens récoltés ont été réalisées à l'aide des ouvrages Die Käfer Mitteleuropa (Lohse 1967, Reibnitz 1998), ainsi que d'articles spécialisés sur les Ciidae (Nyholm 1953, Reibnitz 1999, Strand 1965), les Erotylidae (Dajoz 1985), les Mycetophagidae (Rogé 1992) et de monographies pour les Staphylinidae (Coiffait 1972, 1974, 1978, 1982).

De nombreuses dissections ont été réalisées sur matériel frais ou conservé après tri en micro tubes dans l'éthanol à 45°, notamment dans la sous-famille des Aleocharinae et la famille des Cryptophagidae. Pour les Ciidae de la faune de France, un travail de fond, qui fera l'objet d'une publication prochaine, avait déjà permis de constituer une collection de référence d'individus identifiés après dissection des *genitalia*, étude, description et représentation graphique des caractères morphologiques discriminants.

Le matériel ainsi récolté et monté sur paillettes a été conservé en collection. Un effort particulier de détermination a porté sur la famille des Anobiidae, Ciidae, Cryptophagidae, Leiodidae et Staphylinidae, et fait intervenir de nombreuses personnes ressources pour la validation des identifications, voire l'aide directe à la constitution de collections de référence.

Le cortège des parasitoides n'a pas été étudié faute de compétences en hyménoptères dans la famille des Braconidae et Ichneumonidae essentiellement, mais les spécimens ont été conservés pour valorisation future.

Nomenclature

Pour la plupart des familles, j'ai retenu celle du *Catalogue of Palaearctic Coleoptera* (Löbl & Smetana 2007). Pour les Latridiidae, je me suis basé sur le catalogue de Bouget & Vincent (2008); pour les Ciidae, sur celle du catalogue des Ciidae de France (Rose, *in press.*), qui tient notamment compte des dernières mises à jour nomenclaturales.

Groupe trophique

Vu la faible connaissance en France de la distribution de nombre des espèces récoltées, une analyse par le biais d'espèces dites patrimoniales ou de liste rouge n'a pas été retenue car à plus d'un titre non pertinente (Jonsell & Norlander 2002). Eu égard aux précautions à prendre (Rolstad 2002), dans la manipulation de liste d'espèces patrimoniales françaises (Brustel 2001), incluant fort peu de coléoptères de la guildes étudiée, j'ai préféré travailler dans une optique écologique sur une communauté entière, celle des coléoptères xylomycétophages.

Les espèces ont été classées en catégories selon leur appartenance à un groupe trophique uniquement, et non selon un habitat privilégié, car les faibles connaissances écologiques amènent parfois à des imprécisions voire à des contradictions, selon les espèces (Hågvard & Økland 1997, Hammond *et al.* 1989, Hanski 1989, Koch 1989, Köhler & Klausnitzer 1998, Müller *et al.* 2008, Økland & Hågvard 1994, Scheigg 2000, Schmidl & Bußler 2004). FRISBEE (French Information System on Saproxylic Beetle Ecology) a également été consulté (Bouget *et al.* 2008) et m'a permis d'arbitrer, lorsque les traits de vie décrits par les auteurs des précédentes références bibliographiques divergeaient entre eux. Dans l'analyse des données, *Rhizophagus dispar* (Paykull, 1800) (Monotomidae) a été considéré comme un zoophage saproxylique, n'étant pas classable comme mycétophage strict.

Tableau 1: Définition des groupes trophiques des Coléoptères saproxyliques (d'après Bouget et al. 2005)

Ressource trophique	Groupe trophique
Bois mort frais	Xylophage secondaire
Bois mort dégradé	Saproxylophage
Champignons lignicoles	Mycétophage
Champignons lignicoles	Xylomycophage
Champignons lignicoles	Xylomycétophage
Myxomycètes (Myxozoaires)	Xylomyxophage
Sève, suintements	Opophage
Déchets organiques divers	Psichophage
Invertébrés proies dépendant du bois mort	Zoophage (prédateur)
Nécrophages, phytophages, commensal d'hyménoptères	Autre

Zone d'étude

J'ai réalisé l'échantillonnage de la faune des coléoptères xylomycétophages de l'Amadouvier vivace (*Fomes fomentarius*) de juillet 2007 à octobre 2008, dans le massif des Vosges (département des Vosges, de la Haute Saône et du Haut Rhin) sur 5 sites présentant des peuplements composés majoritairement de hêtres. C'est en effet la principale essence forestière abritant ce champignon, extrêmement répandu en France. Ces sites qui n'ont pas connu d'exploitation forestière depuis quelques dizaines d'années, étaient les rares à présenter des surfaces de peuplement comprenant suffisamment d'arbres porteurs de *Fomes* pour mettre en place un échantillonnage de ce type. Ils étaient en outre suffisamment accessibles pour permettre un ramassage en hiver et diminuer la distance à parcourir à pied. Leur relative proximité (Hautes Vosges) a permis d'effectuer les relevés dans la même semaine, leur taille suffisante, de séparer systématiquement les placettes de 100 mètres. Le choix de faire les relevés sur 2 saisons s'expliquait par le projet initial de disséquer *in fine* les sporophores, de façon à éviter l'obtention de larves de *Dorcatoma*, fort difficiles à déterminer et dont le développement larvaire atteint 2 saisons.

Les 5 sites partagent un même mésoclimat, de type continental, sous influence océanique: hiver parfois rude, été chaud, précipitations fréquentes. Les gelées tardives sont fréquentes. Les précipitations sont en moyenne de 1910 mm/an pour la Bresse de 1977 à 1996 et 1981 mm au Chitelet à 1150 m d'altitude. La température moyenne annuelle, celle de la station de Gérardmer pour la même période est de l'ordre de 8°C. Par extrapolation, en tenant compte de l'altitude on peut estimer pour les 5 sites que les précipitations avoisinent 2000 mm et la température moyenne annuelle oscille entre 5 et 7°C selon les sites, avec un fort enneigement dépassant 5 mois. Le sous-sol est essentiellement formé de granites porphyroïdes, à gros grains, riches en biotite et localement en amphibole et muscovite, mis en place à l'époque hercynienne (ère primaire), lors du plissement de la montagne vosgienne.

Les sites 3,4 et 5 sont géographiquement plus proches entre eux que ne le sont les sites 1 et 2 (cf Figure 1).

Sites d'étude

Site 1: Réserve Naturelle des Ballons Comtois COM (47°49'14 N, 6°48'34 E) (273,61 ha)

Situé sur la commune de Plancher-les-mines (Haute Saône) en Forêt Domaniale de St Antoine, d'orientation générale nord et dont le peuplement est une hêtraie sommitale parsemée de sapins et d'épicéas, d'altitude moyenne 1100 mètres. Ce peuplement est constitué très majoritairement de hêtre de franc pied, de diamètre dominant 40cm (à 1,3 mètre). L'absence d'intervention sylvicole est attestée depuis au moins 30 ans.

Site 2: Réserve Naturelle de Frankenthal FRA (47°58'00 N, 4°26'02 E) (746 ha):

Site localisé sur la commune de Stosswihl (Haut Rhin), d'orientation générale est et dont le peuplement dominant est une hêtraie sommitale (*Aceri Fagetum* Bartsch) dont le caractère subalpin est attesté par la présence de l'oseille à feuilles de gouet (*Rumex arifolius*) et du sceau de Salomon verticillé (*Polygonatum verticillatum*), d'altitude moyenne 1100 mètres. Le peuplement est constitué très majoritairement de hêtre en cépée, de diamètre dominant 40cm (à 1,3m), témoins d'une utilisation ancienne en taillis fureté. L'absence d'intervention sylvicole est attestée depuis au moins 20 ans.

Sites 3, 4 et 5: Réserve Naturelle du Grand Ventron (VEN1, VEN2, VEN3) (1 647 ha)

- VEN1 (47°56'26 N, 6°55'26 E) : Chaume des Wintergès, Forêt communale de Ventron (Vosges), localisé sur la commune de Cornimont, orientation générale du site nord est, hêtraie sapinière, à 1000 mètres d'altitude. Le peuplement est constitué très majoritairement de hêtre en cépée, de diamètre dominant 40cm (à 1,3 m), témoins d'une utilisation ancienne en taillis fureté, avec des plages d'épicéas témoignant d'une replantation postérieure à une utilisation agricole extensive. L'absence d'intervention sylvicole est attestée depuis au moins 20 ans.

- VEN2 (47°55'51 N, 6°55'19 E): Haut de Felsach, Forêt communale de Ventron, localisé sur la commune de Ventron (Vosges), orientation générale du site est sud ouest, hêtraie sapinière à dominante de hêtre de diamètre dominant supérieur à 50 cm (à 1,3 m), à environ 1000 m d'altitude. L'absence d'intervention sylvicole est attestée depuis au moins 20 ans.

- VEN3 (47°58'00 N, 6°55'39 E): Col du Bockloch, Forêt domaniale de Cornimont, localisé sur la commune de Cornimont (Vosges), d'orientation nord ouest, constitué d'une hêtraie-sapinière, d'altitude environ 1000 mètres. Le peuplement est constitué très majoritairement de hêtre en cépée, de diamètre dominant 40cm (à 1,3 m), témoins d'une utilisation ancienne en taillis fureté. L'absence d'intervention sylvicole est attestée depuis au moins 20 ans.

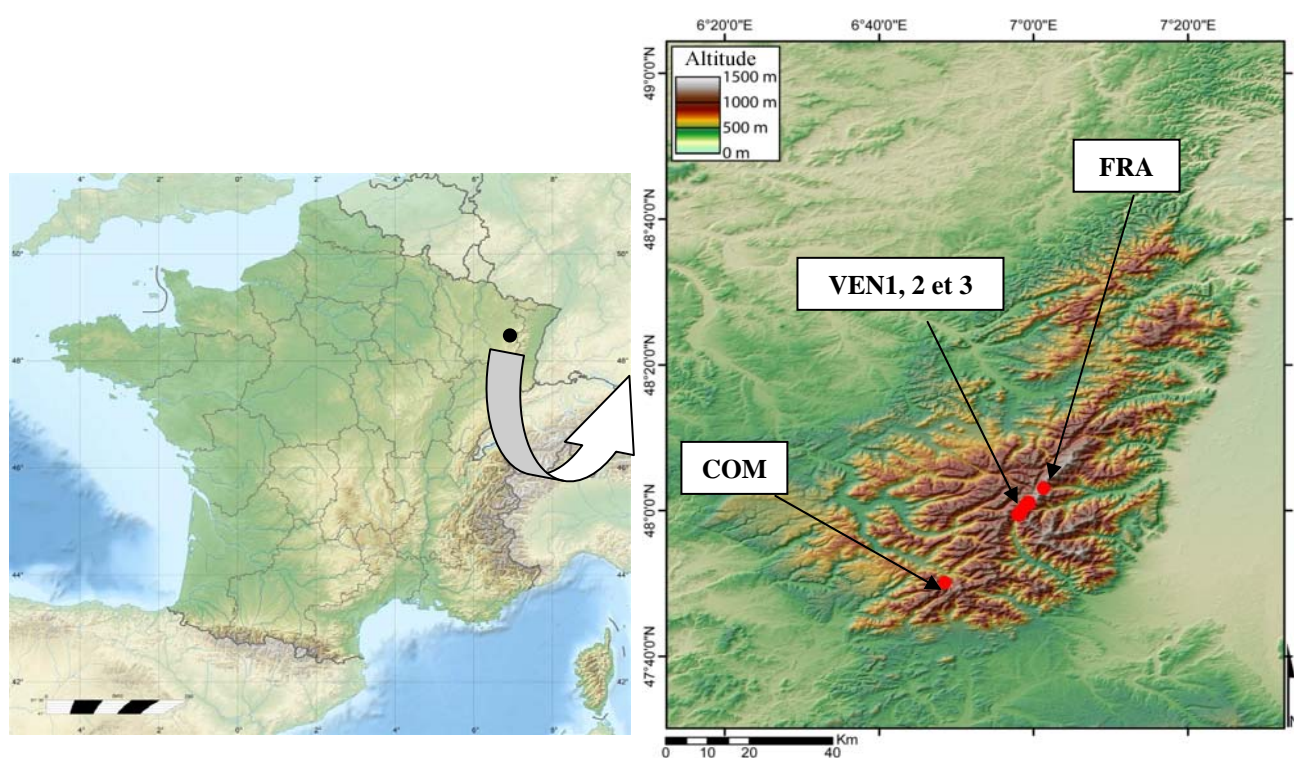


Figure 1 : Situation des 5 sites retenus dans les Hautes-Vosges

Echantillonnage

Le travail sur placettes est apparu incontournable pour faciliter le repérage des arbres, compte tenu du nombre élevé d'unités d'échantillonnage prévues. Les placettes étaient distantes de 100 m selon un maillage systématique mis en place dans la zone d'occurrence de l'amadouvier, préalablement repérée. Un total de 200 pièges a ainsi été disposé à raison de 40 pièges par sites ventilés en 5 placettes de 30m de rayon, soit 8 nasses d'émergence par placette.

Il semblait nécessaire de disposer d'au moins 8 unités par strate d'échantillonnage/site, permettant de tenir compte de la destruction possible de nasses et/ou de sporophores. Les rayons des placettes ont été mesurés à l'aide du vertex, les centres de placette localisés par un arbre marqué à la peinture, porteur par convention du sporophore n°1.

La multiplication des sites, quoique très relative, permettait en outre de tenir compte de l'effet site possible dans l'analyse des données (par exemple du fait de l'ancienneté de l'absence d'intervention sylvicole, de la taille du massif voire de conditions climatiques locales contrastées).

Type de piège

J'ai choisi d'utiliser des nasses d'émergence souples en toile Polyéthylène Haute Densité à maille fine (500µm) et non des pièges de type interception sur sporophores (Kaila *et al.* 1997), car ces derniers sont un peu plus lourds et également plus coûteux à mettre en œuvre. En outre, la technique retenue permettait *a priori*, de collecter un maximum d'espèces dont l'occurrence était directement liée au substrat. Les nasses enveloppaient totalement le sporophore qui était légèrement encoché à son insertion dans l'arbre porteur, pour permettre le passage d'un lien élastique destiné à les rendre quasiment hermétiques à leurs habitants. Les collecteurs des nasses étaient remplis à chaque relevé d'un mélange de 2 cl d'éthylène glycol et d'eau en proportion égales.

De août 2007 à octobre 2008, j'ai effectué les relevés à raison d'une fois par mois (première semaine), l'idée initiale étant de piéger sur deux saisons. Les insectes capturés ont été collectés dans des sacs polyéthylène étiquetés, conservés dès le retour au congélateur, pour être par la suite triés et identifiés au laboratoire.



Figure 2: Piège à émergence en fonctionnement

A l'issue de la période de collecte, les sporophores ont été récoltés pour mesure de leur volume, que leur caractère quasi indemne a permis d'effectuer par immersion dans un récipient gradué par simple mesure du volume d'eau déplacé. L'idée initiale était de les disséquer *in fine*, ce qui faute de temps n'a pu se faire.

Plan d'échantillonnage

Le tableau 1 de l'annexe 2 montre la ventilation des unités d'échantillonnage par variables stratifiées et covariables.

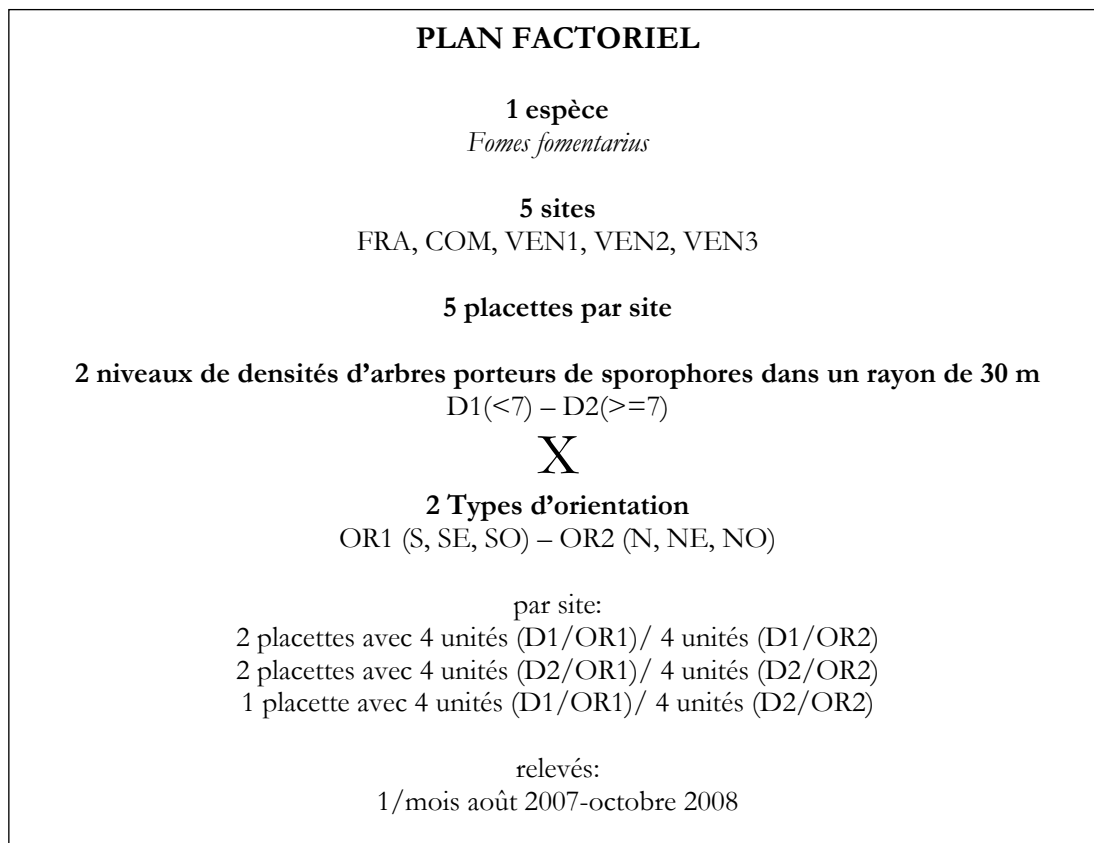


Figure 3: Plan d'échantillonnage par émergence des coléoptères xylomycétophages de *Fomes fomentarius*

Variables stratifiées

Les deux variables stratifiées supposées déterminantes pour la composition de cette guildes avaient l'avantage d'être très rapidement lisibles sur le terrain. Stratifier avec des variables supplémentaires aurait multiplié les unités d'échantillonnage, ce qui était hors de notre portée en terme de temps à y consacrer. Néanmoins des covariables supposées influencer la composition faunistique ont été également relevées.

A l'échelle du peuplement, le nombre d'arbres porteur dans un rayon de 30 m autour de l'unité d'échantillonnage (=0,3ha), a été retenu. Il semble que chez *B. reticulatus*, la distance de dispersion moyenne n'excède guère 30m (Rukke & Midtgaard 1998, Sverdrup-Thygeson & Midtgaard 1998) ce qu'invalide Jonsell *et al.* (2003). Pour autant ne peut-on pas espérer détecter des effets de la répartition du substrat à cette échelle (Kehler & Bondrup-Nielsen 1999) pour une communauté entière, dominé par des espèces beaucoup plus petites. Pour les mycétophages des polypores on peut faire l'hypothèse que cette fragmentation s'applique à des échelles moindres que pour d'autres coléoptères saproxyliques : certaines (Ciidae) sont en effet, réputées peu mobiles et susceptibles d'opter pour une optimisation de l'exploitation du substrat (dégradation totale du sporophore ?). J'ai préféré ce facteur, plutôt que celui de volume de nécromasse à l'hectare employé pour les coléoptères saproxyliques par Økland *et al.* (1996), qui me semblait moins approprié à l'étude des xylomycétophages d'une espèce de polypore. Deux classes de densité ont été initialement et subjectivement retenues après la visite des différents sites: une modalité faible à moyenne, une autre considérée comme forte à très forte. Le dénombrement des arbres porteur s'est fait en excluant celui qui porte l'unité d'échantillonnage.

A l'échelle des micro-habitats, l'orientation a été retenue. Par la modification du micro climat qu'elle induit, elle revêt une importance particulière pour certaines espèces: *B. reticulatus* par exemple semble y être sensible (Rukke & Midtgaard 1998). Cette variable n'a été jusqu'à présent

que fort peu étudiée mais pouvait s'avérer déterminante en milieu forestier montagnard, d'où mon choix de la retenir. Deux modalités ont été retenues pour la stratification initiale, plutôt chaude (OR1): S, SO et SE, plutôt froide (OR2): N, NO et NE, d'autre part, en espérant avoir une situation tranchée.

Autres variables environnementales

Les covariables relevées en complément, sur le terrain, ont également été choisies pour leur pertinence et la simplicité de leur mesure dans un rayon de 30 mètres autour de chaque unité d'échantillonnage.

Ainsi, l'espèce hôte est un élément essentiel de sélection des mycétophages (O'Connell & Bolger 1997b, Økland 1995, Thunes & Willassen 1997, Komonen 2001, Jonsell & Norlander 2004). Les communautés de mycétophages se distribuent en particulier selon les affinités phylogéniques existant au sein des polyporacées (Binder & Hibbett 2002, Binder *et al.* 2005) et non principalement sur le caractère constitutif de leur mycélium (mitisme) comme cela avait précédemment été conjecturé par Paviour-Smith (1960) et Lawrence (1973). Ceux-ci émettaient l'hypothèse de «headquarters» ou de substrat préférentiel chez les ciidae, pour décrire l'oligophagie de certains mycétophages, par la suite confirmée et affinée par celle de «host-use group» de Orledge & Reynolds (2005). L'espèce *Fomes fomentarius* a été sélectionnée car sa faune est l'une des plus riches au sein des polyporacées (Økland 1995, Økland & Hågvar 1994), quand bien même il ne compte pas de sporophore attiré comme c'est le cas du Polypore marginé (*Fomitopsis pinicola*) avec *Gyrophana boleti* (L., 1758) (Kula *et al.* 1999, Thunes *et al.* 2000). C'est de plus une des espèces les plus communes de Polyporaceae.

Le volume des sporophores, en tant que volume prospectable tant au stade larvaire qu'imaginal, est également une variable qui influe sur l'abondance d'une espèce sur un site donné (Midtgaard *et al.* 1998, Rukke & Midtgaard 1998, Jonsson *et al.* 2001, Komonen & Kouki 2005, Larsson 2002, Rukke 2002, Sverdrup-Thygeson & Midtgaard 1998) et la richesse spécifique observée (Thunes & Willassen 1997). Par exemple, *Pteryx suturalis* (Ptiliidae) semble attiré par les sporophores humides de très grande taille de *Fomes fomentarius* (Thunes & Willassen 1997). Ce volume a été mesuré sur les sporophores prélevés fin 2009, par déplacement du volume d'eau dans un contenant gradué, à 5 cl près, non par calcul en fonction des dimensions du sporophore (Jonsell *et al.* 1999, Thunes *et al.* 2000) ou indirectement par pesée de poids sec (O'Connell & Bolger 1997b).

La maturité des sporophores en début d'expérimentation, est une variable explicative majeure pour la faune de *Fomes* selon que le sporophore est mort ou vivant (Kula *et al.* 1999, Jonsell *et al.* 1999). Lors du repérage des sites préalables à la mise en place du protocole, très peu de sporophores ont été trouvés à des stades autres que I ou IIA (rarement IIB), excluant de fait la stratification du protocole sur cette variable. Pour cette dernière, j'ai retenu qu'il existe 6 stades décrits (Graves 1960, Økland & Hågvar 1994, Thunes 1994, Thunes & Willassen 1997) (cf Annexe 4). Mais vu la difficulté de distinguer les derniers stades IIA et IIB entre eux, je les ai fondu en un seul, facilitant a posteriori le traitement des données. Le sporophore a été considéré comme vivant lorsque l'hyménium présentait une surface pâle et fraîche. Le stade II, nouvellement mort voire présentant des trous d'émergence et/ou fissures, a été caractérisé sur le terrain par la présence d'un hyménium assombri et sec (Matthewman & Pielou 1971). La maturité du sporophore est un élément structurant les communautés entomologiques, qui permet de limiter la compétition pour la ressource par succession de celles-ci, comme c'est le cas dans *Coriolus versicolor* où *Octotemnus glabriculus* préfèrent nettement les sporophores jeunes alors que *Cis boleti* dédaignera significativement les *primordium* (Guevara *et al.* 2000b).

