

Écologie / Ecology

Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois : synthèse et mise au point sémantique [☆]

Christophe Bouget ^{a,*}, Hervé Brustel ^b, Louis-Michel Nageleisen ^c

^a Unité « Écosystèmes forestiers », Cemagref–Institut de recherche pour l'ingénierie de l'agriculture et de l'environnement, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

^b École supérieure d'agriculture de Purpan, BP 57611, 75, voie du TOEC, 31076 Toulouse cedex 3, France

^c Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires rurales, antenne spécialisée du Département de la santé des forêts, centre Inra de Nancy, 54280 Champenoux, France

Reçu le 4 mars 2005 ; accepté après révision le 24 août 2005

Disponible sur Internet le 12 septembre 2005

Présenté par Jean Rosa

Résumé

Les insectes saproxyliques, liés au bois mort ou dépourissant, constituent un objet d'étude pour l'entomologie forestière. La nomenclature des groupes écologiques demeure ambiguë. Nous proposons une terminologie harmonisée des groupes consommateurs de matière ligneuse, en fonction de deux facteurs croisés : la nature et l'état physiologique des tissus consommés. Nous définissons des xylophages (corticiphages, cambiophages, xylémophages) primaires et secondaires, et des saproxylophages. Pour les organismes indirectement liés au bois mort, nous dressons une typologie selon (i) le régime trophique : consommateurs de ressources associées (xylomycophages, xylomycétophages, opophages), commensaux (psicho- et nécrophages), prédateurs, ou (ii) le microhabitat (fongicoles, cavicoles, succicoles). **Pour citer cet article :** C. Bouget et al., C. R. Biologies 328 (2005).

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Nomenclature of wood-inhabiting groups in forest entomology: synthesis and semantic adjustments. The terminology of ecological groups in saproxylic insects (organisms depending on dying or dead wood) is used ambiguously by forest entomologists. We therefore propose a standardized typology of wood-eating groups, based on two crossed factors, i.e. nature and physiological status of woody tissues. We define primary and secondary xylophagous insects (corticiphagous, cambiophagous, xylemophagous), as well as saproxylophagous species. Insects indirectly related to dead wood are classified according to (i) the food regime: consumers of wood-associated resources (xylomycophagous, xylomycetophagous, opophagous), commensals (scavengers), predators, or (ii) the microhabitat users (fongicolous, cavicolous, succicolous). **To cite this article:** C. Bouget et al., C. R. Biologies 328 (2005).

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abbreviations : Col. = Coleoptera ; Dip. = Diptera ; Hym. = Hymenoptera ; Lep. = Lepidoptera.

[☆] Les néologismes introduits dans cet article sont signalés par un astérisque *.

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : christophe.bouget@nogent.cemagref.fr (C. Bouget), brustel@esa-purpan.fr (H. Brustel), nageleisen.ds@wanadoo.fr (L.-M. Nageleisen).

Mots-clés : Groupe trophique ; Parasite ; Ravageur ; Saproxylique ; Bois mort

Keywords: Trophic group; Forest pest; Ecological group; Dead wood; Saproxylic

Abridged English version

1. Introduction

The role of dying and dead wood (DDW) in forest ecosystems has recently become a key factor in forest management. The organisms depending on DDW are called 'saproxylic'. Insects, especially beetles, dominate this functional group in abundance and species richness.

Saproxylic beetles show a great diversity at both taxonomical and ecological levels (many different ecological groups), in relation to the broad gradients of food resources and microhabitats in DDW, with additional differences between larval and adult ecophases.

The terminology of ecological groups in saproxylic insects is heterogeneous and used ambiguously by the two types of forest entomologists interested in wood-inhabiting insects: (i) forest health managers, who monitor the potential pests with an anthropocentric perspective, considering insect damage on stands or timber, and (ii) biodiversity ecologists, who study the insects response to quality and quantity of DDW through a neutral viewpoint. Bearing this in mind, we are proposing a unified typology of ecological groups in saproxylic assemblages.

2. Typologies of wood consumers

Criteria used in wood-consumer typologies correspond to the attributes of habitat and food quality of woody matter, mainly physiological status and anatomical structure. The physiological status includes the tree decline phase from living, to weakened to dead tree (bark sloughing, interruption of sap flows), followed by a succession of decaying stages (bark degradation, heart rotting, and moulding). The internal structure of tree stems includes outer bark, cork cambium, inner bark (phloem), vascular cambium, outer xylem (living sapwood), and inner xylem (non-living heartwood). The mechanical disruption of wood structure and changes in chemical properties during the decaying process create sequential niches and lead to a succession in saproxylic assemblages.