La position du sporophore par rapport au sol, est un élément discriminant pour au moins une espèce, *Cis lineatocribatus* qui montre une très grande tendance à coloniser les sporophores près du sol (Jonsell *et al.* 2001). J'ai choisi de ne pas descendre au-dessous de 50 cm ni monter au-

dessus de 2m, considérant que, a priori, la plupart des autres espèces sont peu sensibles à ce facteur environnemental.

L'exposition du sporophore semble avoir un impact (Kaila *et al.* 1997) sur certains insectes selon que son arbre porteur est dans une situation de clairière ou non, par les modifications de température et d'humidité induites: c'est le cas pour d'*Ennearthron cornutum* (Gyllenhal, 1827) (Ciidae) qui préfèrent les sporophores très secs ou de *B. reticulatus* (Midtgaard *et al.* 1998, Rukke & Midtgaard 1998, Rukke & Sverdrup-Thygeson 1998, Jonsson *et al.* 2001, Larsson 2002). *Octotemnus glabriculus* et *Cis boleti* à l'inverse préfèrent les conditions plutôt ombragées (Reibnitz 1999). J'ai considéré qu'il y avait exposition du sporophore, lorsque la trouée représentait dans les houppiers un plus grand diamètre au moins égal à la hauteur du peuplement des arbres de la placette. L'information a été relevée pour chaque arbre porteur de sporophore(s).

Le nombre de sporophores sur l'arbre porteur semble revêtir une importance pour certaines espèces comme les Ciidae, par le volume total de substrat/habitat qu'il représente (Thunes *et al.* 2000). Rukke & Midtgaard (1998) trouvent une corrélation entre l'abondance de *B. reticulatus* et le nombre de sporophore sur les arbres tandis que Jonsell *et al.* (1999) ne démontrent pas un tel lien. Chaque arbre porteur d'au moins une unité d'échantillonnage a fait l'objet d'un dénombrement toute taille confondue des sporophores portés y compris les *primordium* (sporophores non encore dotés d'hyménium).

L'état de l'arbre, mort ou vivant a été relevé, même si a priori, les mycétophages stricts n'étaient pas susceptibles d'y être sensibles.

Enfin, l'identité botanique de l'arbre porteur a été sélectionnée en fonction de sa grande représentativité sur le terrain et fixée sur le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.). En effet d'autres feuillus plus disséminés étaient porteur de ce polypore, comme l'orme des montagnes ou le frêne commun et aurait pu entrer dans le dispositif, entraînant probablement une source de variabilité supplémentaire dans mes données. J'ai choisi de retenir uniquement les arbres debouts, Thunes *et al.* (2000) ayant montré chez l'épicéa commun la plus grande richesse spécifique dans *Fomitopsis pinicola* qu'ils abritaient par rapport aux arbres couchés.

Variables environnementales exclues du protocole

Pour des raisons de nécessaire simplification du protocole, certaines variables n'ont pas été évaluées directement, comme celle du taux d'humidité du sporophore, susceptible de conditionner le développement de la communauté des insectes mycétophages, les Ciidae ayant tendance, dans leur grande majorité, à éluder les sporophores les plus humides (Paviour-Smith 1960, Midtgaard *et al.* 1998, Thunes *et al.* 2000), sauf *Cis lineatocribratus*. La variable âge du sporophore n'a pas été choisie non plus : en effet, il n'existe pas de méthode exacte de datation des Polyporaceae pérennes sous nos climats, car à l'inverse des amadouvières de forêt boréale (Jonsell *et al.* 1999), ils peuvent avoir de multiples et irrégulières pousses, en été et en automne, soit 1 à 2 strates annuelles (obs. pers.). Le diamètre de l'arbre porteur de l'unité d'échantillonnage n'a pas été relevé, car il n'influe pas significativement sur la taille des sporophores (Thunes *et al.* 2000).

Pour des raisons de faisabilité j'ai retreint mon champ d'études aux coléoptères, quoique d'autres ordres d'arthropodes, à l'instar de celui des collembolés, puissent être liés aux champignons (O'Connell & Bolger 1997b) et dignes d'intérêt dans les relations les liant aux variables environnementales, sous l'angle de la problématique développée ici, ainsi que dans leur importance patrimoniale.

Éléments historiques et biotiques

J'ai recherché dans les dossiers de constitution des réserves des éléments, plutôt succincts, ayant trait aux dates ultimes d'exploitations forestières constatées, celles-ci pouvant influencer sur le cortège des saproxyliques à l'échelle du site et conditionner l'état actuel du processus de saproxylation. Mais globalement les aspects historiques permettant d'expliquer les trajectoires

différentes des assemblages indépendamment des facteurs environnementaux sont insuffisamment documentés.

A l'aide d'un test de Spearman, j'ai testé les corrélations entre les abondances d'espèces, deux à deux : de nombreuses mais assez faibles corrélations positives ($0,20 < \rho < 0,40$, $p < 0,05$) apparaissent entre *Cis castaneus*, *C. lineatocribratus* et *Cis bidentatus*, *Agathidium plagiatum*, *A. nigripenne* et *A. seminulum*, *Phleonomus punctipennis* et *Atheta britanniae*, *P. punctipennis* et *Atheta subtilis*, *Leptusa ruficollis* et *Leptusa fumida*, *Rhizophagus dispar* et *Cartodere nodifer*, *R. dispar* et *Eपुरaea variegata*, *R. dispar* et *L. fumida*, *R. dispar* et *L. ruficollis*, *R. dispar* et *Cis castaneus*, *Cerylon histeroïdes* et *C. ferrugineum*, *Cartodere nodifer* et *Dinierella vincenti*, *Latridius hirtus* et *L. minutus*, *Cryptophagus scanicus* et *C. dentatus*, *C. dentatus* et *Pteryngium crenatum*, *Phyllodrepa linearis* et *Quedius cinctus*. Je n'ai pas relevé de corrélations négatives significatives, susceptibles de rendre compte par exemple d'une compétition entre deux espèces sauf entre *Phyllodrepa melanocephala* et *Acrulia inflata* ($-0,138$).

Méthodes statistiques

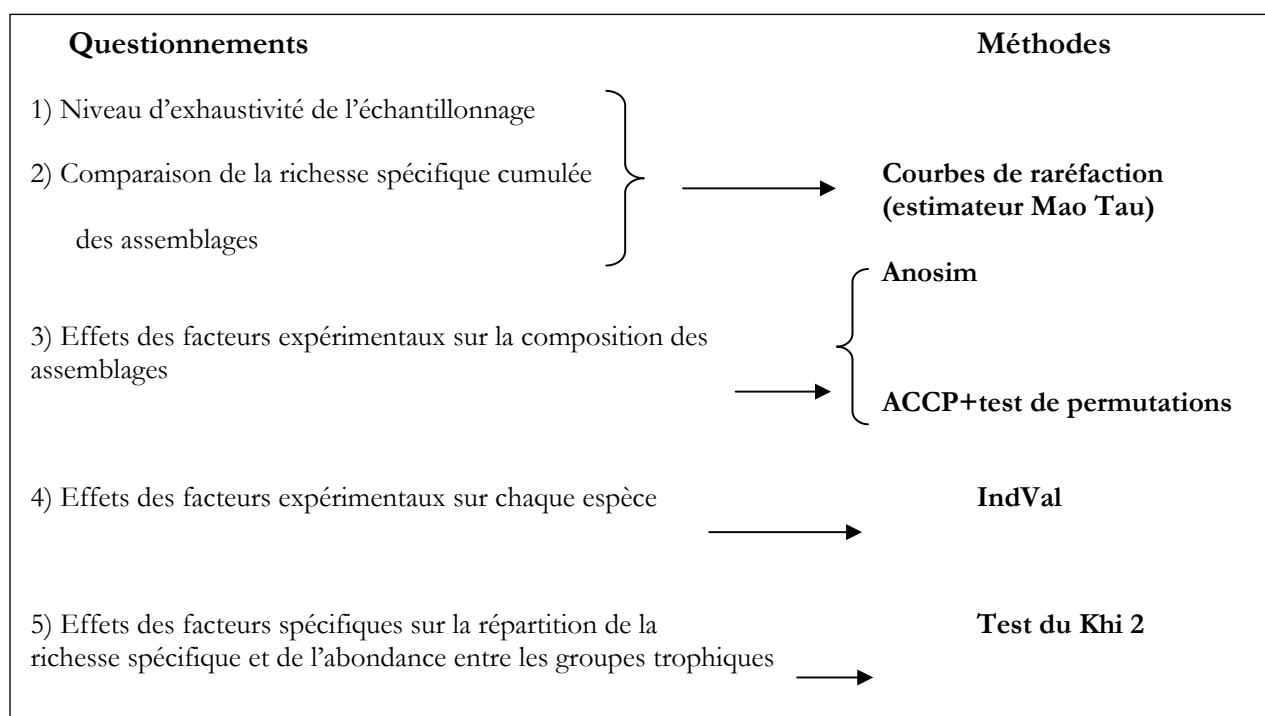


Figure 4: Méthodologie statistique mise en œuvre pour traiter les données du plan d'échantillonnage.

Les données ont été préalablement saisies dans EXCEL puis analysées à l'aide des logiciels EstimateS (Colwell, 2009), R (R Development Core Team, 2010) et IndVal (2004). Après exclusion des données provenant des 4 sporophores détruits en début d'expérimentation, les résultats ont été cumulés par sporophore, sur la durée totale de l'expérimentation, pour un total de 196 unités d'échantillonnage.

Tableau 2: Variables quantitatives avec leur moyenne, minimum, maximum et écart type.

Variables quantitatives	Moyenne	Min.	Max.	Sd
Nombre d'arbres porteurs	6,4	0	13	3,5
Nombre sporophores par arbre	13	1	45	11
Hauteur du sporophore	1,17	0,5	2	0,49

Volume du sporophore	1,26	0,1	2,55	0,52
----------------------	------	-----	------	------

Corrélation des variables

De façon à détecter une éventuelle colinéarité des variables quantitatives entre elles, une matrice de corrélation des variables a été constituée et testée à l'aide du test de Spearman, avec la librairie « Hmisc » pour le logiciel R.

Tableau 3: Corrélation des variables environnementales quantitatives entre elles (Spearman rank).

*P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001.

Variables quantitatives	Nombre d'arbres porteurs	Nombre sporophores par arbre	Hauteur du sporophore	Volume du sporophore
Nombre d'arbres porteurs	1	-0,18*	0,08	-0,02
Nombre sporophores par arbre	-0,18*	1	0,13	-0,07
Hauteur du sporophore	0,08	0,13	1	0,10
Volume du sporophore	-0,02	-0,07	0,10	1

Comme le montre le tableau ci-dessus, les variables environnementales quantitatives en sont pas corrélées entre elles sauf, faiblement, le nombre de sporophores par arbre et le nombre d'arbres porteurs de sporophores (P=0.0126*). Plus le nombre d'arbres porteur augmente dans un rayon de 30 m. autour de l'unité d'échantillonnage, moins le nombre de sporophores (vivants ou morts) sur l'arbre porteur est important.

Richesse spécifique

J'ai utilisé parmi les nombreux estimateurs proposés par le logiciel EstimateS, celui de Mao Tau (Colwell *et al.* 2004) qui est réputé pour être actuellement l'un des plus fiables pour évaluer la richesse spécifique cumulée d'une communauté.

Analyse des similarités

Parmi le grand nombre d'indices de dissimilarité disponibles, Legendre & Legendre (1998) soulignent l'écueil principal associé aux indices dits « symétriques » qui considère le double zéro comme une ressemblance. Pour une espèce donnée, deux relevés peuvent présenter une valeur « zéro » pour différentes raisons et non une seule: une ou plusieurs conditions du milieu ne sont pas favorables à l'espèce, une variation de sa distribution aléatoire, une répartition irrégulière des individus sur la zone échantillonnée, un fonctionnement du piège qui diffère selon les milieux. A l'inverse, les indices de dissimilarité ne prenant pas en compte les double-zéros sont appelés indices asymétriques, parmi lesquels, l'indice de Bray-Curtis est l'un des plus utilisés. Il peut en effet se traduire simplement comme le pourcentage de différence entre deux sites ou deux relevés et prend en compte l'abondance des espèces.

Mais il peut être également intéressant de ne considérer que la présence/absence des espèces, car les données d'abondance ne reflètent pas nécessairement les proportions réelles entre les espèces. Pour la nasse à émergence sur sporophore, l'abondance d'une espèce traduit principalement son activité au moment de la capture, mais pas nécessairement sa densité réelle. Ainsi l'absence d'imago observé dans le flacon collecteur ne signifie pas que l'espèce n'était pas présente à l'état larvaire dans le sporophore.

Les analyses des assemblages d'espèces de Coléoptères mycétophages ont par conséquent été conduites en se basant sur deux indices de dissimilarité asymétriques, l'un qualitatif, indice de Jaccard en présence/absence et l'autre quantitatif, indice de Bray-Curtis en abondance.

Il existe plusieurs méthodes permettant de tester la différence de composition de groupes basés sur une hypothèse *a priori* ou issus d'une ordination ou d'une classification. J'ai utilisé

l'ANOSIM même si cette méthode ne permet pas de prendre en compte plusieurs facteurs et de tester leurs interactions (Clark, 1993) et qu'elle est sensible à l'hétérogénéité de dispersion au sein des groupes. Ainsi une différence de composition entre groupes peut ainsi être considérée comme significative sous le simple fait d'une forte hétéroscédasticité (Anderson, 2001).

L'ANOSIM a été réalisée avec la librairie « vegan » pour le logiciel R.

L'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP) (d'après Brin 2008)

Proposée par Anderson et Willis (2003), l'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP) permet d'obtenir une ordination contrainte avec n'importe quelle mesure de dissimilarité. La méthode (Thunès & Willassen, 1997), comprend plusieurs étapes : réalisation d'une analyse des coordonnées principales sur une matrice **Y** (*N* observations et *p* variables-espèces), en utilisant l'indice de dissimilarité de son choix, pour obtenir des axes orthonormaux **Q** (aucune standardisation des axes n'est nécessaire) ; choix d'un nombre approprié d'axes *m* comme sous-ensemble de la matrice **Q** pour les utiliser dans l'analyse canonique qui suit ; le choix du nombre d'axes peut être arbitraire ou reposer sur la minimisation de l'erreur de classification ou de la somme des carrés des résidus ; réalisation d'une analyse canonique classique : une Analyse Canonique Discriminante si la matrice **X** contient des variables qualitatives ou une Analyse Canonique des Corrélations si **X** contient des variables quantitatives ; Ces trois étapes permettant d'obtenir une ordination peuvent être complétées pour tester l'hypothèse (i) d'une différence non significative entre les groupes ou (ii) d'une absence de relation significative avec des variables mésologiques quantitatives. Les tests sont réalisés en utilisant la statistique « trace » (somme des valeurs propres canoniques ou somme des corrélations canoniques) et en calculant une probabilité *P* associée par permutations.

Les ACCP ont été réalisées avec la librairie « vegan » pour le logiciel R.

Recherche d'espèces indicatrices

Legendre et Dufrêne (1997) ont proposé la méthode IndVal pour identifier les espèces associées préférentiellement à un groupe d'observations préalablement défini par une ordination ou une classification. Il peut s'agir également d'un groupe correspondant à un habitat naturel défini *a priori*. Cette méthode combine l'abondance et la fréquence d'une espèce. Elle définit deux caractéristiques – la fidélité et la spécificité – dont la combinaison permet de calculer une valeur indicatrice (ou IV) d'une espèce *i* pour chaque groupe *j* d'une typologie avec l'équation suivante : $INDVAL_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$ (1)

Le premier terme de l'équation (1) représente la spécificité d'une espèce, défini par l'équation suivante : $A_{ij} = N_{indiv_{ij}} / N_{indiv_{i.}}$ (2) où $N_{indiv_{ij}}$ est l'abondance moyenne de l'espèce *i* sur les échantillons du groupe *j* et $N_{indiv_{i.}}$ est la somme des abondances moyennes de l'espèce *i* dans chacun des groupes. La valeur de A_{ij} est maximale lorsque l'espèce *i* n'est présente que dans les échantillons du groupe *j*.

Le second terme de l'équation (1) représente la fidélité d'une espèce, défini par l'équation suivante : $B_{ij} = N_{échant_{ij}} / N_{échant_{j.}}$ où $N_{échant_{ij}}$ est le nombre de sites du groupe *j* dans lesquels l'espèce *i* est présente et $N_{échant_{j.}}$ est le nombre d'échantillons dans le groupe *j*. La valeur de B_{ij} est maximale lorsque l'espèce *i* est présente dans tous les échantillons du groupe *j*. La valeur indicatrice d'une espèce *j* pour un niveau de partition d'une typologie est la valeur $INDVAL_{ij}$ observée la plus importante pour l'ensemble des groupes de cette partition: $INDVAL_j = \max[INDVAL_{ij}]$.

La valeur $INDVAL$ (ou IV) obtenue est testée par permutations. Les échantillons sont réalloués dans des groupes au hasard et une nouvelle valeur IV est calculée. L'opération est répétée un grand nombre de fois permettant ainsi d'estimer une valeur moyenne obtenue par le hasard et de la comparer à la valeur observée par le biais d'un test *z*. On peut également réaliser un test de

rang, en notant la position de la valeur observée dans la distribution générée, arrangée en ordre décroissant.

La spécificité est maximale (100%) quand l'espèce n'occupe qu'un groupe et la fidélité est maximale (100%) lorsque l'espèce est présente dans tous les relevés d'un groupe. La valeur indicatrice de l'espèce est maximale (100%) lorsque la spécificité et la fidélité sont maximales. Une espèce peut être considérée indicatrice d'un groupe lorsque sa valeur IV est supérieure à 25 et significative. Elle est caractéristique lorsque cette valeur dépasse 80 et est significative.

Cette méthode constitue un complément voire un substitut utile à l'ANOVA. Elle est en effet plus robuste à des différences de nombre d'échantillons entre groupes, à des différences d'abondance entre les échantillons d'un même groupe et aux différences d'abondances absolues des différents *taxa* qui peuvent néanmoins présenter des patrons de réponses similaires (Legendre & Legendre 1998).

Dans le but de réduire, l'importance des espèces rares (dont singletons et doubletons), nombreuses dans les assemblages étudiés, les espèces présentes dans moins de 5% des échantillons et celles représentées par moins de 10 individus au total, ont été exclues du jeu de données pour cette analyse, réalisée avec IndVal (version 2004).

Résultats

Résultats généraux

Infestation

Selon toute attente, presque tous les sporophores ont livré au moins un individu, quelque soit leur maturité et leur taille, sauf 4 unités (FRAPL5SP4, VEN1PL4SP3, VEN2PL3SP8 et VEN3PL3SP7), exclus de fait du traitement des données, car détruits en début d'expérimentation, soit un taux d'infestation de 98% tous stades de décomposition confondus.

Le sporophore le plus infesté a par exemple, livré 91 spécimens de 13 espèces, le plus riche, 26 espèces.

Nombre et abondance des coléoptères

En 15 mois, 2940 relevés ont été effectués dont 1479 positifs (au moins un spécimen de coléoptère capturé). Au total, 5129 spécimens ont été récoltés : 99% ont été identifiés (seuls quelques Aleocharinae ne sont que morphotypés) et se ventilent en 196 espèces appartenant à 35 familles de coléoptères. Les familles rangées par ordre d'importance décroissante pour le nombre de spécimens capturés sont : les Monotomidae (3 espèces), les Staphylinidae (85 espèces), les Ciidae (10 espèces), les Cryptophagidae (9 espèces), les Latridiidae (8 espèces), les Curculionidae (14 espèces), les Nitidulidae (8 espèces) et les Leiodidae (8 espèces). Elles représentent plus de 90 % du total du nombre d'individus et plus de 77 % du nombre total d'espèces capturées.

La famille la plus représentée par rapport à l'effectif total (soit 25% des spécimens collectés) est celle des Monotomidae, essentiellement du fait de la présence de *Rhizophagus dispar* qui représente 24,9% de l'effectif total des individus capturés, sur l'ensemble de l'expérimentation.

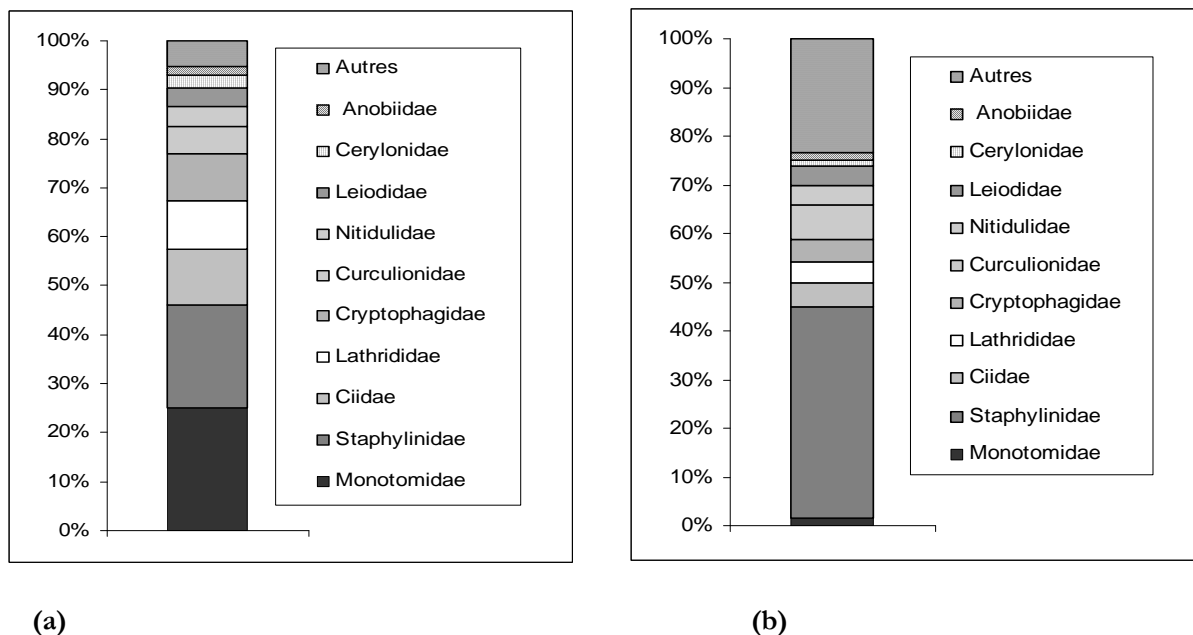


Figure 5: Représentativité des principales familles en proportion de l'abondance des individus capturés sur l'abondance totale (a) et en fonction du nombre d'espèces (b), dans les 196 pièges à émergence.

La famille contribuant le plus à la richesse spécifique des assemblages est celle des Staphylinidae (85 espèces).

A l'échelle des sites, l'assemblage des espèces est nettement dominé par 9 espèces *Rhizophagus dispar*, *Cis castaneus* (Herbst, 1793), *Leptusa fumida* (Erichson, 1839), *Leptusa ruficollis* (Erichson, 1839), *Cartodere nodifer* (Westwood, 1839), *Cryptophagus scanicus* (Linnaeus, 1758), *Cryptophagus dentatus* (Herbst, 1793), *Cotaster cuneipennis* (Aubé, 1850) et *Epuraea variegata* (Herbst, 1793).

Parmi les espèces faiblement représentées, on compte 69 singletons et 25 doubletons, ce qui représente un nombre très élevé d'espèces discrètes dans les assemblages.

Par ailleurs sur l'ensemble des sites, ce sont les zoophages les plus représentés avec plus de 55% du nombre d'espèces (Fig. 2), plus de 55% de l'abondance totale (nombre d'individus) contre 38% pour les mycétophages *sensu lato*.

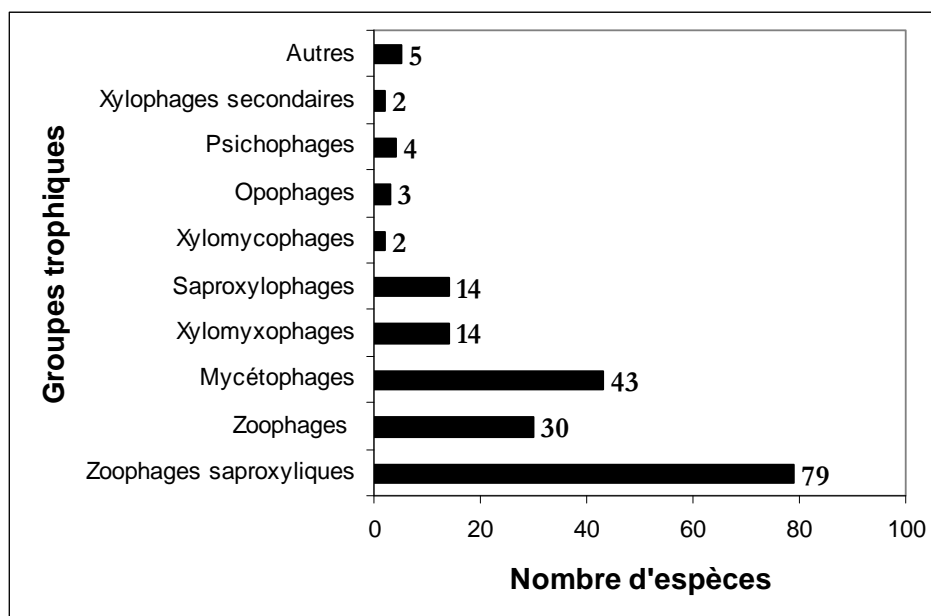


Figure 6: Nombre d'espèces de Coléoptères collectés dans les 196 pièges à émergence, ventilées par groupe trophique.

Espèces rares

Dans mes relevés 11 espèces de xylomycétophages considérées comme rares au niveau national (Brustel 2001, J.P. Tamisier, B. Moncoutier et H. Callot com. pers.), apparaissent: cinq espèces mycétophages au sens large, *Triplax rufipes* (Fabricius, 1787) (Erotylidae), *Agathidium plagiatum* (Gyllenhal, 1810) (Leiodidae), *Tetratoma fungorum* Fabricius, 1790 et *Tetratoma ancora* Fabricius, 1790 (Tetratomidae), *Cryptophagus badius* Sturm, 1845 (Cryptophagidae) ; six espèces zoophages, *Abreus granulum* Erichson, 1839 (Histeridae), *Phloeostichus denticollis* Redtenbacher, 1842 (Phloeostichidae), *Aleochara stichai* Likovský, 1965, *Hapalaraea pygmaea* (Paykull, 1800), *Syntomium aeneum* (P. Müller, 1821) et *Coryphium angusticollis* Stephens, 1834 (Staphylinidae).

Autres espèces de coléoptères

Le Tenebrionidae, *Bolitophagus reticulatus*, n'a été capturé qu'une seule fois: sa présence quoique discrète est attestée sur le massif vosgien jusqu'à 800 mètres d'altitude (obs. pers.). Sans surprise les seuls *Dorcatoma* capturés, en l'occurrence *D. robusta* A. Strand, 1938, ne l'ont été que dans les quelques sporophores morts en état assez avancé de décomposition (IIB). Quelques espèces de Leiodidae plutôt inféodées aux Myxomycètes, à l'instar d'*Agathidium seminulum* (Linnaeus, 1758), *A. nigripennis* (Fabricius, 1792) et *A. mandibulare* Sturm, 1807 ont été capturées en abondance non négligeable. Pour ce qui est des *Triplax* (Erotylidae), ils sont plus courants sur les polyporacées annuelles monomitiques comme *Inonotus hispidus* (Benick 1952) ou les Pleurotaceae, d'où leur très faible représentation dans mes relevés, malgré la relative banalité de *T. russica* (Linnaeus, 1758) dans la région. Quant à *Tetratoma fungorum*, sa présence anecdotique dans mes relevés s'explique par sa grande affinité, quoique non exclusive, avec *Piptoporus betulinus* (Paviour-Smith 1966). Curieusement je n'ai échantillonné aucun *Cis jacquemarti*, espèce rare, mais pourtant présente dans la région sur *Fomes fomentarius*: la forte présence de *Cis castaneus* dans la plupart des unités d'échantillonnage représenterait-elle pour elle un obstacle, un compétiteur potentiel ?

Autres ordres

Les collemboles et les diptères peu nombreux n'ont pas été conservés. Notons qu'aucun lépidoptère mycétophage Tineidae n'a été capturé. Au total, 149 spécimens d'hyménoptères essentiellement dans les familles des Brachonidae et Ichneumonidae ont été conservés pour valorisation future.

Phénologie

Sans surprise, la capture maximale en nombre d'individus tous groupes trophiques confondus, est assurée en mai, juin, juillet, ce qui est valable aussi pour des mycétophages stricts comme les Ciidae. On remarquera par ailleurs le niveau de capture hivernal témoin d'une activité encore soutenue, essentiellement imputable à *R. dispar*. Par contre, il est intéressant de noter le peu de captures de Ciidae à la date de sporulation de *Fomes fomentarius*, fin avril (2008 et 2009), alors qu'on aurait pu attendre un regain d'activité des individus de cette famille avec de manière concomitante une capturabilité augmentée. Notons par ailleurs, une recrudescence des captures sur septembre et octobre 2008 qui ne me paraît pas uniquement explicable par la forte croissance d'une nouvelle strate hyméniale du champignon à cette époque.

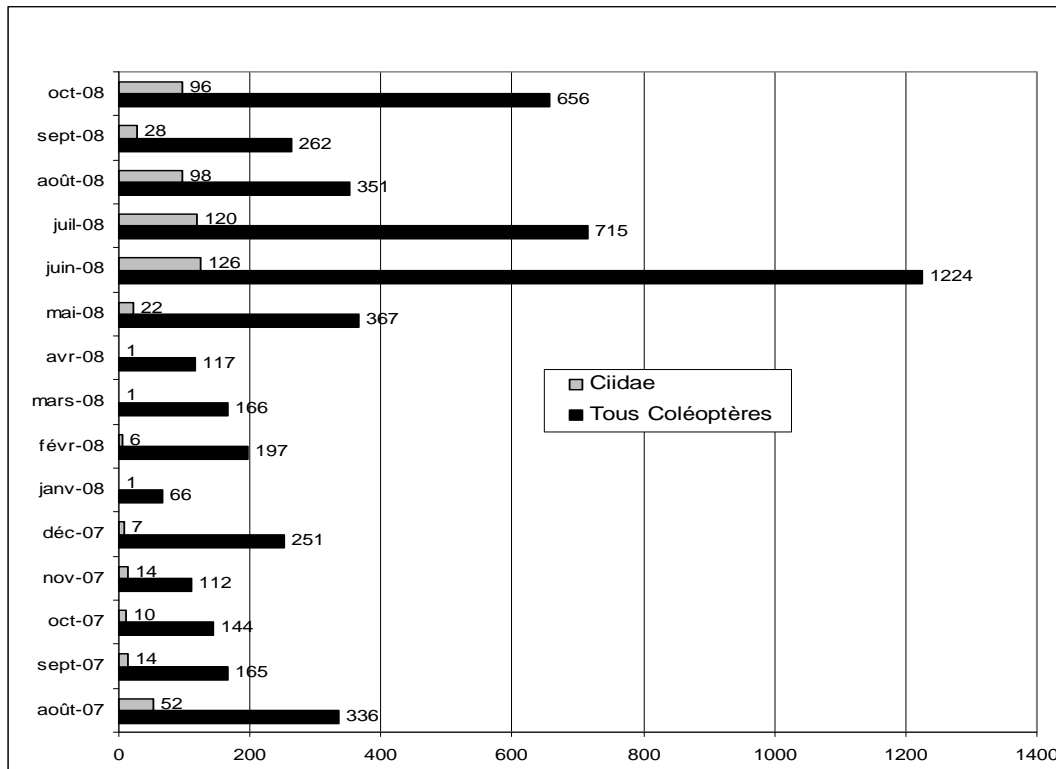


Figure 7: Nombre d'individus capturés par relevés mensuels cumulés pour 196 unités d'échantillonnage, comparaison des Ciidae et de tous les coléoptères.

Cis lineatocribratus, espèce oligophage peu courante en France, essentiellement cantonnée aux massifs montagneux, montre sensiblement la même distribution temporelle de capture mensuelle que *Cis castaneus*, espèce polyphage extrêmement banale en France et largement prépondérante dans nos relevés, suggérant qu'il n'existe pas nécessairement d'évitement phénologique dans le cadre d'une hypothétique compétition interspécifique.

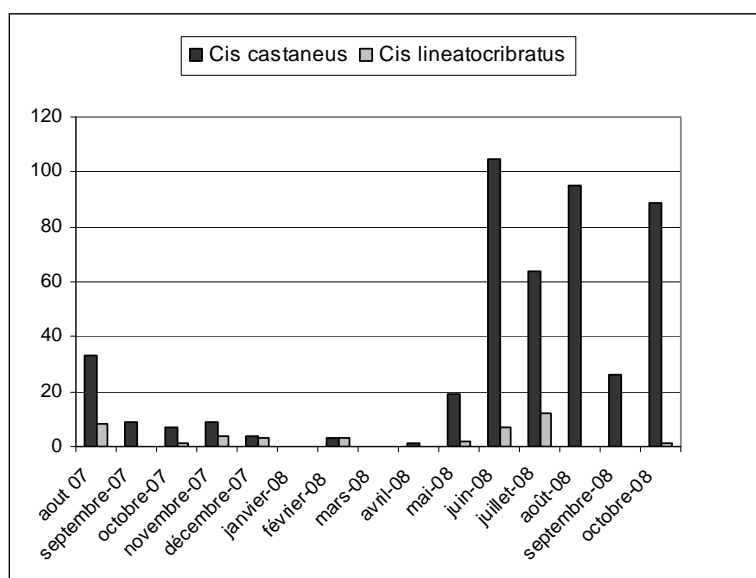


Figure 8: Nombre d'individus des deux espèces *Cis castaneus* et *Cis lineatocribratus* capturés par relevés mensuels cumulés.

Richesse spécifique par site

Seules 30 espèces sur 196 sont communes aux 5 sites, il ne s'agit d'ailleurs pas systématiquement des plus communes, ni des plus abondantes.

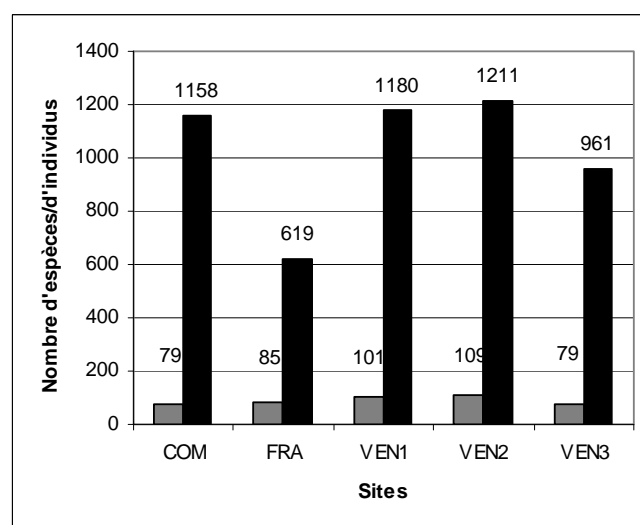


Figure 9: Nombre total d'espèces (en noir) et d'individus (en gris) par site d'expérimentation dans les 196 nasses d'émergence de *Fomes fomentarius*.

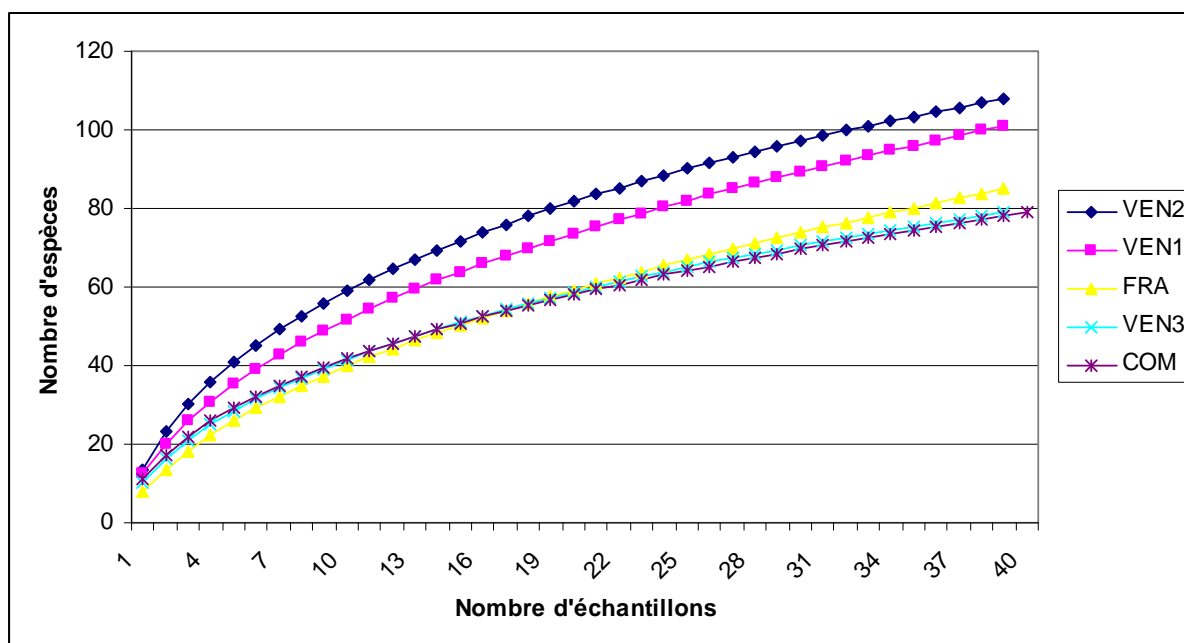


Figure 10: Courbes de la richesse spécifique cumulée en Coléoptères xylomycétophages par site. Moyennes estimées à partir de 100 itérations d'un tirage aléatoire de pièges sans remise.

Comme le montre la figure ci-dessus des courbes de richesse cumulée, l'échantillonnage n'a pas permis d'obtenir l'ensemble des espèces de coléoptères mycétophages de *Fomes fomentarius* présents sur les sites. Les plateaux asymptotiques ne sont atteints pour aucun des sites.

Tableau 4: Comparaison par interpolation (basée sur le nombre minimum commun d'échantillons, $n=39$) de la richesse spécifique cumulée avec Mao-Tau, sans remise standardisée, et son écart type, entre les cinq sites échantillonnés. Les richesses spécifiques ont été considérées comme différentes, en conséquence affectées de deux lettres distinctes, en l'absence de recouvrement de leurs intervalles de confiance à 95%.

Sites	Nombre d'échantillons	Nombre d'individus	RSCum	IC95%	Groupe
COM	39	1129	78	63,8-92,45	a
FRA	39	619	85	69,71-100,28	a,b
VEN1	39	1180	101	85,10-116,89	a,b
VEN2	39	1211	108	92,51-123,48	b
VEN3	39	961	79	64,56-93,43	a,b

Le site VEN2 montre la richesse spécifique observée la plus importante soit 108 espèces, significativement plus élevée que celle de COM, les trois autres sites ne s'en distinguant significativement pas. Les trois sites VEN1, VEN2 et FRA sont très proches en ce qui concerne leur richesse spécifique potentielle, extrapolée à l'aide des indices ACE(>157) et ICE(>163) pour les trois, significativement supérieure à celle de COM et VEN3 (ACE<120 et ICE<128) pour les deux. Le dispositif a échantillonné au moins 50% de la richesse spécifique totale (extrapolée) des coléoptères xylomycétophages de *Fomes*.

Richesse spécifique

Tableau 5 : Comparaison par interpolation (basée sur le nombre minimum commun d'échantillons) de la richesse spécifique cumulée avec Mao-Tau, sans remise standardisée, entre les trois classes de densité d'arbres porteurs, entre les deux orientations, entre les deux classes de maturité et entre les deux classes d'exposition, entre les trois classes de nombre de sporophores par arbre. Les richesses spécifiques ont été considérées comme différentes, en conséquence, affectées de deux lettres distinctes, en l'absence de recouvrement de leurs intervalles de confiance à 95%.

Variables		n	Nombre individus	RScum	IC95%	Groupe
Nombre d'arbres porteurs	n<5	56	1594	127	112,99-141,92	a
	5<=n<=9	56	1432	108	93,85-123,88	a
	n>9	56	1316	99	83,53-114,47	a(b)
Orientation	N,NE,NO	98	2536	140	123,91-156,08	a
	S,SE,SO	98	2593	157	139,37-174,62	a
Maturité	I	39	1020	96	84,02-107,98	a
	II	39	1021	104	88,55-119,44	a
Exposition	Oui	68	1583	120	104,01-135,99	a
	Non	68	1365	94	83-106,38	a(b)
Etat de l'arbre	Vivant	39	1028	89	73,61-104,39	a
	Mort	39	1018	101	90,08-113,17	a
Nombre de sporophores/arbre	1 à 6	59	1383	102	86,79-117,21	a
	7 à 11	59	1614	118	102,98-134,67	a
	12 à 45	59	1612	122	106,87-138,58	a

Comme le montre le tableau ci-dessus, la richesse spécifique totale n'est pas significativement différente pour les facteurs orientation, maturité, état de l'arbre et nombre de sporophores par arbre. La classe du plus faible nombre d'arbres porteurs et de l'exposition ensoleillée montre une diversité spécifique totale presque significativement différente.

Variables		RSmoy	Sd	Abond moy	Sd
Nombre d'arbres porteurs	n<5	10,86	5,57	24,55	17,95
	5<=n<=9	11,10	4,94	26,97	18,08
	n>9	11,25	5,20	20	15,12
Orientation	N,NE,NO	11,20	5,37	25,22	17,51
	S,SE,SO	11,35	5,16	25,09	16,96
Maturité	I	10,82	5,18	25,26	17,42
	II	11,95	5,51	24,74	16,60
Exposition	Oui	11,03	5,23	23,53	14,85
	Non	11,05	5,29	26,02	18,31
Hauteur	0,5 à 1,2	10,90	5,29	25,26	18,23
	1,3 à 2	11,26	5,24	24,64	15,66
Etat de l'arbre	Vivant	11,95	5,51	24,74	16,60
	Mort	10,82	5,18	25,26	17,38
Volume	0,5 à 1,25	10,74	5,24	25,35	17,42
	1,3 à 2,55	11,42	5,28	24,92	17
Nombre de sporophores/arbre	1 à 6	9,98	5,57	22,20	15,58
	7 à 11	11,66	4,81	30,02	20,38
	12 à 45	11,37	5,32	23,29	14,48

Tableau 6 : Comparaison des moyennes de la richesse spécifique et de l'abondance par sporophores pour chaque classe de variables environnementales, avec leurs écarts types respectifs.

Comme le montre le tableau ci-dessus, la richesse spécifique moyenne et l'abondance moyenne par sporophore ne sont significativement différentes pour aucun des facteurs environnementaux

étudiés. A l'aide du modèle linéaire généralisé, j'ai construit des régressions de la richesse spécifique moyenne selon les quatre variables quantitatives. Le meilleur modèle (AIC =1240) est obtenu avec la hauteur, le nombre de sporophores et le volume, à l'exclusion du nombre d'arbres porteur.

Composition des assemblages : variables qualitatives

Effet de l'orientation

Le Test Anosim est non significatif entre les orientations à dominante nord et celles à dominante sud. L'orientation ne semble pas être une variable influençant la composition des coléoptères du *Fomes fomentarius*, dans les conditions expérimentales de la présente étude.

Effet de la maturité

Le Test Anosim est significatif entre les classes de maturité I et II. Ce facteur est souvent considéré, dans la littérature, comme l'un des plus importants pour expliquer, pour une espèce de champignon donnée, la composition des assemblages, considérant des stades de décomposition souvent plus avancés.

Effet de l'exposition

Le Test Anosim est non significatif entre les classes d'exposition et de non exposition des arbres porteurs de sporophores. Notons par ailleurs, que les espèces mycétophages ayant montré une sensibilité avérée à ce facteur environnemental, à l'instar de *Ennearthron cornutum* (Ciidae) ou de *B. reticulatus*, sont absentes ou quasiment, de nos relevés.

Effet de l'état de l'arbre

Le Test Anosim est non significatif. Ce facteur est probablement plus structurant dans le cas d'étude des assemblages des insectes saproxylophages au sens large.

Tableau 7: Tests par permutations (n=999) de l'effet des variables indépendantes (orientation, maturité, exposition, état de l'arbre) utilisées dans le test ANOSIM. *P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001.

Facteurs	R ²	P
Orientation	-0,006566	0,917
Maturité	0,2779	0,001***
Exposition	0,02898	0,145
Etat de l'arbre	-0,03931	0,789

Composition des assemblages : variables quantitatives

Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores

Le résultat de l'ACCP est non significatif, dans les conditions expérimentales, ce facteur environnemental ne semble pas influencer la composition des assemblages. Ceci est contre intuitif puisque *a priori*, on pouvait s'attendre à une forte structuration des assemblages, par le biais de la densité en habitats favorables aux xylomycétophages qu'il pouvait représenter à l'échelle du peuplement.

Effets du nombre de sporophores par arbre

Le résultat de l'ACCP est significatif, la composition en espèces est influencée par ce facteur. Ceci paraît intuitif car une densité forte de sporophores influe de manière significative sur le volume total de l'habitat disponible pour les xylomycétophages dans un environnement immédiat, à une échelle différente du précédent facteur.

Effets de la hauteur du sporophore

Le résultat de l'ACCP est significatif, l'assemblage des espèces est influencé par ce facteur pourtant peu variable dans le plan d'échantillonnage. Néanmoins, celui-ci n'est sans doute pas écologiquement déterminant, qu'à partir de positions extrêmes sur le tronc, soit très haut, induisant des expositions plus chaudes, soit très bas corrélé à une forte humidité du sporophore et masquant *in fine*, ce facteur.

Effet du volume du sporophore

Le résultat de l'ACCP est significatif, la composition en espèces est influencée par ce facteur. En tant que volume d'habitat prospectable, il est logique que ce facteur ait une signification écologique. Certaines espèces mycétophages de grande taille y seront d'autant plus sensibles. Je n'ai malheureusement pas pu tester ce facteur sur *B. reticulatus*, anecdotique dans les relevés.

Tableau 8: Tests par permutations (n=199) de l'effet des variables indépendantes (nombre d'arbres porteurs, volume du sporophore, hauteur du sporophore, exposition, orientation, maturité, état de l'arbre et nombre de sporophores par arbre) utilisées dans le modèle de l'ACCP. *P<0,05; **P<0,01; ***P<0,001.

Facteurs	ddl	Var	%Var.tot.	F	P(>F)
Nombre d'arbres porteurs	1	0,195	0,43	0,8886	0,640
Volume du sporophore	1	0,703	1,55	3,1968	0,005**
Hauteur	1	0,787	1,74	3,5791	0,005**
Nombre de sporophores	1	0,870	1,92	3,9547	0,005 **
Exposition	1	0,298	0,66	1,3557	0,150
Orientation	1	0,206	0,45	0,9356	0,54
Maturité	1	0,822	1,81	3,7369	0,005 **
Etat de l'arbre	1	0,252	0,56	1,1444	0,35
Résidus	187	41,21	90,90	-	-

Les résultats des ACCP diffèrent peu selon l'indice utilisé (Bray-Curtis ou Jaccard) et confirment ceux des test ANOSIM. J'ai donc présenté les analyses réalisées avec la distance de Bray-Curtis, qui peut être traduite en pourcentage de différence entre les deux assemblages. Les facteurs environnementaux relevés n'expliquent qu'une part minime de l'inertie totale (variance), un peu plus de 9%, avec seulement 1,92% pour le nombre de sporophores par arbre porteur, le facteur significativement le plus influent avant la maturité, toutefois faiblement colinéaire au facteur nombre d'arbres porteurs dans un rayon de 30 m autour de l'unité d'échantillonnage. Par comparaison, notons que l'effet site contribue à près de 7% de la variance totale. D'autres facteurs environnementaux non pris en compte dans cette étude doivent contribuer à expliquer la variance résiduelle (inertie non contrainte) à l'échelle du sporophore, à l'instar de son humidité mais il faudrait sans doute rechercher à d'autres échelles, celle du massif forestier, la distribution de la nécromasse par exemple.

Espèces indicatrices

Seules 43 espèces des 196 (concernant 4415 spécimens), représentées par plus de 10 individus et présentes dans plus de 5% des sporophores, sont incluses dans l'analyse IndVal. Les analyses ont été conduites avec un nombre de permutations de 999 et les partitions comme ne décrivant pas une typologie hiérarchique.

Effet de l'orientation sur les espèces/ Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores

Aucune espèce n'est indicatrice de l'une ou l'autre orientation dominante (nord ou sud), de l'une des 3 catégories de densité d'arbres porteurs de sporophores. Aucune espèce n'est indicatrice de l'une ou l'autre des strates du plan factoriel d'échantillonnage.

Effet de l'exposition sur les espèces

Aucune espèce n'est indicatrice de la non exposition de l'arbre, 2 espèces sont indicatrices de l'exposition : *Leptusa ruficollis* et *Quedius xanthopus*.

Effet de la maturité sur les espèces

Aucune espèce n'est indicatrice du stade I mais 7 espèces sont indicatrices du stade II : *Agathidium nigripenne*, *Cis bidentatus*, *Cotaster cuneipennis*, *Epurea variegata*, *Leptusa fumida*, *Cryptophagus dentatus* et *Cis castaneus*.

Effet de la hauteur sur les espèces

Pour cette analyse, le volume a été transformé en variable catégorielle H1 de 0,5 à 1,2 m et H2 de 1,3 à 2 m. Aucune espèce n'est indicatrice de la catégorie de hauteur la plus faible même *C. lineatocribratus*, capturé sur les cinq sites et qui fait partie des espèces retenues dans l'analyse. En revanche, 3 espèces : *R. dispar*, *Cryptophagus scanicus* et *E. variegata* sont indicatrices des sporophores situés à plus grande hauteur.

Effet du volume des sporophores sur les espèces

Pour cette analyse, le volume a été transformé en variable catégorielle (V1 de 0,5 à 1,25 litre et V2 de 1,3 à 2,55 litres). Aucune espèce n'est indicatrice des sporophores de petit volume, mais 3 espèces: *Leptusa fumida*, *Cis castaneus* et *Cartodere nodifer* sont indicatrices des sporophores de plus grand volume. L'influence du volume peut en réalité, être lié soit à un effet écologique réel, soit à un effet d'échantillonnage car le volume de sporophore échantillonné est plus grand dans les gros sporophores que dans les petits.

Effet du nombre de sporophores par arbre sur les espèces

Pour cette analyse, le nombre a été transformé en variable catégorielle N1 (1 à 6), N2 (7 à 11) et N3 (12 à 45), de manière à répartir assez équitablement, les unités d'échantillonnage. Aucune espèce n'est indicatrice de l'une des 3 catégories de ce facteur.

Effet de l'état de l'arbre porteur sur les espèces

Aucune espèce n'est indicatrice de l'état mort de l'arbre mais *Leptusa ruficollis* et *Cryptophagus scanicus* sont indicatrices de l'état vivant.

Profils trophiques

La liste des espèces, avec leurs effectifs et leur groupe trophique, est présentée en annexe 5 du présent document.

Tableau 9 : Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores, de la maturité, de l'exposition, de l'état de l'arbre et de l'orientation sur la proportion d'espèces de chaque groupe trophique.

Groupes trophiques	Nombre d'arbres porteurs		Groupes	Maturité		Exposition		Etat de l'arbre		Orientation	
	X ²	P		X ²	P	X ²	P	X ²	P	X ²	P
Zoophages saproxyliques	0,94	0,624	D1=D2 =D3	0,13	0,715	0,08	0,772	0,55	0,459	0,61	0,433
Zoophages	0,14	0,931	D1=D2 =D3	0,08	0,783	0,09	0,768	3,24	0,072	0	1
Mycétophages	4,07	0,131	D1=D2 =D3	0,03	0,852	0	1	0,36	0,547	0,89	0,344
Xylomyxophages	1,02	0,602	D1=D2 =D3	1,12	0,291	0,12	0,729	0	1	0	1
Saproxylophages	0,42	0,809	D1=D2 =D3	0,15	0,703	0,1	0,751	0,47	0,494	0	1

Les facteurs environnementaux n'ont pas d'influence significative sur les proportions d'espèces pour chaque groupe trophique.

Tableau 10: Effet du nombre d'arbres porteurs de sporophores, de la maturité, de l'exposition, de l'état de l'arbre et de l'orientation sur la proportion d'individus de chaque groupe trophique. La comparaison des groupes est réalisée par la procédure de Marascuilo.

Groupes trophiques	Nombre d'arbres porteurs		Groupes	Maturité		Exposition		Etat de l'arbre		Orientation	
	X ²	P		X ²	P	X ²	P	X ²	P	X ²	P
Zoophages saproxyliques	37,91	<0,001	D1#D2 ; D1#D3 ; D2=D3	27,2 0	<0,001	10,68	0,002	0,03	0,868	0,43	0,510
Zoophages	6,77	0,034	D1=D2 =D3	2,12	0,015	0,58	0,47	2,19	0,139	0,04	0,838
Mycétophages	5,08	0,078	D1=D2 =D3	42,6 9	<0,001	3,52	0,061	7,26	0,007	11,99	<0,001
Xylomyxophages	56,96	<0,001	D1#D2 ; D1#D3 ; D2=D3	9,11	0,0025	17,11	<0,001	5,13	0,023	56,35	<0,001
Saproxylophages	9,45	0,008	D1=D2 =D3	12,0 5	<0,001	1,92	0,165	0,73	0,394	0,14	0,706

Effet du nombre d'arbres porteurs

Les espèces zoophages saproxyliques représentent toujours au moins 48% des effectifs quelques soit la densité d'arbres porteurs de sporophores et près de 50% pour le groupe trophique des zoophages *sensu lato*. Seule la proportion du groupe trophique des zoophages saproxyliques et des xylomyxophages est significativement différente entre D1 et D2, D1 et D3 mais non entre D2 et D3.

Effet de la maturité des sporophores

Les espèces zoophages saproxyliques représentent toujours au moins 40% des effectifs quelques soit la maturité des sporophores, leur proportion diminue tandis que celle des mycétophages et des xylomyxophages augmente dans les sporophores morts, toutes deux significativement. Le sporophore mort semble beaucoup plus attractif pour les mycétophages et les saproxylophages mais constitue un terrain de chasse où les zoophages saproxyliques sont proportionnellement moins abondants.

Effet de l'exposition

Les xylomyxophages sont significativement plus abondants sur des sporophores d'arbres exposés, susceptibles d'être à une température moyenne un peu plus élevée, une hygrométrie plus faible, que ceux d'arbres non exposés.

Effet de l'orientation du sporophore

Pour les mycétophages et les xylomyxophages il y a une différence dans les proportions au sein des groupes trophiques, entre les deux orientations, les premiers étant significativement ($P < 0,001$) plus nombreux en proportion, en orientation à dominante sud, les seconds en dominante nord.

Etat de l'arbre porteur

Il n'y a aucune différence significative ($P < 0,001$) dans les proportions des groupes trophiques entre les deux états de l'arbre porteur de l'unité d'échantillonnage.

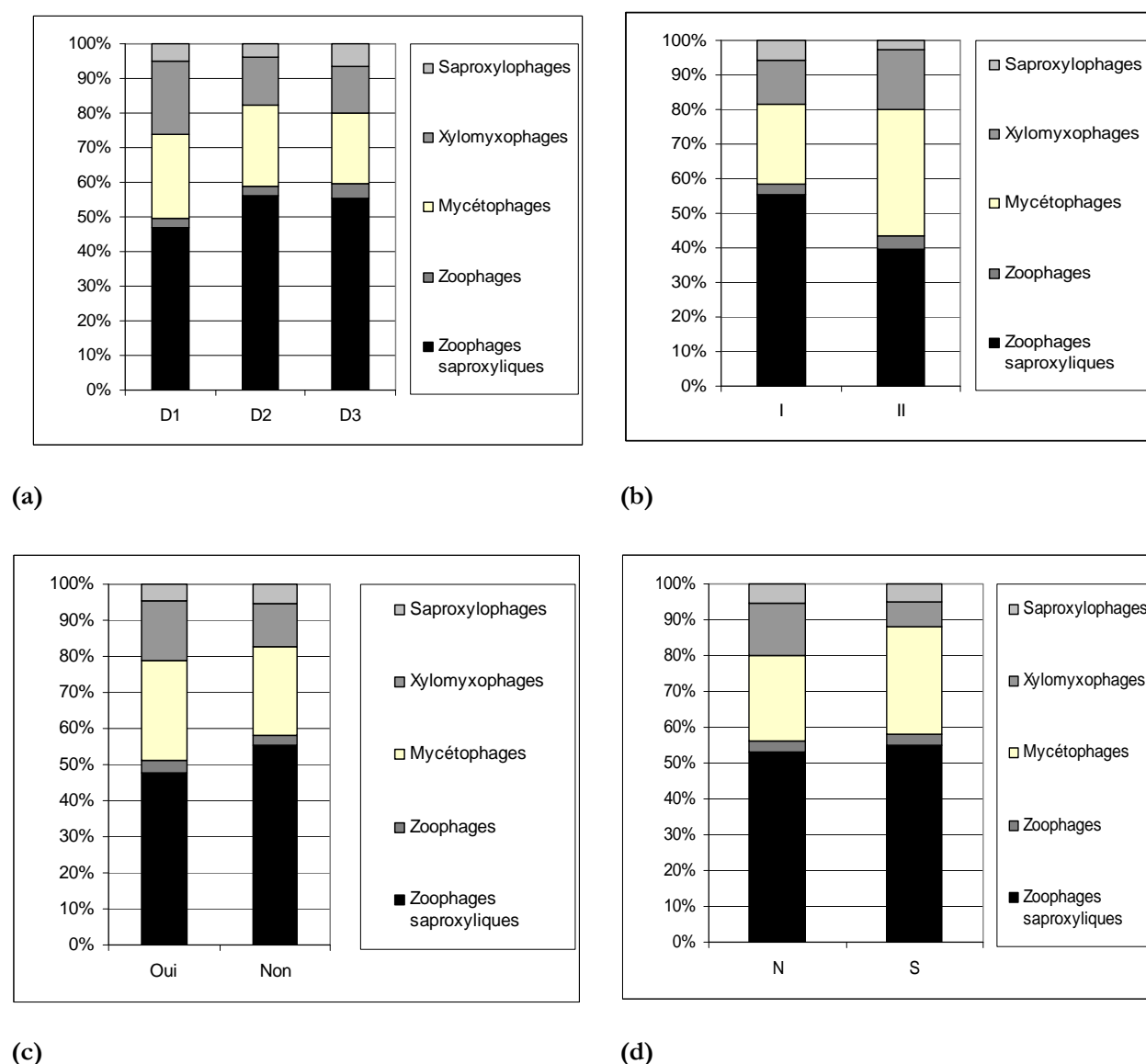


Figure 11: Répartition de l'abondance totale des coléoptères de Fomes entre les cinq principaux groupes trophiques en fonction du nombre d'arbres porteurs (a), de la maturité du sporophore (b), de l'exposition (c) et de l'orientation (d).

Tableau 11: Récapitulatif des effets des facteurs environnementaux sur la richesse spécifique cumulée, la composition des assemblages et les espèces indicatrices.

Facteurs	RScum	Composition	Espèces indicatrices
Orientation	-	-	-
Maturité	-	+	+ 7sp en dégradé (II)
Exposition	+/-	-	+ 2sp en exposé
Etat arbre	-	-	+ 2 sp en vivant
Densité d'arbres porteurs à 0.3ha	+/-	+/-	-
Volume sporophore	-	+	+3 sp sur gros
Hauteur	-	+	+ 3 sp sur hauts
Nb sporophores par arbre	-	+	-

Discussion

Des études assez comparables, quant à la problématique traitée, ont été menées sur *Fomitopsis pinicola* (Okland *et al.* 1994, Thunes 2000, Komonen 2003) ou sur *Fomitopsis rosea* (Komonen *et al.* 2000) essentiellement en Europe du nord. Il s'agit de l'une des rares études en forêt caducifoliée tempérée, qui traite de l'ensemble de la guildes des coléoptères y compris des familles d'identification délicate. Ce travail confirme que la faune de *Fomes fomentarius* est l'une des plus riches qui soient chez les Basidiomycètes (Okland 1995, Thunes 1997). Elle montre 400% d'espèces de plus que les études scandinaves avec 196 contre 43 chez Thunes (1994), 54 chez Komonen (2003) qui comprenait en outre les diptères, hyménoptères, lépidoptères, 55 espèces chez Kula *et al.* (1999) ou Thunes & Willassen 1997. Toutefois, l'effort d'échantillonnage ne peut guère être comparé, et des études méthodologiques devront montrer le niveau d'exhaustivité des méthodes de capture des mycétophages les unes par rapport aux autres. Je pense que le mode de capture, *in situ* a sans doute nettement limité les effets de déshydratation des sporophores et en général tout changement micro climatique pouvant être fatal à certains individus voire espèces de coléoptères.

Presque tous les sporophores ont livré au moins un spécimen, sans qu'un choix ait été effectué délibérément dans ce but (Thunes, 1994). A comparer avec le taux d'infestation de 57% de *Fomes* dans les études de Thunes (1994) en Norvège, de 34% au Canada dans celles de Matthewman & Pielou (1971) alors que dans les vieilles forêts, 40% des sporophores d'une autre espèce de polypore, *Fomitopsis rosea* ne contenaient aucun individu (Komonen 2001).

Le nombre de familles obtenu est particulièrement élevé, et l'assemblage dans l'ensemble varié alors que chez Thunes (1994), la faune est fortement dominée par seulement trois familles, les Ciidae, les Staphylinidae et les Latridiidae (94% des individus pour 76 % des espèces). Dans cette étude, c'est la famille des Staphylinidae avec 85 espèces qui contribue le plus à la richesse spécifique des assemblages, ce qui est conforme aux résultats obtenus pour d'autres espèces de Polyporaceae (Klimaszewski & Peck 1986).

Traits de vie des coléoptères capturés

Les prédateurs de la famille des Staphylinidae et des Monotomidae utilisent en réalité autant le mycélium des polypores que leur fructification comme terrain de chasse comme cela a été montré par Johansson (2006), ce qui ne les rend pas inféodés au seul sporophore, mais à l'ensemble formé par l'arbre vivant ou mort (Kaila *et al.* 1994), colonisé par le mycélium sous cortical et le sporophore du champignon.

J'ai noté qu'au stade I, alors qu'aucune trace d'émergence n'est visible de l'extérieur, l'infestation du sporophore peut être massive, confirmant les observations de Thunes (1994), ce qui pourrait indiquer une colonisation indirecte du champignon par le biais du mycélium sous-cortical, ou préférentielle à l'insertion du sporophore sur l'arbre. En conséquence, la population enclose dans la nasse à émergence ne pouvait être considérée comme totalement close ni d'un point de vue méthodologique ni d'un point de vue écologique, l'arbre fournissant naturellement des individus au sporophore et *vice versa*.

Par ailleurs, au vu de nos résultats, il est impossible de souscrire à l'assertion selon laquelle les Ciidae sont presque exclusivement trouvés dans les sporophores morts (Graves 1960, Paviour Smith 1960, Matthewman & Pielou 1971, Lawrence 1973, Klimaszewski & Peck 1987), même si l'hypothèse d'un mode de défense chimique des polypores contre les insectes mycétophages semble se confirmer (Lacy 1984). Il n'est pas impossible que les mycétophages aient co-évolué avec leur hôte, ayant pour certaines espèces acquis la capacité de neutraliser les effets présumés toxiques de certaines molécules émises par les polypores vivants. Néanmoins, la modification du profil trophique de l'assemblage des coléoptères, lorsque le sporophore est tout juste mort (stade II), au profit des mycétophages, suggère que la mort du sporophore revêt une attractivité nouvelle ou plus sûrement qu'elle lève une répulsivité du sporophore vivant.

J'ai noté la coexistence de plusieurs espèces de Ciidae sur un même sporophore : il n'y a pas de preuve formelle de compétition éventuelle ou d'évitement par une phénologie décalée comme cela a pu être montré dans d'autres études (Thunes 1994, Paviour Smith *in* Thunes 1994, Klimaszewski & Peck 1987). Au niveau phénologique, je n'ai noté aucune activité significative des Ciidae au moment de la sporulation des *Fomes* ce qui est surprenant lorsque l'on connaît l'attractivité olfactive qu'elle génère sur les espèces de cette famille (Jonsell & Nordlander 1995).

Il y a par ailleurs, confirmation de la mycophagie de *Rhizophagus dispar* (Kula & al. 1999), récemment considéré comme un prédateur de larves et d'œufs de saproxyliques (Komonen 2001). Son omniprésence sur l'ensemble des relevés, sa domination numérique au sein des assemblages -il en constitue parfois la seule espèce capturée en période hivernale- ne pouvant correspondre à un comportement alimentaire de zoophage strict.

La présence totalement anecdotique de *Bolitophagus reticulatus* dans mes relevés, confirme l'appréhension que j'avais de la relative jeunesse du processus de saproxylation sur les 5 sites: assez peu de sporophores morts (stade II), et pas de sporophores non intègres (stade III) n'ont été trouvés. En outre, sur aucun des 5 sites, le volume des sporophores ne dépassait 3 litres, alors que certaines réserves intégrales dont la gestion forestière a cessé depuis près de 20 ans abritent sporadiquement de tels habitats plus favorables à l'espèce en question où elle est effectivement présente (obs. pers.). De plus, l'espèce en expansion en France, n'est signalée que depuis peu des Vosges (obs. pers.).

D. robusta, n'a été capturé que dans les quelques sporophores morts en état assez avancé de décomposition (IIB), ce qui correspond bien aux traits de vie du genre consigné dans la littérature (Dajoz 1966) quoique Jonsell (1999) ne trouve pas de différence significative d'occurrence de l'espèce entre sporophore mort ou vivant. Le trop faible échantillonnage de l'espèce n'a pu me permettre de prouver ou d'infirmer statistiquement cette assertion.

Que la famille des Leiodidae soit assez peu représentée est aussi en concordance avec ce que nous savons de sa grande affinité avec les Myxomycètes (Myxozoaires) plus qu'avec les Basidiomycètes (Wheeler & Miller 2005), pourtant l'abondance de quelques espèces de cette famille semble indiquer que le substrat colonisé n'est pas anecdotique d'un point de vue écologique pour certaines, à l'instar d'*Agathidium seminulum*, *A. mandibulare* et *A. nigripenne*. Il est possible que le décollement de l'écorce lié à la présence de *Fomes* permette un développement accru des Myxomycètes profitant de conditions écologiques très confinées.

Facteurs environnementaux

Nombre d'arbres porteurs de sporophores

Ce facteur ne s'est révélé significatif que sur le profil trophique des saproxylophages et quasiment significatif sur la richesse spécifique cumulée, suggérant un effet de dilution de celle-ci à forte densité d'arbre porteur. Au niveau du sporophore, on ne retrouve pas cet effet sur la richesse spécifique moyenne, qui n'est pas significativement différente entre les trois densités.

Nombre de sporophores par arbre

Ce facteur a un effet significatif sur la composition des assemblages, et quasiment sur la richesse spécifique, ce qui infirme les résultats de Jonsell *et al.* (1999) mais confirment ceux de Rukke & Midtgaard (1998) qui trouvent une corrélation entre l'abondance de *B. reticulatus* et le nombre de sporophore sur les arbres. A ce propos, Rukke (2000) note qu'un important processus démographique se fait à l'échelle de l'arbre pour les espèces mycétophages. A l'échelle du sporophore, la richesse spécifique moyenne est significativement différente entre classes prises deux à deux, mais pas l'abondance. Thunes (2000) montre que c'est plutôt le pourcentage de sporophores morts par arbre qui influe sur la diversité spécifique, chez *Fomitopsis pinicola*.

Maturité du sporophore

C'est l'un des facteurs environnementaux qui structure le plus les assemblages, le profil trophique des mycétophages pour une espèce donnée de polypore, mais pas la richesse spécifique totale, dans cette étude. Ceci confirme les observations et études lui conférant une telle importance (Jonsell *et al.* 1999). Il est toutefois impossible de comparer les résultats présentés avec ceux de l'étude de Thunes *et al.* (2000) qui obtiennent suffisamment de sporophores au stade V pour pouvoir montrer leur plus grande richesse spécifique que celle des sporophores au stade II. *Agathidium nigripenne*, *Cotaster cuneipennis*, *Epurea variegata*, *Leptusa fumida*, *Cryptophagus dentatus*, *Cis castaneus* et *Cis bidentatus* montrent une préférence significative pour le stade de maturité II, ce qui a été montré pour cette dernière espèce, en Suède par Jonsell *et al.* (1999).

Orientation du sporophore

Ce facteur n'a pas d'effet significatif sur la composition des assemblages, ni sur la richesse spécifique totale, pas plus sur les espèces prises individuellement, mais sur le profil trophique des mycétophages et xyomycétophages. Mon hypothèse est que ce facteur généralement peu influent, peut néanmoins de façon très marginale, déterminer la présence ou l'abondance de quelques espèces (*B. reticulatus*) en modifiant l'humidité du sporophore et l'effet de l'exposition (augmentation ou diminution de température). La modification du profil trophique au profit des xylomycétophages (dépendant de bois très humide voir imbu) en orientation à dominante nord semble corroborer cette hypothèse.

Exposition de l'arbre porteur

Ce facteur n'a pas d'effet significatif sur la composition des assemblages mais un effet quasi significatif sur la richesse spécifique, celle-ci étant significativement plus forte pour les sporophores poussant sur arbre exposé. *Leptusa ruficollis* et *Quedius xanthopus* montrent une préférence significative pour les arbres exposés, trait de vie ignoré jusqu'à ce jour. Je n'ai pas par contre la confirmation de la préférence de *Cis lineatocribratus* pour les faibles expositions notée en Suède par Jonsell *et al.* (1999).

Volume des sporophores

D'après Jonsell *et al.* (1999), ce facteur induit en partie la composition spécifique ainsi que la structure des assemblages, et peut expliquer dans certaines études jusqu'à 8 à 12% de la variance totale (O'Connell & Bolger 1997b) sur un groupe de coléoptères restreint. Dans cette étude, il explique moins de 2% de la variance : l'éventail des volumes était en fait, très resserré autour de la moyenne alors que les dimensions prises par les sporophores peuvent largement dépasser 3 litres, lorsque les champignons sont plus âgés. *Leptusa fumida*, *Cis castaneus* et *Cartoderer nodifer* sont indicatrices des sporophores de plus grand volume. Il y a effectivement un processus démographique à l'œuvre à l'échelle du sporophore pour les mycétophages exploitant les sporophores tant pour leur alimentation à l'état imaginal que larvaire ainsi que pour leur reproduction. Quant à *C. bidentatus* je n'ai pas la confirmation de sa préférence pour les grands sporophores notée en Suède par Jonsell *et al.* (1999).

Etat de l'arbre

Ce facteur n'influe pas significativement sur la composition des espèces, ce qui au regard de l'écologie des xylomycétophages est logique: il en aurait été peut-être autrement si l'étude avait porté sur les seuls saproxylophages. A titre individuel, *Leptusa ruficollis* et *Cryptophagus scanicus* sont indicatrices de l'état de l'arbre vivant, agissant peut-être comme espèces colonisatrices dans l'arbre dès les premiers stades d'invasion du mycélium de *Fomes*.

Hauteur des sporophores

Ce facteur influe significativement sur la composition des espèces, ce qui confirme les résultats obtenus par Jonsell *et al.* (1999), mais pas sur la richesse spécifique totale. A titre individuel, 3

espèces : *R. dispar*, *Cryptophagus scanicus* et *E. variegata* sont indicatrices des sporophores situés à plus grande hauteur. Pour ce qui concerne *C. lineatocribatus*, son abondance n'est pas significativement corrélée à la hauteur du sporophore, en contradiction avec les résultats en Suède de Jonsell & Norlander (2004). Dans leur étude, sa présence pourrait en réalité être corrélée au taux d'humidité élevé des sporophores morts de *Fomes fomentarius* situés à la base des troncs (obs. pers.), ce qui dénote une affinité peu fréquente dans la famille des Ciidae. On peut dès lors supposer que la variable hauteur dans mon étude, masque peut être également la variable humidité du sporophore.

Fragmentation des habitats

Dans cette étude, la fragmentation spatiale ou discontinuité supposée de la ressource fongique, ne s'exprime pas à l'échelle du peuplement. Les raisons peuvent être que soit le contexte est celui d'une relative jeunesse du processus de saproxylation et donc que le cortège des xylomycétophages est en phase d'aggradation, suite à une reforestation assez récente (150-200 ans) d'une partie de ces sites, soit que la zone recèle une concentration localement forte d'arbres à *Fomes*, donc que la ressource est suffisamment abondante et homogène à l'échelle étudiée pour ne pas constituer un facteur limitant.

A moins, peut-être, que les espèces mycétophages soient de meilleurs colonisateurs que la littérature ne le laisse supposer et que l'échelle du massif forestier ou celle du paysage soit plus pertinente pour évaluer la discontinuité des habitats comme le suggèrent Økland *et al.* (1996), pour les espèces de liste rouge en Norvège. J'ai noté également une assez forte dissimilarité des sites (notamment en ce qui concerne le nombre d'espèces communes aux cinq sites), dont le contexte géographique est pourtant très proche, mais l'histoire de la recolonisation par les xylomycétophages probablement différente. La contingence historique semble un élément important à considérer comme élément de structuration des assemblages d'espèces.

A ce titre, la dimension de la continuité n'est pas seulement historique, à l'échelle du siècle elle peut être parfois paléo-historique, ce qui ne simplifie ni la problématique de conservation, ni l'étude de la dynamique des communautés soumises à une telle contingence. Ainsi la distribution actuelle des rares saproxyliques, *Rhyzodes sulcatus* et *Peltis grossum* peut témoigner non d'une fragmentation actuelle de l'écosystème, mais d'une relégation, entre le Néolithique et nos jours, aux confins montagneux peu anthropisés (Samways *et al.*, 2006) et d'une relative incapacité actuelle à recoloniser des territoires qui semblent a priori favorables.

Bioindication

Franç (1997) milite pour une utilisation des coléoptères mycétophiles comme bioindicateur d'écosystèmes bien préservés, tandis que Jonsell & Nordlander (2002) montrent que les insectes des polypores peuvent constituer des indicateurs précieux d'état de conservation des habitats et des cortèges faunistiques. D'accord sur la pertinence de leurs propositions dans le cadre des suivis (monitoring), je pense toutefois, qu'il est nécessaire de travailler, dans une démarche de défrichement, sur la guildes des mycétophages *sensu lato* et d'y inclure les familles des Staphylinidae, Cryptophagidae et Ciidae, malgré les difficultés d'identification qui y sont afférentes. Dans cette étude, je n'ai pas privilégié la piste de la bioindication *a priori*, les espèces les plus patrimoniales trouvées sur *Fomes* n'étant pas exclusives de ce polypore, ni même toutes mycétophages *sensu stricto*. Certaines, comme *Agathidium plagiatum* (Gyllenhal, 1810), myxophage assez rare au niveau national, étaient trop peu représentées pour que je puisse expliquer la raison leur présence par l'un des facteurs environnementaux relevés.

Il n'y a pour le moment pas de liste rouge en France, mais dans cette perspective, il est essentiel de savoir pour quelles raisons précises une espèce est rare : s'agit-il d'un trait de vie (sténocécie), d'une capacité limitée de dispersion/colonisation, d'une histoire expliquant la distribution actuelle (Samways *et al.* 2006), d'un faisceau de ces caractères. Par exemple, Jonsell & Nordlander (2002) notent que *Dorcatoma punctulata* et *Cis lineatocribatus*, deux espèces

saproxyliques de la liste rouge de coléoptères en Suède, ne sont significativement pas moins fréquentes dans les forêts gérées : dès lors que signifie leur présence en terme de bioindication dans une liste rouge. Aussi, s'il est certain que quelques mycétophages appartenant aux familles des Ciidae, Latriididae et Leiodidae, mériteraient de figurer sur une liste rouge, il est également nécessaire d'être prudent dans l'utilisation de telles listes comme substitut à la bioindication.

D'un point de vue méthodologique, l'utilisation plus routinière de la technique des nasses d'émergence en entomologie, permettra de cerner plus précisément les traits de vie de nombreuses espèces saproxyliques de notre faune hexagonale (entre autres). La bioindication sera alors, d'autant plus pertinente, pour nous indiquer l'état de conservation de l'écosystème forestier, que nous aurons répondu aux questions sus mentionnées (Nordén & Appelqvist 2001).

Stratégies de conservation

Les résultats de cette étude ne permettent pas de répondre simplement à la question des stratégies de conservation des xylomycétophages à l'échelle d'une parcelle forestière ou d'un massif boisé. D'autres études complémentaires liées à l'éthologie des espèces prises individuellement et à leur utilisation de l'espace à une échelle plus grande, sont requises.

Même s'il est prématuré de faire émerger des prescriptions simples de gestion, je rejoins Niemelä (1997) sur la pertinence de prendre en compte toutes les échelles spatiales dans une stratégie de conservation, peuplement ou paysage, mais également micro-habitats (Vuidot et al. 2011, Larrieu *et al.* 2011 et Winter & Moller 2008), qui étaient l'objet de cette étude. Ainsi, on peut recommander qu'en forêt gérée, tout arbre colonisé par un champignon saprotrophe ou endophyte, comme *Fomes fomentarius*, puisse faire l'objet d'une rapide évaluation économique et du danger qu'il représente pour les usagers (promeneurs, bûcherons), avant d'être si possible conservé, jusqu'à son effondrement final. En effet, si l'habitat est propice au champignon, se succéderont *a minima*, plusieurs stades de maturité du sporophore, de façon diachronique voire synchronique, augmentant la diversité des mycétophages à l'échelle du peuplement et assurant contiguïté et continuité de l'habitat (Kaila *et al.* 1994, Økland *et al.* 1996). D'autre part, l'Amadouvier vivace, agit comme un initiateur important dans la phase de saproxylation de l'arbre (obs. pers.), notamment dans la hêtraie. Il induit, du fait sa forte activité lignolytique, une riche succession d'espèces fongiques (Corticaceae, Polyporaceae, ...) à l'origine d'une biodiversité non moins importante de mycétophages (O'Connell & Bolger 1997b, Økland 1995) et pourrait être, à ce titre, une sorte d'espèce clé de voûte. En outre, il s'agit d'un champignon sans pouvoir pathogène, dont la présence n'a aucun impact sanitaire direct, vis-à-vis des arbres sains du peuplement alentour.

En élargissant la problématique à l'ensemble des organismes saproxyliques, on peut insister sur les effets de seuil du facteur nécromasse qui influent sur les assemblages, montrés de manière convergente par Martikainen et al. (2000), Penttälä *et al.* (2004), Müller & Bußler (2008), Müller & Büttler (2010) et Lassauce *et al.* (2011), en ce qui concerne les coléoptères et les polypores. Ainsi la conservation des espèces rares les moins exigeantes débiterait avec un seuil à 20 m³/ha, et pour les plus exigeantes, le volume de nécromasse devrait dépasser 100 m³/ha (Penttälä *et al.* 2004). Par conséquent, il serait souhaitable, d'inclure dans la gestion courante, une évaluation régulière de la quantité de bois mort, et de la qualité des micro-habitats, c'est-à-dire lors de la rédaction des aménagements forestiers, voire au moment des martelages, au moins pour ce qui concerne les arbres debouts.

Conclusion

Cette étude confirme la très grande variété spécifique des espèces de coléoptères fréquentant les sporophores de *Fomes fomentarius* et souligne l'importance du micro-habitat constitué de l'arbre porteur et de son hôte tant sous forme fructifiée que sous forme mycélienne. Elle a permis de répondre à la question de l'influence des facteurs structurant la composition des coléoptères xylomycétophages. La maturité, le nombre de sporophores, leur volume et leur hauteur sur le tronc apparaissent comme des facteurs significatifs. Cependant à titre individuel, certaines espèces réagissent positivement ou négativement à l'exposition des arbres, l'orientation des sporophores, voire à l'état de l'arbre porteur du sporophore.

En revanche, la fragmentation spatiale des habitats de la guildes des coléoptères saproxyliques de *Fomes fomentarius* dont je pensais pouvoir détecter les effets par le biais du facteur nombre d'arbres porteur de sporophores dans un rayon de 30 mètres autour de l'unité d'échantillonnage, n'a pu être mise en évidence. Elle devra être appréhendée à d'autres échelles que celles de cette étude (micro-habitat/peuplement), celle du massif forestier avec un maillage de l'ordre de plusieurs centaines de m² voire 1 km² (Økland *et al.* 1996), pourrait être plus pertinente. Ainsi le facteur densité à l'hectare, d'arbres porteurs de sporophores morts de *Fomes fomentarius* pourrait être testée en forêt gérée versus réserve intégrale.

D'un point de vue strictement méthodologique il serait intéressant de comparer sur le plan de l'efficacité de capture et de leur exhaustivité, plusieurs méthodes d'échantillonnage des xylomycétophages, en utilisant par exemple le piège d'interception « Kaila », en parallèle avec le piège à émergence, dans un même plan factoriel d'échantillonnage, pendant un même durée d'utilisation. Les études futures pourraient également inclure dans cette problématique, d'autres arthropodes, tels les collembolles, les Tineidae (Lépidoptères) et les Braconidae (Hyménoptères), et complèteraient nos connaissances sur le cortège des arthropodes saproxyliques dans son ensemble. Sur le plan temporel, une étude diachronique reprenant la stratification de celle-ci, pourrait évaluer l'évolution du processus de saproxylation et l'influence croissante possible des facteurs environnementaux tels, par exemple, le volume du sporophore et sa maturité, voire son humidité (facteur non mesuré dans la présente étude).

En outre une importance nouvelle pourrait être donnée aux études prenant en compte les perturbations naturelles dans l'écosystème forestier (Moretti & Barbalat 2004), pour leur impact sur les communautés entomologiques et leurs fluctuations dans le temps. Car celui-ci, n'est que rarement discriminé du facteur géré/non géré, mature/sénescent. Or, une des différences fondamentales, entre les perturbations naturelles (feux, tempête, ravageurs...) et les coupes forestières, qui induisent toutes les deux une hétérogénéité spatiale du milieu, est une forte baisse de la nécromasse disponible dans le deuxième cas, préjudiciable aux organismes saproxyliques (Bouget & Duelli 2004, Paillet *et al.* 2010).

En attendant des prescriptions simples de gestion en vue de conserver la biodiversité des saproxyliques dont le compartiment des xylomycétophages, la prudence prévaut. Elle incline, d'abord à s'orienter vers une gestion forestière intégrée, incluant l'hétérogénéité des pratiques dans le quotidien (Gosselin & Laroussinie 2009). Il convient de prendre en compte les effets de seuils de nécromasse (notamment par le biais de conservation d'îlots de vieillissement voire mieux de sénescence) et de mimer la sylvigénèse (composition en essences, allongement de la durée de révolution, maintien de micro-habitats dans la matrice forestière) plus que de recourir aux doctrines sylvicoles passées. D'autre part, elle implique de mettre en place des réserves intégrales dont les caractéristiques, les objectifs et la distribution à l'échelle du territoire sont encore largement discutées, la théorie de la biogéographie des îles (Mac-Arthur & Wilson 1963) étant largement battue en brèche quant à son application abusive à la problématique de conservation liée à la fragmentation des habitats (Haila 2002). Pour ce qui concerne les vieilles forêts, mémoire vivante de la biodiversité en matière d'espèces exigeantes, il est essentiel de poser la question de la simple pérennisation de leur cortège de saproxyliques dans une démarche de conservation de type muséographique ou alors, de celle d'une restauration de leurs populations les utilisant comme réservoir et non comme puits.

En outre, la tentation de l'hygiénisme forestier est encore grande malgré le progrès des connaissances en matière d'importance des organismes fongiques dans la fonctionnalité de l'écosystème forestier. On pense bien sûr d'abord aux champignons mycorhiziens, mais des espèces longtemps considérées comme pathogènes puis simplement saprotrophiques à l'instar de *Fomes fomentarius* pourraient jouer un rôle essentiel dans l'équilibre biologique des arbres, en tant qu'organismes endophytes, présents dans ses tissus vivants (Boddy *et al.* 2008). Quant à la détermination des niveaux de nécromasse conservée dans les forêts gérées, elle devra relever d'une politique de conservation dynamique, ménageant les intérêts économiques et écologiques afférents à la forêt. La dimension sociologique du bois mort qu'il conviendra de faire évoluer, ne devra pas être oubliée car elle est une condition *sine qua non* de la prise en compte des stades forestiers sénescents. En effet, sans une acceptation par la société de l'arbre mort en forêt, vécu actuellement comme image repoussoir de notre finitude ou simplement comme manque à brûler, aucune politique de conservation des organismes saproxyliques, ne pourra être mise en œuvre durablement.

Références bibliographiques

- Alexander K.N.A., 2002. – The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland—a provisional annotated checklist. *English Nature Research Reports*, **467**, 142 p.
- Alexander K.N.A., 2004. – Revision of the Index of Ecological Continuity as Used of saproxylic beetles. *English Nature Research Reports* **574**, 60 p.
- Anderson M.J., 2001. – A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Aust. Ecol.* **26**: 36-46.
- Anderson MJ, Willis TJ, 2003. – Canonical analysis of principal coordinates : a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, **84**:511-25.
- André J., 1997 - La phase hétérotrophe du cycle sylvigénétique. *Les dossiers de l'Environnement de l'INRA*, spécial "Forêts", **15**: 87-99.
- Benick, L., 1952. – Pilzkäfer und Käferpilze, Ökologische und Statistische Untersuchungen. *Acta Zoologica Fennica*, **70**: 1-250.
- Berg A., Ehnström, B. Gustafsson, L., Hallingback, T., Jonsell, M. & Weslien, J., 1994. – Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Cons. Biol.*, **8**: 718-731.
- Binder M., Hibbett D. S., Larsson K.-H., Larsson E., Langer E. & Langer G., 2005. – The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (Homobasidiomycetes). *Systematics and Biodiversity*, **3**(2): 113–157.
- Binder M. & Hibbett D. S., 2002. – Higher-Level Phylogenetic Relationships of Homobasidiomycetes (Mushroom-Forming Fungi) Inferred from Four rDNA Regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **22**(1): 76–90.
- Blondel J., 2003. – Guilds or functional groups: does it matter ? *Oikos*, **100**: 223-231.
- Boddy L., Frankland J. C. & Van West P., 2008. – Ecology of saprophytic basidiomycetes. *British Mycological Society*, Symposium Series, **28**: 3-372.
- Bouget C. & Vincent R., 2008. – Les *Latridiidae* de la faune de France continentale et de Corse: mise à jour de la clé des genres et du catalogue des espèces (Coleoptera, Cucujoidea). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **113**(1):101-120.
- Bouget C., Brustel H. & Nageleisen L., 2005. – Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois: synthèse et mise au point sémantique. *Comptes-Rendus Biologies*, **328**: 936-948.
- Bouget C., Brustel H. & P. Zagatti, 2008. – The French Information System on Saproxylic Beetle Ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, *suppl.*, **10**: 33-36.
- Bouget, C., Duelli, P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological conservation*, **118**(3) ; 281 - 299
- Brin A., 2008. – *Le bois mort et les Coléoptères associés dans les plantations de pin maritime (Pinus pinaster L.). Implications possibles pour la gestion durable des forêts et l'élaboration d'indicateurs de biodiversité.* Thèse de doctorat. Université Bordeaux I, 183 p.
- Brustel H., 2004. – *Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. Perspectives pour la conservation du patrimoine naturel.* Thèse de doctorat. ONF, Les dossiers forestiers, n°13: 297 p.
- Clarke KR, 1993. – Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**:117-43.
- Clarke & Warwick R.M., 1994. – Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. UK: Natural Environment Research Council.
- Coiffait H., 1972. – Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. Tome I. Généralités. Sous- familles Xantholininae et Leptotyphlinae. *Supplément à la Nouvelle Revue d'Entomologie*, **2** (2), 1-651.
- Coiffait H., 1974. – Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. Tome II. Sous- familles Staphilininae, Tribus Philonthini et Staphylini. *Supplément à la Nouvelle Revue d'Entomologie*, **4** (4), 1-400.

- Coiffait H., 1978. – Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. Tome III. Sous- familles Staphilininae, Tribu Quediini, Sous- familles Paederinae, Tribu Pinophilini. *Supplément à la Nouvelle Revue d'Entomologie*, **8** (4), 1-364.
- Coiffait H., 1982. – Coléoptères Staphylinidae de la région paléarctique occidentale. Tome IV. Sous- familles Paederinae, Tribu Paederini 1 (Paederi, Lathrobii). *Supplément à la Nouvelle Revue d'Entomologie*, **12** (4), 1-440.
- Colwell R. K., C. X. Mao & J. Chang, 2004. – Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* **85**: 2717-2727. *Download pdf*.
- Colwell R. K., 2009. – EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Dajoz R., 1966. – Ecologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie. Vie et milieu. *Bulletin du Laboratoire Arago*, **XVII** (1-C): 525-763.
- Dajoz R., 1985. – Répartition géographique et abondance des espèces du genre *Triplax* Herbst (Coléoptères, Erotylidae). *L'Entomologiste*, **41** (3): 133-145.
- Dajoz R., 1998. – *Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*. Tec & Doc. pp. 562.
- Dufrêne M, Legendre P, 1997. – Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**: 345-66.
- Drilling K. & Dettner K., 2009. – Electrophysiological responses of four fungivorous coleopteran to volatiles of *Trametes versicolor*: implications for host selection. *Chemoecology*, **19**: 109-115.
- Entwistle, H. M., 1955. – The biology and morphology of the fungus beetles of the family Ciidae and their parasites. MSc thesis, Univ. of London.
- Essén, P-A., Ehnström, B., Ericsson, L. & Sjöberg k., 1997. – Boreal forests. *Ecological Bulletins*, **46**: 16-47.
- Fäldt J., Jonsell M., Norlander G., Borg-Karlson A.-K. , 1999. – Volatiles of bracket fungi *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius* and their functions as insect attractants. *J. of Chemical Ecol.*, **25** (3) : 567-590.
- Forsse E. and Solbreck C., 1985. – Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *Zeitschr. F. ang. Entomol.* **100**, 47-57
- Fossli, T.E., Andersen, J., 1998. – Host preference of Cisidae (Coleoptera) on tree-inhabiting fungi in northern Norway. *Entomologica Fennica*, **9**(2): 65 - 78.
- Franc V., 1997. – Mycetophilous beetles (Coleoptera mycetophila) – indicators of well preserved ecosystems. *Biologia, Bratislava*, **52**(2): 181-186.
- Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A., 1965-1992. – *Die Käfer Mitteleuropas. Band 1-7 : Clavicornia*. Goecke & Evers, Verlag, Krefed.
- Gauthier P., Debussche M., Thompson J. D., 2010. – Regional priority setting for rare species based on a method combining three criteria. *Biological Conservation*, **143**: 1501-1509.
- Geiser R., 1986. – Käfer. In : G. Kaule (Ed), *Arten- und Biotopschutz*. Eugen Ulmer, Stuttgart, pp. 240-243.
- Geiser, R., 1998. – Rote Liste der Käfer (Coleoptera). In: Bundesamt für Naturschutz (Eds.), Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55, Bonn-Bad Godesberg, pp. 194–201.
- Gilg O., 2004. – *Forêts à caractère naturel: caractéristiques, conservation et suivi*. Montpellier, ATEN/RNF, 96 p.
- Gosselin M. & Laroussinie O., 2009. – *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*. Collection Etudes du CEMAGREF, série gestion des territoires n°20, 320p.
- Graves R.C., 1960. – Ecological observations on the insects and other inhabitants of woody shelf fungi (Basidiomycetes: Polyporaceae) in the Chicago area. *Annals of Entomological Society of America*, **53**: 61-78.

- Guevara R. et al. 2000a. – Orientation of specialist and generalist fungivorous ciid beetles to host and non-host odours. *Physiological Entomology*, **25** : 288-295.
- Guevara R., Hutcheson K. A., Mee A. C., Rayner D. M. and Reynolds S. E., 2000. – Ressource partitioning of the host fungus *Coriolus versicolor* by two ciid beetles: the role of odour compounds and host ageing. *Oikos* **91** (1): 184-194.
- Hågvard S. & Økland B., 1997. – Saproxylic beetle fauna associated with living sporocarps of *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. In four spruce forests with different management histories. *Fauna norv. Ser. B.*, **44**: 95-105.
- Haila Y., 2002. – A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, **12**(2): 321-334.
- Hanski, I., 1989. – Fungivory: fungi, insects, and ecology. In: Wilding N., Collins N.M., Hammond P.M. and Webber J.F. (eds), *Insect-fungus interactions*. Academic Press, pp. 25-68.
- Hanski, I., 2008. – Insect conservation in boreal forests. *Journal of Insect Conservation*, **12**: 451-454.
- Hammond, P.M. and Lawrence, J.F., 1989. – Mycophagy in insects; a summary. In N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond and J.F. Webber (eds), *Insect-fungus interactions*. London. Academic Press, p.
- Hedin J., Ranius T., Nilsson S. G., Smith H. G., 2008. – Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodivers Conservation* **17**:675–684.
- Hilt M. & Ammer U., 1994. – Totholzbesiedelnde Käfer im Wirtschaftswald – Fichte und Eiche im Vergleich. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **113**: 245-255.
- Johansson, T., 2006. – *The conservation of saproxylic beetles in boreal forest: importance of forest management and dead wood characteristics*. Doctoral Thesis. *Acta Universitatis Agriculturae Suecicae*. 34 p.
- Jonsell M. & Nordlander G., 1995. – Field attraction of Coleoptera to odours of the wood-decaying polypores *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius*. *Annales Zoologici Fennici*, **32**(4): 391-402.
- Jonsell M., Weslien J. & Ehnström B., 1998. – Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* **7**: 749-764.
- Jonsell M., 1999. – *Insects on Wood-decaying Polypores: Conservation Aspects*. PhD thesis, Silvestria Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala Sweden, 179 p.
- Jonsell M., Nordlander G. et Jonsson M., 1999. – Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. *Journal of Insect Conservation*, **3**(2): 145-161.
- Jonsell M., Nordlander G. & Ehnström B., 2001. – Substrate associations of insects breeding in fruiting bodies of wood decaying fungi. *Ecological Bulletins*, **49**: 173-194
- Jonsell M. et Nordlander G., 2002. – Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management*, **157**(1-3): 101-118.
- Jonsell M., Schroeder M. et Larsson T., 2003. – The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography*, **26**: 421-428.
- Jonsell M. et Nordlander G., 2004. – Host selection patterns in insects breeding in bracket fungi. *Ecological Entomology*, **29**: 697-705.
- Jonsson M., Nordlander G. et Jonsell M., 1997. – Pheromones affecting flying beetles colonizing the polypores *Fomes fomentarius* and *Fomitopsis pinicola*. *Entomologica Fennica*, **8**: 161-165.
- Jonsson M., 2002. – *Dispersal ecology of Insects inhabiting wood-decaying fungi*. Department of Entomology, PhD thesis, Swedish Lund University .
- Jonsson M., 2003. – Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Ecological Entomology*, **28**(2): 159-167.
- Jonsson M., Johannesen J. et Seitz A., 2003. – Comparative genetic structure of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Journal of Insect Conservation*, **7**(2) : 111-124.

- Jonsson M. & Nordlander G., 2006. – Insect colonisation of fruiting bodies of the wood-decaying fungus *Fomitopsis pinicola* at different distances from an old-growth forest. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 295-309.
- Kaila L., Martikainen P. et Punttila P., 1997. – Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, Springer Netherlands, **6** (1): 1 - 18.
- Kaila L., Martikainen P., Punttila P. & Yakovlev E., 1994. – Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed by different polypore species. *Annales Zoologici Fennici*, **31**: 97-107.
- Kehler D. & Bondrup-Nielsen S., 1999. Effects of isolation on the occurrence of a fungivorous forest beetle, *Bolitotherus cornutus*, at different spatial scales in fragmented and continuous forests. *Oikos*, **84**(1): 35-43.
- Klimaszewski J. and Peck, S. B., 1987. – Succession and phenology of beetle faunas (Coleoptera) in the fungus *Polyporus squamosus* (Huds.: Fr.) Karst. (Polyporaceae) in Silesia, Poland, *Canadian Journal of Zoology*, **65**: 542-550.
- Knutsen H., Arne Rukke B. Jorde P. E. & Ims R. A., 2000. – Genetic differentiation among populations of the beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae) in a fragmented and a continuous landscape, *Heredity*, **84**: 667-676.
- Koch K., 1989-1992. – *Die Käfer Mitteleuropas*, Ökologie. Goecke & Evers Verlag, Krefeld, Germany.
- Köhler F., 2000. – Saproxylic beetles in nature forests of the northern Rhineland. Comparative studies on the saproxylic beetles of Germany and contributions to German nature forest research. Recklinghausen: LÖBF/LAFAO NRW, 351 p.
- Köhler F. & Klausnitzer, B., 1998. – Verzeichnis der Käfer Deutschlands. *Entomologische Nachrichten und Berichte*, Beiheft **4**: 1-185.
- Kolpfenstein P.C., 1971. – The ecology, behavior and life cycle of the mycetophilous beetle, *Hadreule blaisdelli* (Casey) (Insecta: Coleoptera: Ciidae). Thesis, Bowling Green State Univ., Ohio.
- Komonen A. Penttilä R., Lindgren M. & Hanski I., 2000. – Forest fragmentation truncates a food chain based on a old-growth forest bracket fungus. *Oikos*, **90**:119-126.
- Komonen A., 2001. – Structure of insects communities inhabiting old-growth forest specialist bracket fungi. *Ecological Entomology*, **26**: 63-75.
- Komonen A., Siitonen J. & Mutanen M., 2001. – Insects inhabiting two old-growth forest polypore species. *Entomologica Fennica*, **12** (1): 3-14.
- Komonen A., 2003. – Distribution and abundance of insect fungivores in the fruiting bodies of *Fomitopsis pinicola*. *Ann. Zool. Fennici* **40**: 495-504.
- Komonen A., Jonsell M., Økland B., Sverdrup-Thygeson A. & Thunes K., 2004. – Insect assemblage associated with the polypore *Fomitopsis pinicola*: a comparison across Fennoscandia. *Entomologica Fennica*. **15**: 102-112.
- Komonen A. & Kouki, J., 2005. – Occurrence and abundance of fungus-dwelling beetles (Ciidae) in boreal forest and clearcuts: habitat associations at two spatial scales. *Animal Biodiversity and Conservation*, **28**(2): 137-147.
- Kula E., Boháč J., Jelínek J., 1999 – Insect fauna of selected polypore fungi on birch stems in northern Bohemia. *Miscellanea Zoologica* **22**(1): 75-85.
- Lacy R.C., 1984. – Predictability, toxicity, and trophic niche breadth in fungus-feeding Drosophilidae (Diptera). *Ecol. Entomol.* **9**: 43-54.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2011. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur J Forest Res*, in press, DOI 10.1007/s10342-011-0551-z
- Larsson T., 2002. – Occurrence of *Bolitophagus reticulatus* in forests with high and low densities of *Fomes fomentarius* polypores. *Examensarbete i entomologi*, **4**:1-16.

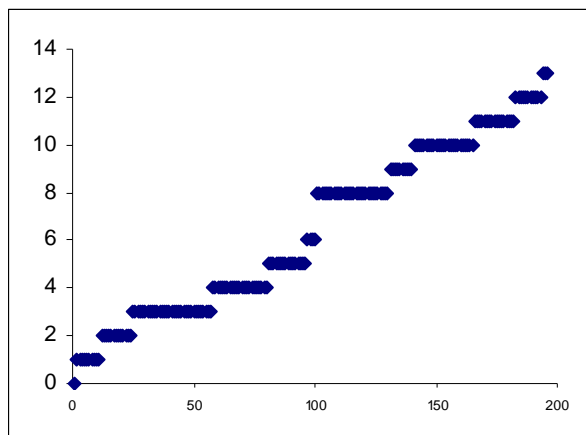
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol. Indicators*, **11**: 1027-1039.
- Laurence J. F., 1973. – Host preference in Ciid beetles (Coleoptera: Ciidae) inhabiting the fruiting bodies of Basidiomycetes in North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **145**: 163-212.
- Lawrence J.-F., 1989. – Mycophagy in the Coleoptera : feeding strategies and morphological adaptations. In: N. Wilding, N.-M. Collins, P.-M. Hammond, J.-F. Weber, 1989. *Insect-Fungus interactions*. Academic Press, London, 2-23.
- Lecomte H., 2000. – L'inventaire permanent des ressources forestières de Wallonie. Acte du colloque "Inventaire et suivi de la biodiversité en Région wallonne". La Marlagne.
- Legendre P, Legendre L, 1998. – *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier. 853 pp.
- Löbl I. & Smetana A (Eds). 2007. – *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 5. Tenebrionoidea*. Apollo Books. Stenstrup, Danemark. 670 p.
- Lohse G.A., 1967. – Cisidae. In Freude H., Harde K.W. & Lohse G.A. (eds.), *Die Käfer Mitteleuropas*, 7. Goecke & Evers, Krefeld: 280-295.
- Mac-Arthur R.H. & Wilson E. O., 1963. – An equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution*, **17**: 373-387.
- Martikainen P., Siitonen J., Puntila P., Kaila L. Rauh J., 2000. – Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, **94**: 199-209.
- Matthewman W.G. and Pielou, D.P., 1971. –Arthropods inhabiting the sporophore of *Fomes fomentarius* (Polyporaceae) in Gatineau Park, Quebec. *Canadian Entomologist*, **103**: 775-847.
- Mawdsley and Stork, 1995. Species extinctions in insects: Ecological and biogeographical considerations. In: Insects in a Changing Environment (eds R Harrington & N E Stork). Academic Press, London. pp 321-369.
- Midtgaard F. et al. 1998. – Habitat use of the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae): effects of basidiocarp size, humidity and competitors. *Eur. J. Entomol.*, **95**: 559-570.
- Mikkola K. 1991. – The conservation of insects and their habitats in northern and eastern Europe. In The conservation of insects and their habitats. Edited by N.M. Collins and J.A. Thomas. Academic Press, Toronto, Ont. pp. 109–119.
- Moretti M. & Barbalat S., 2004. – The effects of wildfires on wood-eating beetles in deciduous forests on the southern slope of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, **187**: 85-103.
- Müller J. & Bußler H., 2008. – Key factors and critical thresholds at stand scale for saproxylic beetles in a beech dominated forest, southern Germany. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **63**: 73-82.
- Müller J., Bußler H., Kneib T., 2008. – Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J. Insect Conserv.*, **12**: 107-124.
- Müller J, Büttler R., 2010. – A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur J Forest Res*, **129**:981–992
- Niemelä J., 1997. – Invertebrates and Boreal Forest Management. *Conservation Biology*, **11**(3): 601-610.
- Nilsson S. G., 1997. – Forests in the temperate-boreal transition: natural and man-made features. *Ecol. Bull.*, **46**: 61-71.
- Nilsson S. G. & Baranowski R., 1997. – Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography* 20: 491-498.
- Nordén B. & Appelqvist T., 2001. – Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 779-791.
- Nyholm T., 1953. – Bemerkungen über einige schwedische *Cis* arten (Col., Ciidae). *Entomologisk Tidskrift*, **74**: 187-196.
- O'Connell T. & Bolger T. 1997a. – Stability, ephemerality, and dispersal ability: microarthropod assemblages on fungal sporophores. *Biological Journal of the Linnean Society*, **62**: 111-131.

- O'Connell T. & Bolger T., 1997b. – Fungal fruiting bodies and the structure of the fungus – micro-arthropod assemblages. *Biology and Environment*, **97**(3): 249-262.
- Økland B. & Hågvar S., 1994. – The insect fauna associated with carpophores of the fungus *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. In a southern spruce forest. *Fauna Norvegica Ser. B*, **41**: 29-42.
- Økland B., 1995. – Insect fauna compared between six polypore species in a southern Norwegian spruce forest, *Fauna Norvegica Series B*, **421**: 21-26.
- Økland B., Bakke A., Hågvar S. & Kvamme T., 1996. – What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, **5**: 75-100.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson GL, Stevens MHH, Wagner H, 2008. – The vegan package – Community Ecology package, v1.13-1, <http://vegan.r-forge.rproject.org/>
- Orledge G. M. & Reynolds S.E., 2005. – Fungivore host-use groups from cluster analysis: patterns of utilisation of fungal fruiting bodies by ciid beetles. *Ecological Entomology*, **30** (6), 620–641.
- Paillet Y., Bergès L., Hjältén J., Odor P., Avon C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.-J., De Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros I., Sebastia M.-T., Schmidt W., Standovár T., Tóthmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K., Virtanen R., 2010. – Biodiversity differences between managed and unmanaged forest: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, **24**(1): 101-112.
- Paviour-Smith K. 1960. – The fruiting-bodies of macrofungi as habitats for beetles of the family ciidae (Coleoptera). *Oikos*, **11**(1): 43-71.
- Paviour-Smith K., 1966. – Some factors affecting numbers of the fungus beetle *Tetratoma fungorum* F.. *Ent. mon. Mag.*, **101**: 699-724.
- Penttillä R., Siitonen J. & Kuusinen M., 2004. – Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forest in southern Finland. *Biological Conservation*, **117**: 271-283.
- Pielou D.P. 1971. – The arthropod fauna associated with the birch bracket fungus *Polyporus betulinus* in Eastern Canada. *Canadian Entomologist*, **100**: 1179-1199.
- R Development Core Team, 2010. – R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ranius T. and Nilsson S.G., 2002. – Habitat of *Osmoderma eremita* Scop. (Coleoptera : Scarabeidae), a beetle living in hollow trees. *Journal of Insect Conservation*, **1**: 193-204.
- Rehfous M., 1955. – Contribution à l'étude des insectes des champignons. *Bull. de la Soc. Ent. Suisse*, **XXVIII** (1): 1-110.
- Reibnitz Von J., 1998. – Cisidae. In Fucht W. & Klausnitzer B. *Die Käfer Mitteleuropas*, **4. Supplementband**, pp. 266-269.
- Reibnitz Von J., 1999. – Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera: Cisidae). *Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart 1869 e.V.*, **34**: 2-75.
- Rogé J., 1992. – Synopsis des espèces françaises appartenant au genre *Mycetophagus* Hellwig, 1792 (Col. Mycetophagidae). *Bull. mens. Soc. linn. de Lyon*, **61** (9) : 288-296.
- Rolstad J., Gjerde I., Gundersen V.S., et Saetersdal M., 2002. – Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology*, **16**(1): 253-257.
- Roman E., 1970. – Observations sur divers coléoptères évoluant dans les polypores (champignons basidiomycètes). *Bull. Soc. Linn. de Lyon*, **30**: 300-307.
- Rukke B. A. et Midtgaard F., 1998. – The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. *Ecography*, **21**(6): 561-572.
- Rukke B. A., 2000. – Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape. *Ecography*, **23**: 492-502.

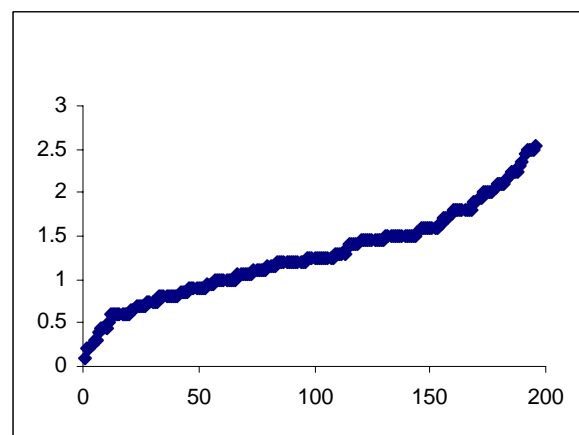
- Rukke B. A., 2002. – Fungivorous beetles in basidiocarps of *Fomes fomentarius* respond differently to microhabitat variables. *Eur. J. Entomolog.* **99**: 43-52.
- Samways M.J, Ponel P. et Andrieu-Ponel V., 2006. – Palaeobiodiversity emphasizes the importance of conserving landscape heterogeneity and connectivity. *Journal of Insect Conservation*, **10**: 215–218.
- Scheigg K.G., 2000. – Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insects species diversity, *Ecoscience*, **73**: 290-298.
- Schiegg K. G., 2001. – Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *Forest Ecology and Management*, **149**: 295-304.
- Schmidl J., Bußler H., 2004. – Ökologische Gilden xylobionter Käfer Deutschlands. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **36**: 202-218.
- Southwood T. R. E., 1977. – Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* **46**: 337-365.
- Speight M.C.D., 1989. – Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nature and Environnement Series No.42* Strasbourg, Council of Europe, 82 p.
- Stöckli B. 1996. – La régénération des forêts de montagne sur du bois mort. Notice pour le praticien N°26, WSL 8 p.
- Strand A., 1965. – Über die nordischen arten der Gattung *Cis* Latr., Untergattung *Eridaulus* Thoms., mit Beschreibung einer neuen Art, *Cis hansenii* sp. nov. (Col., Cisidae). *Norsk Entomol. Tidskr.*, **13**: 61-65.
- Sverdrup-Thygeson A. & Midtgaard F., 1998. – Fungus-infected trees as islands in boreal forest: spatial distribution of the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae). *Ecoscience*, **5**(4): 486-493.
- Thakeow P., Angeli S., Weißbecker B. et Schütz S., 2008. – Antennal and behavioral responses of *Cis boleti* to fungal odor of *Trametes gibbosa*. *Chem. Senses*, **33**: 379-387.
- Thunes K. H. 1994. – The coleopteran fauna of *Piptoporus betulinus* and *Fomes fomentarius* (Aphyllphorales: Polyporaceae) in western Norway. *Entomol. Fenn.* **5**: 157-168.
- Thunes K. H. & Willassen, E., 1997. – Species composition of beetles (Coleoptera) in the bracket fungi *Piptoporus betulinus* and *Fomes fomentarius* (Aphyllphorales: Polyporaceae): an explorative approach with canonical correspondence analysis. *J. Nat. Hist.*, **31**: 471-486.
- Thunes K. H., Midtgaard F. & Gjerde I., 2000. – Diversity of coleoptera of the bracket fungus *Fomitopsis pinicola* in a Norwegian spruce forest. *Biodivers. Conserv.*, **9**: 833-852.
- Vallauri D., Poncet L. 2002. – La protection des forêts en France : indicateurs 2002. Rapport scientifique WWF-France, Paris, 100 p. +annexes.
- Vallauri D. coord., 2003. – *Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France. Forêts métropolitaines*. Tec & Doc Lavoisier, Paris 261 p.
- Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D., 2005. – Bois mort et à cavités: une clé pour des forêts vivantes. Paris: Lavoisier Tec & Doc. 404 p.
- Vuidot A., Paillet Y., Archaux F. & Gosselin F., 2011. – Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, **144**: 441-450.
- Warren M.S. & Key R.S., 1991. – Woodlands: past, present and potential for insects. In: Collins N.M., Thomas J.A. (eds). *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, London, pp.155-211.
- Wilcove DS, Mc Lellan CH, Dobson AP, 1986. – Habitat fragmentation in the temperate zone. In *Conservation Biology*, ME Soulé (ed.), pp. 237-256. Sunderland: MA: Sinauer.
- Wikars L.-O. 1994. – Effects of fire and ecology of fireadapted insects. Introductory research essay no. 12. Département de zoologie, Université d'Uppsala, Suède.
- Wheeler Q.D. & Miller K.B., 2005. – Slime-mold beetles of the genus *Agathidium* Panzer in North and Central America : Coleoptera, Leiodidae. Part 1. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **290**: 1-95.
- Winter S. & Moller G.C., 2008. – Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manage*, **255**:1251–1261

- Wu J., Guan D., Han S, Zhang M., Jin C., 2005. – Ecological functions of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*. **16**(3): 24-252.
- Zach P. 2003. – The occurrence and conservation status of *Limoniscus violaceus* and *Ampedus quadrisignatus* (Coleoptera, Elateridae) in Central Slovakia. *Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic Beetles. People's trust for endangered species*.

Annexe 1: Graphiques de distribution des variables environnementales pour chaque unité d'échantillonnage



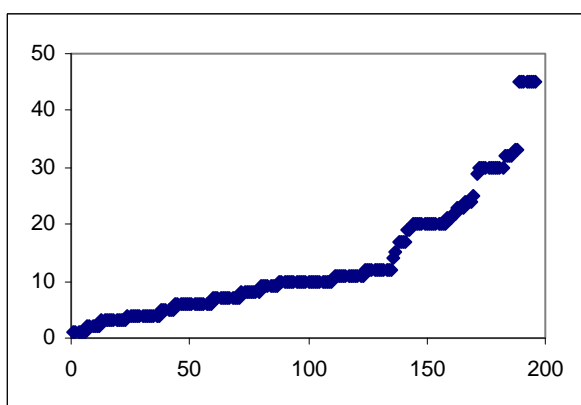
(a)



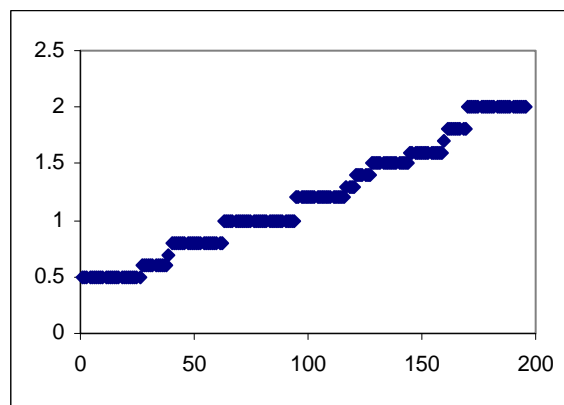
(b)

Figure 1 :
Nombre
d'arbres
porteurs de
sporophores
dans un

rayon de 30 m autour de l'unité échantillonnage (a) et Volume de chaque unité d'échantillonnage (sporophore) en dm³ (b), pour 196 sporophores.



(a)



(b)

Figure 2 : Nombre de sporophores sur l'arbre portant l'unité d'échantillonnage (a) et hauteur en m du sporophore sur l'arbre par rapport au sol (b), pour 196 sporophores.

Annexe 2 : Croisement des variables environnementales

Densité d'arbres porteur	Maturité	Exposition	Etat	Orientation		Nombre de sporophores
				NNENW	SSESW	Total
D1	I	non	mort	12	17	29
			vivant	6	6	12
		Total non		18	23	41
		oui	mort	9	3	12
			vivant	1	3	4
		Total oui		10	6	16
	Total I			28	29	57
	IIA	non	mort	1	2	3
		Total non		1	2	3
		oui	mort	9	11	20
		Total oui		9	11	20
	Total IIA			10	13	23
Total D1				38	42	80
D2	I	non	mort	13	16	29
			vivant	6	6	12
		Total non		19	22	41
		oui	mort	6	4	10
			vivant	1		1
		Total oui		7	4	11
	Total I			26	26	52
	IIA	non	mort	2	1	3
			vivant		1	1
		Total non		2	2	4
		oui	mort	3	1	4
		Total oui		3	1	4
	Total IIA			5	3	8
Total D2				31	29	60
D3	I	non	mort	12	14	26
			vivant	6	2	8
		Total non		18	16	34
		oui	mort	8	5	13
			vivant		1	1
		Total oui		8	6	14
	Total I			26	22	48
	IIA	non	mort	3	2	5
		Total non		3	2	5
		oui	mort		3	3
					3	3
		Total oui			3	3
	Total IIA			3	5	8
Total D3				29	27	56
Total				98	98	196

Tableau 1 : Nombre de sporophores (unités d'échantillonnage) par classe de densité d'arbres porteurs de sporophores, par classes de maturité, d'exposition, d'état de l'arbre.

Annexe 3: Espèces de coléoptères de *Fomes fomentarius*, citées dans la littérature

(d'après Benick 1952, Rehfoos 1955, Dajoz 1966, Roman 1970, , Økland 1995, Thunes 1994, Thunes & Willassen 1997, Fäldt et al. 1999, Jonsell 1999, Jonsell & Norlander 2002)

Espèces		
Leiodidae	Cerylonidae	Endecatommidae
<i>Catops alpinus</i> Gyllenhal, 1827	<i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830	<i>Endecatommus reticulatus</i> (Herbst, 1793)
<i>Catops morio</i> (Fabricius, 1787)	<i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius, 1792)	Anobiidae
<i>Anisotoma axillaris</i> Gyllenhal, 1810	Nitidulæ	<i>Dorcatoma robusta</i> A. Strand, 1938
<i>Anisotoma castaneus</i> Herbst, 1792	<i>Epuraea angustula</i> Sturm, 1844	<i>Dorcatoma dresdensis</i> Herbst, 1792
<i>Anisotoma glabra</i> (Fabricius, 1792)	<i>Epuraea boreella</i> (Zetterstedt, 1828)	<i>Dorcatoma substriata</i> Hummel, 1829
<i>Anisotoma humeralis</i> (Fabricius, 1792)	<i>Epuraea contractula</i> Sahlberg, 1889	Melandryidae
<i>Agathidium laevigatum</i> Erichson, 1845	<i>Epuraea oblonga</i> (Herbst, 1793)	<i>Abdera affinis</i> (Paykull, 1799)
<i>Agathidium rotundatum</i> Gyllenhal, 1827	<i>Epuraea melanocephala</i> (Marsham, 1802)	<i>Abdera flexuosa</i> (Paykull, 1799)
<i>Agathidium mandibulare</i> Sturm, 1807	<i>Epuraea neglecta</i> (Heer, 1841)	<i>Orchesia micans</i> (Panzer, 1794)
Ptiliidae	<i>Epuraea silacea</i> (Herbst, 1784)	Tetratomidae
<i>Pteryx suturalis</i> (Heer, 1841)	<i>Epuraea terminalis</i> Mannerheim, 1843	<i>Tetratoma ancora</i> Fabricius, 1790
Staphylinidae	<i>Epuraea unicolor</i> (Olivier, 1790)	Tenebrionidae
<i>Syntomium aeneum</i> (P. Müller, 1821)	<i>Epuraea variegata</i> (Herbst, 1793)	<i>Diaperis boleti</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Acrulia inflata</i> (Gyllenhal, 1813)	<i>Pocadius ferrugineus</i> (Fabricius, 1775)	<i>Bolitophagus reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Omalius rivulare</i> (Paykull, 1789)	Monotomidae	Anaspidae
<i>Phyllodrepa melanocephala</i> (Fabricius, 1787)	<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)	<i>Anaspis arctica</i> Zetterstedt, 1828
<i>Scaphisoma agaricinum</i> (Linné, 1758)	<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)	Curculionidae
<i>Scaphosoma boleti</i> (Panzer, 1793)	<i>Rhizophagus parvulus</i> (Paykull, 1800)	<i>Trypodendron domesticum</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius, 1792)	Erotylidae	<i>Orchestes fagi</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Bibloporus bicolor</i> (Denny, 1825)	<i>Dacne bipustulata</i> (Thunberg, 1781)	
<i>Euplectus karsteni</i> (Reichenbach, 1816)	<i>Tritoma bipustulata</i> Fabricius, 1775	
<i>Lordithon lunulatus</i> (Linnaeus, 1760)	<i>Triplax aenea</i> (Schaller, 1783)	
<i>Lordithon speciosus</i> (Erichson, 1839)	<i>Triplax russica</i> (Linnaeus, 1758)	
<i>Lordithon trimaculatus</i> (Fabricius, 1793)	Cryptophagidae	
<i>Lordithon trinotatus</i> (Erichson, 1839)	<i>Atomaria alpina</i> Heer, 1841	
<i>Sepedophilus littoreus</i> (Linné, 1758)	<i>Cryptophilus integer</i> (Heer, 1841)	
<i>Tachinus pallipes</i> Gravenhorst, 1806	<i>Cryptophagus lapponicus</i> Gyllenhal, 1828	
<i>Cypha longicornis</i> (Paykull, 1800)	<i>Cryptophagus setulosus</i> Sturm, 1845	
<i>Aleochara sparsa</i> Heer, 1839	Lathrididae	
<i>Atheta complana</i> Mannerheim, 1830	<i>Cartodere nodifer</i> (Westwood, 1839)	
<i>Atheta</i> (Groupe I) <i>nidicola</i> Johansen, 1914	<i>Corticaria elongata</i> (Gyllenhal, 1827)	
<i>Atheta</i> (Datomicra) <i>nigra</i> (Kraatz, 1856)	<i>Corticaria lapponica</i> Reitter, 1880	
<i>Atheta</i> (Groupe III-IV) <i>nigricornis</i> (Thomson, 1852)	<i>Enicmus fungicola</i> Thomsom, 1868	
<i>Atheta</i> (Groupe II) <i>pallidicornis</i> (Thomson, 1856)	<i>Latridius consimilis</i> Mannerheim, 1844	
<i>Atheta</i> (Microdota) <i>subtilis</i> (Scriba, 1866)	<i>Latridius hirtus</i> (Gyllenhal, 1827)	
<i>Dinarea aequata</i> (Erichson, 1837)	<i>Latridius minutus</i> (Linnaeus, 1767)	
<i>Bolitochara lucida</i> (Gravenhorst, 1802)	Mycetophagidae	
<i>Bolitochara obliqua</i> (Erichson, 1837)	<i>Litargus connexus</i> (Geoffroy, 1785)	
<i>Leptusa angustata</i> Aubé, 1850	Ciidae	
<i>Leptusa fumida</i> (Erichson, 1839)	<i>Aspidiphorus orbiculatus</i> (Gyllenhal, 1808)	
<i>Leptusa ruficollis</i> (Erichson, 1839)	<i>Xylographus bostrichoides</i> (Dufour, 1843)	
<i>Gyrophæna affinis</i> Mannerheim, 1830	<i>Cis castaneus</i> (Herbst, 1793)	
<i>Gyrophæna manca</i> (Erichson, 1839)	<i>Cis bidentatus</i> (Olivier, 1790)	
<i>Gyrophæna nana</i> (Paykull, 1800)	<i>Cis bilamellatus</i> Wood, 1884	
<i>Gyrophæna strictula</i> Erichson, 1839	<i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)	
<i>Ischnoglossa prolixa</i> (Gravenhorst, 1802)	<i>Cis fusciclavus</i> Nyholm, 1853	
<i>Placusa pumilio</i> (Gravenhorst, 1802)	<i>Cis glabratus</i> Mellié, 1848	
<i>Placusa tachyporoides</i> (Waltl, 1838)	<i>Cis jacquemartii</i> Mellié, 1848	
Corylophidae	<i>Cis lineatocribratus</i> Mellié, 1848	
<i>Arthrolips obscura</i> (Sahlberg, 1833)	<i>Sulcacis affinis</i> (Gyllenhal, 1827)	
Trogositidae	<i>Ennearthron cornutum</i> (Gyllenhal, 1827)	
<i>Thymalus limbatus</i> (Fabricius, 1787)	<i>Rhopalodontus perforatus</i> (Gyllenhal, 1813)	
Melyridae	Dermestidae	
<i>Haplocnemus impressus</i> (Marsham, 1802)	<i>Megatoma undata</i> (Linnaeus, 1758)	

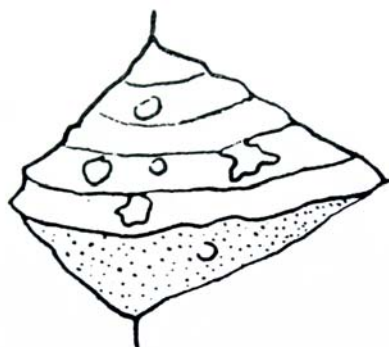
Annexe 4 : Stade de dégradation des sporophores de *Fomes fomentarius*
(d'après Graves 1960)



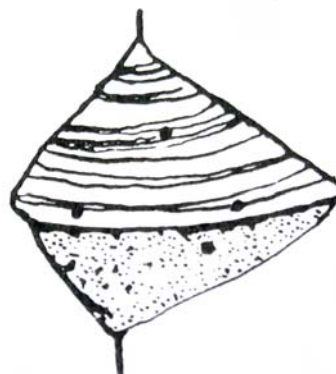
Stade 0 : sporophore vivant frais peu développé (*primordium*)



Stade I : sporophore vivant à hyménium développé



Stade IIA : sporophore récemment mort intègre



Stade IIB : sporophore récemment mort avec des fentes de séchage et/ou des trous d'émergence



Stade III : sporophore mort sec ou humide et partant en délitescence ou en poussière



Stade IV : sporophore mort au sol (contenant la faune du sol)

Annexe 5: Liste des espèces de coléoptères saproxyliques capturés dans *F. fomentarius* avec répartition de leur abondance entre chaque site ainsi que leurs habitats et groupe trophique privilégiés

Espèces	Habitat	Groupe trophique	COM	FRA	VEN1	VEN2	VEN3	Total	Observations
Carabidae (1 esp.)									
Platyderus rufus (Duftschmid, 1812)	AUTR	ZOO		3	1		1	5	
Hydrophilidae (1 esp.)									
Megasternum concinnum (Marsham, 1802)	FONG	ZOOSAP			1			1	
Histeridae (3 esp.)									
Abraeus granulum Erichson, 1839	BDEC	ZOOSAP				5		5	Liste Brustel
Gnathonus nannetensis (Marseul, 1862)	FONG	ZOOSAP	1			1		2	
Paromalus parallelepipedus (Herbst, 1792)	BDEC	ZOOSAP				1		1	
Leiodidae (8 esp.)									
Anisotoma humeralis (Fabricius, 1792)*	FONG	XYLOMYXO			6	8	3	17	Rareté nationale
Agathidium confusum Brisout, 1863	FONG	XYLOMYXO	1		3	3	2	9	
Agathidium mandibulare Sturm, 1807	FONG	XYLOMYXO	6	7	7	22	1	43	
Agathidium nigripenne (Fabricius, 1792)	FONG	XYLOMYXO	16	9	14	17	8	64	
Agathidium plagiatum (Gyllenhal, 1810)	FONG	XYLOMYXO			3				
Agathidium seminulum (Linnaeus, 1758)	FONG	XYLOMYXO	9	2	8	28	5	52	
Catops picipes (Fabricius, 1787)	FONG	AUTR			1	1		2	
Nargus wilkini (Spence, 1815)	FONG	AUTR			1			1	
Scydmaenidae (2 esp.)									
Neuraphes elongatus (P. W. J. Müller & Kunze, 1822)	BDEC	ZOOSAP	2	1	1	1	2	7	Litière
Stenichnus collaris (P. W. J. Müller & Kunze, 1822)	BDEC	ZOOSAP			5	2	1	8	Litière
Ptiliidae (3 esp.)									
Acrotrichis intermedia (Gillmeister, 1845)	BDEC	PSICHO	2	1	1	4	4	12	
Ptenidium formicetorum (Kraatz, 1851)	BDEC	PSICHO				2		2	
Pteryx suturalis (Heer, 1841)*	BDEC	PSICHO			1			1	
Staphylinidae (85 esp.)									
Antobium melanocephalum (Illiger, 1794)	FONG	ZOOSAP	2	1		1	1	5	
Phyllodrepoidea crenata (Ganglbauer, 1895)	FONG	ZOOSAP				1		1	
Coryphium angusticolle Stephens, 1834	FONG	ZOOSAP	2	3			3	8	
Syntomium aeneum (P. Müller, 1821)*	FONG	ZOOSAP		1	1				Rareté nationale
Eusphalerum sorbi (Gyllenhal, 1810)	AUTR	AUTR			1	1		1	
Acrulia inflata (Gyllenhal, 1813)*	FONG	ZOOSAP	10	8	18	9	7	52	Rareté nationale
Hapalaraea pygmaea (Paykull, 1800)	BDEC	ZOOSAP		2	5				
Omalium nigriceps Kiesenwetter, 1850	AUTR	ZOO	5	22	2		2	31	
Omalium rivulare (Paykull, 1789)*	AUTR	ZOO	1	6	6	2	5	20	
Omalium rugatum Mulsant & Rey 1880	BDEC	ZOOSAP		1		1		2	
Phloeonomus punctipennis Thomson, 1867	BFRA	ZOOSAP	1	1	5	3	4	14	
Phloeonomus pusillus (Gravenhorst, 1806)	BFRA	ZOOSAP	1				1	2	
Phyllodrepa ioptera (Stephens, 1834)	FONG	ZOOSAP		1				1	
Phyllodrepa linearis (Zetterstedt, 1828)	FONG	ZOOSAP	1	1	1	3	1	7	
Phyllodrepa melanocephala (Fabricius, 1787)*	FONG	ZOOSAP	10	8	4	3	12	37	
Phyllodrepa vilis Erichson	COHY	ZOOSAP	1		1			2	
Xylodromus concinnus (Marsham, 1802)	AUTR	ZOO	1	1	1			3	
Xylostiba monilicornis (Gyllenhal, 1810)	BEDC	ZOOSAP	7		5		1	13	
Megarthrus depressus (Paykull, 1789)	AUTR	ZOO			1	2		3	
Proteinus atomarius Erichson, 1840	FONG	MYCE				1		1	
Proteinus brachypterus (Fabricius, 1792)*	FONG	MYCE		1	1	2		4	
Proteinus ovalis Stephens, 1834	FONG	MYCE	3			1		4	
Batrissodes delaporti (Aubé 1833)	BDEC	ZOOSAP	1					1	
Bibloporus bicolor (Denny, 1825)*	BDEC	ZOOSAP		6	3	5		14	
Bibloporus mayeti Guillebeau, 1888	BDEC	ZOOSAP		1				1	
Bryaxis curtisii (Leach, 1817)	BDEC	ZOOSAP				1		1	
Euplectus sanguineus Denny, 1825	BDEC	ZOOSAP			1			1	
Plectrophloeus fischeri (Aubé, 1833)	BDEC	ZOOSAP		1				1	
Lordithon lunulatus (Linnaeus, 1760)*	FONG	ZOOSAP	2		2			4	

Espèces	Habitat	Groupe trophique	COM	FRA	VEN1	VEN2	VEN3	Total	Observations
<i>Haploglossa villosula</i> (Stephens, 1832)	BDEC	ZOOSAP	1					1	
<i>Aleochara sparsa</i> Heer, 1839*	BDEC	ZOOSAP					3	3	
<i>Aleochara stichai</i> Likovský, 1965	BDEC	ZOOSAP		3		3	1	7	
<i>Atheta (Alaobia) pallidicornis</i> (Thomson, 1856)*	FONG	ZOOSAP	1		3		1	5	
<i>Atheta (Alaobia) sodalis</i> (Erichson, 1837)	FONG	ZOOSAP	1		2	11	1	15	
<i>Atheta (Anopleta) corvina</i> (Thomson, 1856)	FONG	ZOOSAP			1			1	
<i>Atheta (Anopleta) sp.</i>	AUTR	ZOO					1	1	
<i>Atheta (Atheta) britanniae</i> Bernhauer & Scheerpeltz, 1926	FONG	ZOOSAP			1			1	
<i>Atheta (Atheta) barwoodi</i> Williams, 1930	BDEC	ZOOSAP	1			1		2	
<i>Atheta (Atheta) ravilla</i> (Erichson, 1839)	FONG	ZOO	1		1	1		3	
<i>Atheta (Bessobia) monticola</i> (Thomson, 1852)	AUTR	ZOO			1			1	
<i>Atheta (Dimetrota) munsteri</i> Bernhauer 1902	BDEC	ZOOSAP	1	1	2			4	
<i>Atheta (Gr. III.IV) nigricornis</i> (Thomson, 1852)*	BDEC	ZOOSAP		3			2	5	
<i>Atheta (Microdota) subtilis</i> (Scriba, 1866)*	FONG	ZOOSAP				2		2	
<i>Atheta (Traumoechia) picipes</i> (Thomson, 1856)	FONG	ZOOSAP	8	7	11	10	2	38	
<i>Atheta (Traumoechia) taxiceroides</i> Munster, 1932	BDEC	ZOOSAP		1	1			2	Rareté nationale
<i>Lioglypta granigera</i> (Kiesenwetter, 1850)	AUTR	ZOO		1				1	
<i>Lioglypta wuesthoffi</i> (Benick, 1938)	BDEC	ZOOSAP	1	1	3			5	
<i>Mniusa incrassata</i> (Mulsant et Rey, 1851)	BDEC	ZOOSAP			1			1	
<i>Dinarea aequata</i> (Erichson, 1837)*	BDEC	ZOOSAP	1					1	
<i>Geostiba (Geostiba) circellaris</i> (Gravenhorst, 1806)	AUTR	ZOO			2			2	
<i>Autalia impressa</i> (Olivier, 1795)	BDEC	ZOOSAP				1		1	
<i>Bolitochara obliqua</i> (Erichson, 1837)*	FONG	ZOOSAP				2		2	
<i>Amischa analis</i> (Gravenhorst, 1802)	AUTR	ZOO				1		1	
<i>Euryusa castanoptera</i> Kraatz, 1856	BDEC	ZOOSAP	1					1	
<i>Leptusa fumida</i> (Erichson, 1839)*	BDEC	ZOOSAP	78	26	55	49	48	256	
<i>Leptusa ruficollis</i> (Erichson, 1839)*	BDEC	ZOOSAP	155	52	49	23	63	342	
<i>aleocharinae 1</i>	AUTR	ZOO				1		1	
<i>aleocharinae 2</i>	AUTR	ZOO		1				1	
<i>aleocharinae 3</i>	AUTR	ZOO		1				1	
<i>aleocharinae 4</i>	AUTR	ZOO		1				1	
<i>aleocharinae 5</i>	AUTR	ZOO	1					1	
<i>aleocharinae 6</i>	AUTR	ZOO					1	1	
<i>Agaricochara latissima</i> (Stephens, 1832)	FONG	MYCE	8		2	3	3	16	
<i>Gyrophana boleti</i> (Linnaeus, 1758)	FONG	MYCE	1		1		1	3	
<i>Gyrophana manca</i> (Erichson, 1839)*	FONG	MYCE					1	1	
<i>Ischnoglossa prolixa</i> (Gravenhorst, 1802)*	BFRA	ZOOSAP			2		1	3	
<i>Ocalea picata</i> (Stephens, 1832)	AUTR	ZOO		2			1	3	
<i>Oxygoda annularis</i> Mannerheim, 1830	BDEC	ZOOSAP			1			1	
<i>Oxygoda haemorrhoea</i> (Mannerheim, 1830)	AUTR	ZOO				1		1	
<i>Oxygoda brevicornis</i> (Stephens, 1832)	AUTR	ZOO			1			1	
<i>Phloeopora testacea</i> (Mannerheim, 1830)	BFRA	ZOOSAP		4		3	2	9	
<i>Placusa tachyporoides</i> (Waltl, 1838)*	BDEC	ZOOSAP		1				1	
	AUTR	ZOO							
<i>Stenus montivagus</i> Heer, 1841						2		2	Rareté nationale
<i>Atrecus affinis</i> (Paykull, 1789)	BDEC	ZOOSAP	5	3	3	1	4	16	
<i>Othius piceus</i> W. Scriba, 1870	AUTR	ZOO				2		2	
<i>Othius punctulatus</i> (Goeze, 1777)	AUTR	ZOO				2		2	
<i>Othius subuliformis</i> Stephens, 1833	AUTR	ZOO	1		1	2		4	
<i>Quedius cinctus</i> (Paykull, 1790)	BDEC	ZOOSAP		3				3	
<i>Quedius mesomelinus</i> (Marsham, 1802)	BDEC	ZOOSAP		1	4	5		10	
<i>Quedius plagiatus</i> Mannerheim, 1843	BDEC	ZOOSAP	2				1	3	
<i>Quedius xanthopus</i> Erichson, 1839	AUTR	ZOO	8	4	12	26	8	58	
<i>Quedius scitus</i> (Gravenhorst, 1806)	AUTR	ZOO		1				1	
<i>Lathrobium fulvipenne</i> (Gravenhorst, 1806)	AUTR	ZOO					1	1	
<i>Leptacinus sulcifrons</i> (Stephens, 1833)	AUTR	ZOO	2				1	3	
<i>Xantholinus distans</i> Mulsant & Rey, 1853	AUTR	ZOO	1					1	
Corylophidae (1esp.)									
<i>Orthoperus atomus</i> (Gyllenhal, 1808)	BDEC	ZOOSAP		1		1		2	

Espèces	Habitat	Groupe trophique	COM	FRA	VEN1	VEN2	VEN3	Total	Observations
Clambidae (1 esp.)									
<i>Clambus punctulum</i> (Beck, 1817)	FONG	MYXO			1	1		2	
Lycidae (1 esp.)									
<i>Platycis minutus</i> (Fabricius, 1787)	BDEC	ZOOSAP				1		1	
Cantharidae (1 esp.)									
<i>Maltibodes hexacanthus</i> Kiesenwetter, 1852	BDEC	ZOOSAP			1			1	
Trogositidae (1 esp.)									
<i>Thymalus limbatus</i> (Fabricius, 1787)*	BDEC	MYCE		2		4		6	Liste Brustel
Throscidae (2 esp.)									
<i>Aulonothroscus brevicollis</i> (Bonvouloir, 1859)	BDEC	ZOOSAP		1				1	
<i>Trixagus carinifrons</i> (Bonvouloir, 1859)	BDEC	ZOOSAP				1		1	
Elateridae (5 esp.)									
<i>Ampedus erythrogonus</i> (P.W. Müller, 1821)	BDEC	ZOOSAP	1					1	Liste Brustel
<i>Athous subfuscus</i> (O. F. Müller, 1764)	BDEC	AUTR				1		1	
<i>Denticollis linearis</i> (Linnaeus, 1758)	BDEC	ZOOSAP					1	1	
<i>Hypogonus inunctus</i> (Panzer, 1795)	BDEC	ZOOSAP				1		1	Liste Brustel
<i>Melanotus villosus</i> (Fourcroy, 1785)	BDEC	ZOOSAP		2		2		4	
Scirtidae (1 esp.)									
<i>Cyphon ochraceus</i> Stephens, 1830	BDEC	PSICHO		1				1	
Cerylonidae (2 esp.)									
<i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830*	BDEC	ZOOSAP	32	2	33	34	11	112	
<i>Cerylon histeroideus</i> (Fabricius, 1792)*	BDEC	ZOOSAP	3		3	12	6	24	
Alexiidae (2 esp.)									
<i>Sphaerosoma globosum</i> (Sturm, 1807)	FONG	MYCE		16	11	2		29	
<i>Sphaerosoma pilosum</i> (Panzer, 1793)	FONG	MYCE		1		2		3	
Coccinellidae (1 esp.)									
<i>Aphidecta oblitterata</i> (Linnaeus, 1758)	AUTR	ZOO		1				1	
Nitidulidae (8 esp.)									
<i>Cychramus variegatus</i> (Herbst, 1792)	FONG	MYCE				6		6	
<i>Epuraea melanocephala</i> (Marshall, 1802)	BFRA	OPO	1				1	2	
<i>Epuraea neglecta</i> (Heer, 1841)	BFRA	OPO	1					1	
<i>Epuraea terminalis</i> Mannerheim, 1843	BFRA	OPO					8	8	
<i>Epuraea variegata</i> (Herbst, 1793)*	FONG	ZOOSAP	39	15	46	51	46	197	
<i>Glischrochilus quadriguttatus</i> (Fabricius, 1776)	BFRA	ZOOSAP		1				1	
<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	BFRA	ZOOSAP		1	1			2	
<i>Pocadius ferrugineus</i> (Fabricius, 1775)*	BFRA	ZOOSAP	1			2		3	
Monotomidae (3 esp.)									
<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)*	BDEC	SAPRO	5	1		10	1	17	
<i>Rhizophagus cribratus</i> Gyllenhal, 1827	BDEC	ZOOSAP	1		1	6		8	
<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)*	BDEC	ZOOSAP	296	158	330	259	229	1272	
Erotylidae (4 esp.)									
<i>Dacne bipustulata</i> (Thunberg, 1781)*	FONG	MYCE			1			1	
<i>Tritoma bipustulata</i> Fabricius, 1775*	FONG	MYCE				1		1	
<i>Triplax rufipes</i> (Fabricius, 1787)	FONG	MYCE					1	1	Liste Brustel
<i>Triplax russica</i> (Linnaeus, 1758)*	FONG	MYCE					3	3	
Cryptophagidae (9 esp.)									
<i>Atomaria alpina</i> Heer, 1841*	FONG	MYCE	1		1	3		5	
<i>Atomaria diluta</i> Erichson, 1846	FONG	MYCE	1				1	2	
<i>Cryptophagus badius</i> Sturm, 1845	FONG	MYCE			2			2	Rareté nationale
<i>Cryptophagus dentatus</i> (Herbst, 1793)	FONG	MYCE	62	38	49	54	71	274	
<i>Cryptophagus distinguendus</i> Sturm, 1845	FONG	MYCE				1	1	2	
<i>Cryptophagus lycoperdi</i> (Scopoli, 1863)	FONG	MYCE				1		1	
<i>Cryptophagus schmidtii</i> Sturm, 1845	FONG	MYCE		2				2	
<i>Cryptophagus scanicus</i> (Linnaeus, 1758)	FONG	MYCE	33	23	47	37	77	217	
<i>Pterygium crenatum</i> (Fabricius, 1798)*	FONG	MYCE	3	1	8	1	2	15	
Lathrididae (8 esp.)									
<i>Cartodere nodifer</i> (Westwood, 1839)*	FONG	XYLOMYXO	52	60	72	47	106	337	
<i>Corticaria longicollis</i> (Zetterstedt, 1838)	FONG	XYLOMYXO				9		9	
Espèces	Habitat	Groupe	COM	FRA	VEN1	VEN2	VEN3	Total	Observations

			trophique							
<i>Corticarina similata</i> (Gyllenhal, 1827)	FONG	XYLOMYXO	1		1				2	
<i>Dienerella vincenti</i> Johnson, 2007	FONG	XYLOMYXO	5	4	5	4	7		25	
<i>Enicmus rugosus</i> (Herbst, 1793)	FONG	XYLOMYXO		4	1	17	6		28	
<i>Enicmus testaceus</i> (Stephens, 1830)	FONG	XYLOMYXO	3		3	12	4		22	
<i>Latridius hirtus</i> (Gyllenhal, 1827)*	FONG	XYLOMYXO	2		4	17	3		26	
<i>Latridius minutus</i> (Linnaeus, 1767)*	FONG	XYLOMYXO	6	1	7	25	9		48	
Mycetophagidae (4 esp.)										
<i>Litargus connexus</i> (Geoffroy, 1785)*	FONG	MYCE	1		1				2	
<i>Mycetophagus multipunctatus</i> Hellwig, 1792	FONG	MYCE			8	1	1		10	
<i>Mycetophagus quadriguttatus</i> Müller, 1821	FONG	MYCE				1			1	
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (Linnaeus, 1761)	FONG	MYCE					1		1	
Zopheridae (2 esp.)										
<i>Coxelus pictus</i> (Sturm, 1807)	BDEC	ZOOSAP	13	1	4	8	2		28	
<i>Synchita undata</i> Guérin-Ménéville, 1844	BDEC	ZOOSAP				3			3	
Ciidae (10 esp.)										
<i>Cis castaneus</i> (Herbst, 1793)*	FONG	MYCE	99	27	154	122	62		464	
<i>Cis bidentatus</i> (Olivier, 1790)*	FONG	MYCE	7	6	24	19	17		73	
<i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)*	FONG	MYCE			1	4	1		6	
<i>Cis fusciclavus</i> Nyholm, 1853*	FONG	MYCE				2	3		5	
<i>Cis fagi</i> Waltl, 1839	FONG	MYCE			1				1	
<i>Cis glabratus</i> Mellié, 1848*	FONG	MYCE			1	1			2	
<i>Cis lineatocribratus</i> Mellié, 1848*	FONG	MYCE	2	8	12	10	9		41	
<i>Cis quadridens</i> Mellié, 1848	FONG	MYCE		1		1			2	
<i>Cis festinus</i> (Panzer, 1793)	FONG	MYCE				1			1	
<i>Cis vestitus</i> Mellié, 1848	FONG	MYCE				1			1	
Anobiidae (3 esp.)										
<i>Dorcatoma robusta</i> A. Strand, 1938*	FONG	MYCE			1	83			84	
<i>Ptilinus pectinicornis</i> (Linnaeus, 1758)	BDEC	SAPRO				3	1		4	
<i>Ptinus subpilosus</i> Sturm, 1837	BDEC	SAPRO		1		1	1		3	
Phloeostichidae (1 esp.)										
<i>Phloeostichus denticollis</i> Redtenbacher, 1842	BDEC	ZOOSAP		5	2		1	3	11	Rareté nationale
Salpingidae (3 esp.)										
<i>Rabdocerus foveolatus</i> (Ljungh, 1823)	BDEC	ZOOSAP		2					2	
<i>Salpingus planirostris</i> (Fabricius, 1787)	BDEC	ZOOSAP	4	1	2				7	
<i>Salpingus ruficollis</i> (Linnaeus, 1761)	BDEC	ZOOSAP	3	8	4				15	
Melandryidae (1 esp.)										
<i>Orchesia undulata</i> Kraatz, 1853	FONG	MYCE	1						1	
Tetratomidae (2 esp.)										
<i>Tetratoma ancora</i> Fabricius, 1790*	FONG	MYCE	2		1	3			6	Liste Brustel
<i>Tetratoma fungorum</i> Fabricius, 1790	FONG	MYCE				1			1	Liste Brustel
Tenebrionidae (1 esp.)										
<i>Bolitophagus reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)**	FONG	MYCE		1					1	Liste Brustel
Lucanidae (1 esp.)										
<i>Sinodendron cylindricum</i> (Linnaeus, 1758)	BDEC	SAPRO			1				1	Liste Brustel
Geotrupidae (1 esp.)										
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	AUTR	SAPRO			1				1	
Curculionidae (14 esp.)										
<i>Ernoporichus fagi</i> (Fabricius, 1798)	BFRA	XYLOII			1				1	
<i>Taphrorhynchus bicolor</i> (Herbst, 1793)	BFRA	XYLOII	1						1	
<i>Trypodendron domesticum</i> (Linnaeus, 1758)*	BDEC	XYLOMYCO		2	2				4	
<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	BDEC	XYLOMYCO			1				1	
<i>Acalles anbei</i> Boheman, 1837	BDEC	SAPRO	2	1	1	2			6	
<i>Acalles micros</i> Dieckmann, 1982	BDEC	SAPRO	11	1	6	12			30	
<i>Barypeithes araneiformis</i> (Schränk, 1781)	BDEC	SAPRO	4		8				12	
<i>Cotaster cuneipennis</i> (Aubé, 1850)	BDEC	SAPRO	63	3	31	16	42		155	
<i>Orchestes fagi</i> (Linnaeus, 1758)*	AUTR	AUTR	16	6	6	2	3		33	
<i>Otiorynchus subdentatus</i> Bach, 1854	BDEC	SAPRO		1					1	
<i>Rhyncolus elongatus</i> (Gyllenhal, 1827)	BDEC	SAPRO	6	1	7		7		21	
<i>Strophosoma capitatum</i> (De Geer, 1775)	BDEC	SAPRO			1				1	
<i>Strophosoma melanogramum</i> (Forster, 1771)	BDEC	SAPRO	2	1	1	4			8	
Espèces	Habitat	Groupe	COM	FRA	VEN1	VEN2	VEN3	Total	Observations	

		trophique						
<i>Trachodes hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	BDEC	SAPRO					1	1
		Abondance totale	1149	619	1181	1218	962	5129
		Nombre total d'espèces	80	85	102	109	78	

(BFRA : bois frais, BDEC : bois mort en décomposition, FONG : fongique, COHY : commensal d'hyménoptère, ZOO: zoophage non saproxylique, ZOOSAP : zoophage saproxylique, XYLOII : xylophage secondaire, SAPRO: saproxylophage, XYLOMYCE : xylomycétophage , XYLOMYCO : xylomycophage, XYLOMYXO: xylomyxophage) ;

* indique un antécédent de capture sur cette espèce de polypore dans la littérature

** espèce exclusive de *Fomes fomentarius*.

Annexe 6: Liste des espèces de coléoptères saproxyliques capturés dans *F. fomentarius* avec répartition de leur abondance entre les trois classes de densité d'arbres porteurs de sporophores et entre les deux modalités d'orientation

Espèces	Densité d'arbres porteurs			Orientation		Observations
	D<5	5<=D<9	D>9	N,NE,NO	S,SE,SO	
Carabidae						
<i>Platyderus rufus</i> (Duftschmid, 1812)	2	1	2	3	2	
Hydrophilidae						
<i>Megasternum concinnum</i> (Marsham, 1802)	1	0	0	0	1	
Histeridae						
<i>Abraeus granulum</i> Erichson, 1839	4	1	0	4	1	Liste Brustel
<i>Gnathoncus nannetensis</i> (Marseul, 1862)	2	0	0	0	2	
<i>Paromalus parallelepipedus</i> (Herbst, 1792)	0	1	0	1	0	
Leiodidae						
<i>Anisotoma humeralis</i> (Fabricius, 1792)*	8	7	2	7	10	Rareté nationale
<i>Agathidium confusum</i> Brisout, 1863	8	0	1	6	3	
<i>Agathidium mandibulare</i> Sturm, 1807	29	11	3	26	17	
<i>Agathidium nigripenne</i> (Fabricius, 1792)	31	17	13	24	37	
<i>Agathidium plagiatum</i> (Gyllenhal, 1810)	5	2	0	2	5	
<i>Agathidium seminulum</i> (Linnaeus, 1758)	25	17	13	26	29	
<i>Catops picipes</i> (Fabricius, 1787)	1	1	0	1	1	
<i>Nargus wilkinki</i> (Spence, 1815)	0	1	0	0	1	
Scydmaenidae						
<i>Neuraphes elongatulus</i> (P. W. J. Müller & Kunze, 1822)	1	1	5	7	0	
<i>Stenichnus collaris</i> (P. W. J. Müller & Kunze, 1822)	3	4	1	5	3	
Ptiliidae						
<i>Acrotrichis intermedia</i> (Gillmeister, 1845)	5	2	5	3	9	
<i>Prepidium formicetorum</i> (Kraatz, 1851)	2	0	0	1	1	
<i>Pteryx suturalis</i> (Heer, 1841)*	0	0	1	0	1	
Staphylinidae						
<i>Anthobium melanocephalum</i> (Illiger, 1794)	3	1	1	3	2	Rareté nationale
<i>Phyllodrepoidea crenata</i> (Ganglbauer, 1895)	1	0	0	1	0	
<i>Coryphium angusticolle</i> Stephens, 1834	5	1	2	3	5	
<i>Syntomium aeneum</i> (P. Müller, 1821)*	1	2	0	2	1	Rareté nationale
<i>Eusphalerum sorbi</i> (Gyllenhal, 1810)	1	0	0	0	1	Rareté nationale
<i>Acrulia inflata</i> (Gyllenhal, 1813)*	23	13	16	29	23	
<i>Hapalaraea pygmaea</i> (Paykull, 1800)	8	4	1	5	8	
<i>Omalius nigriceps</i> Kiesenwetter, 1850	8	7	16	18	13	
<i>Omalius rivulare</i> (Paykull, 1789)*	5	9	6	12	9	
<i>Omalius rugatum</i> Mulsant & Rey, 1880	1	0	1			
<i>Phloeonomus punctipennis</i> Thomson, 1867	6	5	3	7	7	
<i>Phloeonomus pusillus</i> (Gravenhorst, 1806)	1	0	1	1	1	
<i>Phyllodrepa ioptera</i> (Stephens, 1834)	1	0	0	1	0	
<i>Phyllodrepa linearis</i> (Zetterstedt, 1828)	5	1	1	4	3	
<i>Phyllodrepa melanocephala</i> (Fabricius, 1787)*	20	8	9	21	16	
<i>Phyllodrepa vilis</i> Erichson	1	1	0	0	2	
<i>Xylodromus concinnus</i> (Marsham, 1802)	2	0	1	2	1	
<i>Xylostiba monilicornis</i> (Gyllenhal, 1810)	5	5	3	7	6	
<i>Megarthrbus depressus</i> (Paykull, 1789)	3	0	0	1	2	
<i>Proteinus atomarius</i> Erichson, 1840	1	0	0	0	1	
<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius, 1792)*	2	2	0	3	1	
<i>Proteinus ovalis</i> Stephens, 1834	4	0	0	4	0	
<i>Batrissodes delaporti</i> (Aubé 1833)	1	0	0	1	0	
<i>Bibloporus bicolor</i> (Denny, 1825)*	5	4	5	8	6	
<i>Bibloporus mayeti</i> Guillebeau, 1888	0	0	1	1	0	
<i>Bryaxis curtisii</i> (Leach, 1817)	1	0	0	1	0	
<i>Euplectus sanguineus</i> Denny, 1825	0	0	1	1	0	
<i>Plectrophloeus fischeri</i> (Aubé, 1833)	0	0	1	0	1	
<i>Lordithon lunulatus</i> (Linnaeus, 1760)*	3	0	1	4	0	
<i>Aleochara stichai</i> Likovský, 1965	3	0	4	6	1	
<i>Atheta (Alaobia) pallidicornis</i> (Thomson, 1856)*	2	1	2	2	3	

Espèces	Densité d'arbres porteurs			Orientation		Observations
	D<6	6<=D<10	D>=10	N,NE,NO	S,SE,SO	
<i>Atheta (Alaobia) sodalis</i> (Erichson, 1837)	11	3	1	4	11	
<i>Atheta (Anopleta) corvina</i> (Thomson, 1856)	1	0	0	0	1	
<i>Atheta (Anopleta) sp</i>	1	0	0	1	0	
<i>Atheta (Atheta) britanniae</i> Bernhauer & Scheerpeltz, 1926	0	1	0	1	0	
<i>Atheta (Atheta) barwoodi</i> Williams, 1930	1	0	1	1	1	
<i>Atheta (Atheta) ravilla</i> (Erichson, 1839)	1	2	0	1	2	
<i>Atheta (Bessobia) monticola</i> (Thomson, 1852)	1	0	0	1	0	
<i>Atheta (Dimetrota) munsteri</i> Bernhauer 1902	1	3	0	1	3	
<i>Atheta (Gr. III-IV) nigricornis</i> (Thomson, 1852)*	0	3	3	0	5	
<i>Atheta (Microdota) subtilis</i> (Scriba, 1866)*	0	2	0	0	2	
<i>Atheta (Traumocia) picipes</i> (Thomson, 1856)	23	8	7	14	24	
<i>Atheta (Traumocia) taxiceroides</i> Munster, 1932	1	1	0	1	1	Rareté nationale
<i>Liogluta granigera</i> (Kiesenwetter, 1850)	0	1	0	0	1	
<i>Liogluta wuesthoffi</i> (Benick, 1938)	1	4	0	0	5	
<i>Amischa analis</i> (Gravenhorst, 1802)	1	0	0	1	0	
<i>Mniusa incrassata</i> (Mulsant et Rey, 1851)	1	0	0	1	0	
<i>Dinarea aequata</i> (Erichson, 1837)*	0	0	1	1	0	
<i>Geostiba circellaris</i> (Gravenhorst, 1806)	0	2	0	2	0	
<i>Autalia impressa</i> (Olivier, 1795)	1	0	0	0	1	
<i>Bolitochara obliqua</i> (Erichson, 1837)*	1	0	1	0	2	
<i>Euryusa castanoptera</i> Kraatz, 1856	0	0	1	1	0	
<i>Leptusa fumida</i> (Erichson, 1839)*	141	44	71	120	136	
<i>Leptusa ruficollis</i> (Erichson, 1839)*	176	70	96	166	176	
<i>aleocharinae 1</i>	1	0	0	0	1	
<i>aleocharinae 2</i>	0	0	1	0	1	
<i>aleocharinae 3</i>	0	1	0	0	1	
<i>aleocharinae 4</i>	0	1	0	0	1	
<i>aleocharinae 5</i>	1	0	0	0	1	
<i>aleocharinae 6</i>	0	0	1	0	1	
<i>Agaricochara latissima</i> (Stephens, 1832)	8	3	5	6	10	
<i>Gyrophaua boleti</i> (Linnaeus, 1758)	3	0	0	0	3	
<i>Gyrophaua manca</i> (Erichson, 1839)*	1	0	0	0	1	
<i>Ischnoglossa proluxa</i> (Gravenhorst, 1802)*	1	1	1	2	1	
<i>Ocalea picata</i> (Stephens, 1832)	3	0	0	2	1	
<i>Oxygoda annularis</i> Mannerheim, 1830	0	0	1	1	0	
<i>Oxygoda haemorrhoea</i> (Mannerheim, 1830)	0	0	1	1	0	
<i>Oxygoda brevicornis</i> (Stephens, 1832)	1	0	0	0	1	
<i>Phloeopora testacea</i> (Mannerheim, 1830)	9	0	0	8	1	
<i>Placusa tachyporoides</i> (Waltl, 1838)*	0	0	1	1	0	
<i>Stenus montivagus</i> Heer, 1841	0	0	2	1	1	Rareté nationale
<i>Atrecus affinis</i> (Paykull, 1789)	6	4	6	8	8	
<i>Othius piceus</i> W. Scriba, 1870	2	0	0	1	1	
<i>Othius punctulatus</i> (Goeze, 1777)	2	0	0	1	1	
<i>Othius subuliformis</i> Stephens, 1833	2	1	0	1	2	
<i>Quedius cinctus</i> (Paykull, 1790)	0	0	3	1	2	
<i>Quedius mesomelinus</i> (Marshall, 1802)	5	3	2	5	5	
<i>Quedius plagiatus</i> Mannerheim, 1843	3	0	0	0	3	
<i>Quedius xanthopus</i> Erichson, 1839	32	9	17	27	31	
<i>Quedius scitus</i> (Gravenhorst, 1806)	1	0	0	1	0	
<i>Latrobium fulvipenne</i> (Gravenhorst, 1806)	1	0	0	1	0	
<i>Leptacinus sulcifrons</i> (Stephens, 1833)	2	0	1	1	2	
<i>Xantholinus distans</i> Mulsant & Rey, 1853	0	0	1	0	1	
Corylophidae						
<i>Orthoperus atomus</i> (Gyllenhal, 1808)	1	1	0	0	2	
Clambidae						
<i>Clambus punctulum</i> (Beck, 1817)	2	0	0	2	0	
Lycidae						
<i>Platycis minutus</i> (Fabricius, 1787)	0	0	1	0	1	
Cantharidae						
<i>Malthodes hexacanthus</i> Kiesenwetter, 1852	1	0	0	1	0	
Espèces	Densité d'arbres porteurs			Orientation		Observations

	D<6	6<=D<10	D>=10	N,NE,NO	S,SE,SO	
Trogossitidae						
<i>Thymalus limbatus</i> (Fabricius, 1787)*	3	2	1	2	4	Liste Brustel
Throscidae						
<i>Aulonotheus brevicollis</i> (Bonvouloir, 1859)	1	0	0	0	1	
<i>Trixagus carinifrons</i> (Bonvouloir, 1859)	1	0	0	1	0	
Elateridae						
<i>Ampedus erythrogonus</i> (P.W. Müller, 1821)	1	0	0	1	0	Liste Brustel
<i>Athous subfuscus</i> (O. F. Müller, 1764)	1	0	0	1	0	
<i>Denticollis linearis</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	1	0	1	
<i>Hypoganus inunctus</i> (Panzer, 1795)	1	0	0	0	1	Liste Brustel
<i>Melanotus villosus</i> (Fourcroy, 1785)	4	0	0	2	2	
Scirtidae						
<i>Cyphon ochraceus</i> Stephens, 1830	0	1	0	0	1	
Cerylonidae						
<i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830*	64	25	23	51	61	
<i>Cerylon histeroideus</i> (Fabricius, 1792)*	13	5	6	7	17	
Alexiidae						
<i>Sphaerosoma globosum</i> (Sturm, 1807)	10	6	13	12	17	
<i>Sphaerosoma pilosum</i> (Panzer, 1793)	2	1	0	2	1	
Coccinellidae						
<i>Aphidecta oblitterata</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	0	1	0	
Nitidulae						
<i>Cychnus variegatus</i> (Herbst, 1792)	5	0	1	4	2	
<i>Epuraea melanocephala</i> (Marsham, 1802)	2	0	0	2	0	
<i>Epuraea neglecta</i> (Heer, 1841)	0	0	1	1	0	
<i>Epuraea terminalis</i> Mannerheim, 1843	6	0	2	2	6	
<i>Epuraea variegata</i> (Herbst, 1793)*	96	57	44	102	95	
<i>Glischrochilus quadriguttatus</i> (Fabricius, 1776)	0	1	0	0	1	
<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	0	1	1	
<i>Pocadius ferrugineus</i> (Fabricius, 1775)*	2	1	0	0	3	
Monotomidae						
<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)*	10	1	6	6	11	
<i>Rhizophagus cribratus</i> Gyllenhal, 1827	6	0	2	4	4	
<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)*	576	389	307	668	604	
Erotylidae						
<i>Dacne bipustulata</i> (Thunberg, 1781)*	1	0	0	0	1	
<i>Tritoma bipustulata</i> Fabricius, 1775*	1	0	0	1	0	
<i>Triplax rufipes</i> (Fabricius, 1787)	1	0	0	0	1	Liste Brustel
<i>Triplax russica</i> (Linnaeus, 1758)*	2	0	1	2	1	
Cryptophagidae						
<i>Atomaria alpina</i> Heer, 1841*	3	2	0	1	4	
<i>Atomaria diluta</i> Erichson, 1846	2	0	0	2	0	
<i>Cryptophagus badius</i> Sturm, 1845	0	2	0	0	2	Rareté nationale
<i>Cryptophagus dentatus</i> (Herbst, 1793)	113	66	95	164	110	
<i>Cryptophagus denbeli</i> Ganglbauer, 1897	0	1	1	0	2	
<i>Cryptophagus distinguendus</i> Sturm, 1845	1	0	0	1	1	
<i>Cryptophagus lycoperdi</i> (Scopoli, 1863)	1	1	0	0	1	
<i>Cryptophagus scanicus</i> (Linnaeus, 1758)	115	48	54	133	84	
<i>Pterygium crenatum</i> (Fabricius, 1798)	10	2	3	11	4	
Lathrididae						
<i>Cartodere nodifer</i> (Westwood, 1839)*	154	88	95	193	144	
<i>Corticaria longicollis</i> (Zetterstedt, 1838)	9	0	0	7	2	
<i>Corticarina similata</i> (Gyllenhal, 1827)	0	0	2	0	2	
<i>Dienerella vincenti</i> Johnson, 2007	17	6	2	15	10	
<i>Enicmus rugosus</i> (Herbst, 1793)	17	6	5	15	13	
<i>Enicmus testaceus</i> (Stephens, 1830)	14	3	5	9	13	
<i>Latridius birtus</i> (Gyllenhal, 1827)*	15	6	5	9	17	
<i>Latridius minutus</i> (Linnaeus, 1767)*	28	9	11	21	27	
Mycetophagidae						
<i>Litargus connexus</i> (Geoffroy, 1785)*	1	0	1	0	2	

Espèces

Densité d'arbres porteurs

Orientation

Observations

	D<6	6<=D<10	D>=10	N,NE,NO	S,SE,SO	
<i>Mycetophagus multipunctatus</i> Hellwig, 1792	7	3	0	5	5	
<i>Mycetophagus quadriguttatus</i> Müller, 1821	1	0	0	0	1	
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (Linnaeus, 1761)	0	1	0	0	1	
Zopheridae						
<i>Coxelus pictus</i> (Sturm, 1807)	10	5	13	16	12	
<i>Synchita undata</i> Guérin-Méneville, 1844	2	1	0	1	2	
Ciidae						
<i>Cis castaneus</i> (Herbst, 1793)*	191	133	140	176	288	
<i>Cis bidentatus</i> (Olivier, 1790)*	39	6	28	32	41	
<i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)*	4	2	0	2	4	
<i>Cis fusciclavus</i> Nyholm, 1853*	5	0	0	3	2	
<i>Cis fagi</i> Waltl, 1839	0	1	0	1	0	
<i>Cis glabratus</i> Mellié, 1848*	2	0	0	2	0	
<i>Cis lineatocribratus</i> Mellié, 1848*	22	11	8	22	19	
<i>Cis quadridens</i> Mellié, 1848	1	1	0	1	1	
<i>Cis festivus</i> (Panzer, 1793)	1	0	0	0	1	
<i>Cis vestitus</i> Mellié, 1848	1	0	0	0	1	
Anobiidae						
<i>Dorcatoma robusta</i> A. Strand, 1938*	83	0	1	2	82	
<i>Ptilinus pectinicornis</i> (Linnaeus, 1758)	2	2	0	1	3	
<i>Pinus subpilosus</i> Sturm, 1837	1	2	0	1	2	
Phloeostichidae						
<i>Phloeostichus denticollis</i> Redtenbacher, 1842	3	6	2	3	8	Rareté nationale
Salpingidae						
<i>Rabdocerus foveolatus</i> (Ljungh, 1823)	1	0	1	2	0	
<i>Salpingus planirostris</i> (Fabricius, 1787)	2	3	2	3	4	
<i>Salpingus ruficollis</i> (Linnaeus, 1761)	7	6	2	5	10	
Melandryidae						
<i>Orchesia undulata</i> Kraatz, 1853	1	0	0	0	1	
Tetratomidae						
<i>Tetratoma ancora</i> Fabricius, 1790*	5	1	0	3	3	Liste Brustel
<i>Tetratoma fungorum</i> Fabricius, 1790	1	0	0	0	1	Liste Brustel
Tenebrionidae						
<i>Bolitophagus reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)**	1	0	0	0	1	Liste Brustel
Lucanidae						
<i>Sinodendron cylindricum</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	1	0	1	Liste Brustel
Geotrupidae						
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	1	0	0	1	0	
Curculionidae						
<i>Ernoporicus fagi</i> (Fabricius, 1798)	1	0	0	0	1	
<i>Taphrorychus bicolor</i> (Herbst, 1793)	0	0	1	0	1	
<i>Trypodendron domesticum</i> (Linnaeus, 1758)*	0	2	2	0	4	
<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	1	0	0	0	1	
<i>Acalles aubei</i> Boheman, 1837	2	3	1	2	4	
<i>Acalles micros</i> Dieckmann, 1982	20	3	7	22	8	
<i>Barypeithes araneiformis</i> (Schränk, 1781)	8	3	1	9	3	
<i>Cotaster cuneipennis</i> (Aubé, 1850)	67	34	54	75	80	
<i>Orchestes fagi</i> (Linnaeus, 1758)*	17	8	8	17	16	
<i>Otiorynchus subdentatus</i> Bach, 1854	1	0	0	0	1	
<i>Rhyncolus elongatus</i> (Gyllenhal, 1827)	13	1	7	14	7	
<i>Strophosoma capitatum</i> (De Geer, 1775)	0	1	0	1	0	
<i>Strophosoma melanogramum</i> (Forster, 1771)	7	0	1	5	3	
<i>Trachodes hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	1	0	1	

* indique un antécédent de capture sur cette espèce de polypore dans la littérature

** espèce exclusive de *Fomes fomentarius*.

ÉCOLE PRATIQUES DES HAUTES ÉTUDES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

GUILDE DES COLEOPTERES XYLOMYCÉTOPHAGES DE *FOMES FOMENTARIUS* (L. :FR.) KICKX. ET FRAGMENTATION SPATIALE DES HABITATS DANS LA HÊTRAIE VOSGIENNE

Olivier ROSE

le 25 novembre 2011

RÉSUMÉ

L'enjeu de l'étude était de montrer quels sont les facteurs environnementaux influençant la composition et la richesse spécifique des assemblages de coléoptères xylomycétophages de l'amadouvier (*Fomes fomentarius*). La question de la fragmentation hypothétique de cet habitat dans la hêtraie, a été en particulier étudiée, à deux échelles spatiales, celle du sporophore et celle du peuplement forestier. Les facteurs environnementaux relevés étaient : l'orientation du sporophore, le nombre d'arbres porteur de sporophores à 30 m autour de l'unité d'échantillonnage, le nombre de sporophores sur l'arbre porteur, l'état de l'arbre porteur et son exposition, le volume, la maturité et la hauteur du sporophore. L'échantillonnage des coléoptères a été conduit dans les Hautes-Vosges, sur 200 sporophores enveloppés de nasses d'émergence, de août 2007 à octobre 2008. Celles-ci ont été disposées de façon systématique dans la zone d'occurrence de l'amadouvier, sur 5 placettes de 5 sites, distantes de 100 mètres, à raison de 8 unités d'échantillonnage par placette, et suivies pendant 15 mois. Au total 5129 individus de 196 espèces de coléoptères ont été collectés dont une moitié est étroitement associé au bois mort. La composition et la richesse spécifique des assemblages sont nettement influencées par les variables à l'échelle du sporophore dont son volume, sa maturité, sa hauteur et le nombre de sporophores dans son voisinage immédiat. A l'échelle du peuplement (placette), la densité des arbres porteurs a montré une faible influence sur la richesse spécifique mais pas sur la composition. A titre individuel, l'abondance de certaines espèces semblent particulièrement conditionnée par un ou plusieurs facteurs sus mentionnés. Quelques éléments de gestion conservatoire des insectes mycétophages et plus généralement des organismes saproxyliques, sont en outre, ébauchés au terme de l'étude.

Mots-clés : coléoptère, saproxylique, xylomycétophage, *Fomes fomentarius*, hêtraie, fragmentation spatiale.