Dead-wood ecologists focus on dying trees and dead wood. The typology of wood consumers is mainly based upon the decay stage: primary or pioneer xylophagous species depend on dying or recently dead

wood, whereas secondary xylophagous species live in decayed dead wood.

The phytosanitary typology focuses not only on physiological status (living [vigorous, weakened, dying], dead) but also on internal structure. Primary pests (or parasites) are able to colonise all living trees, whatever their vigour. Conversely, secondary pests are able to attack only weakened trees and saproxylophagous species feed on dead wood only (including decaying branches and stem cavities on living trees). Among primary and secondary parasites, corticolous bark feeders feed on outer bark fragments on small tree organs; subcorticolous phloeophagous beetles (Scolytidae and Buprestidae) feed on inner bark and destroy cambial tissues on trees with non-fragmented bark; wood borers (Scolytidae, Buprestidae, Cerambycidae beetles, Siricidae wasps, Cossidae and Sesiidae moths), including strict xylophagous species, tunnel in cambial tissues, sapwood and in heartwood. Contrary to xylophagous insects, several phloeophagous species may proliferate and reach primary pest status at the population level, mainly in conifer stands after a catastrophic event (storm, drought).

3. Towards the harmonization of wood-consumers typology

The ecological and phytosanitary nomenclatures use identical terms at different trophic levels. In order to make them match, we propose a standardized typology of wood-eating groups, based on two crossed factors, i.e. type and physiological status of woody tissues. We suggest the following adjustments: cambio-phagous – rather than phloeophagous – insects feed on external tissues (cambium, inner bark) in living wood or DDW; corticiphagous insects are outer bark-feeders; xylemophagous insects feed on internal tissues (heartwood) in living wood or DDW; the term 'xylophagous' (or 'lignivorous') concerns all the woody tissues in living, dying or recently dead wood; the term 'saproxylophagous' (or saprolignivorous) concerns decayed, rotten wood; the adjectives 'primary' and 'secondary' imply a succession among xylophagous insects, and distinguish the species that depend on living and vigorous trees from those feeding on dying or recently dead wood.

4. Typology of other ecological groups related to the range of food resources and microhabitats in DDW

In addition to the wood itself, food resources and microhabitats related to DDW are diverse. Insects indirectly related to dead wood are classified according to (i) food regime: consumers of wood-associated resources (fungi, sap), commensals, predators, or (ii) microhabitat: users of fungi sporophores, tree holes, sap flows.

4.1. Ecological groups related to the range of food resources

Several types of food resources are associated with DDW: (i) lignivorous fungi (for fungivorous insects), (ii) sap flows on wounded trees (for opophagous insects = sap-feeders), (iii) waste in wood-borer galleries, i.e. dead bodies or exuvias (for necrophagous insects) and frass (for psichophagous insects = crumb-feeders), (iv) living prey (for predator species). Some saproxylic insects display a mixed regime; for instance, Rhizophagid beetles consume prey, frass and subcortical fungi.

Among fungivorous insects, we suggest a dichotomy between xylomycetophagous species that feed on fungal sporophore upon the bark (such as polypores) and xylomycophagous taxa that depend on subcortical fungi. Two types of insects bore into the sapwood and heartwood but feed on symbiotic fungi (Ophiostomatales) growing inside their galleries. First, the larvae of Lyxemyliidae (Col.) and Siricidae (Hym.) consume lignivorous fungi and may be considered as xylemophagous insects with ectosymbiotic fungi. Second, the larvae of the Platypodidae and Xyleborini scolytids ('ambrosia beetles') feed on non-lignivorous fungi (Ambrosia) that they cultivate on a peculiar substrate; they may therefore be called xylomycophagous insects.

There is a fuzzy boundary between xylomycophagous and late saproxylophagous species, since many insects associated with the later stages of decaying wood feed on mouldy wood.

The insects grazing on epicortical flora on DDW (bryophagous, myxophagous, lichenophagous species) may be included in the saproxylic complex.

4.2. Ecological groups related to the range of microhabitats

A dying or dead tree is an arboreal megalopolis. In addition to tissues of solid and rotting wood and galleries within the wood, many substrates are available: (i) fungi sporophores colonized by fungicolous insects, (ii) tree holes, sometimes occupied by vertebrates or

ant nests, colonized by cavicolous species, and (iii) sap flows, colonized by succicolous taxa.

Our attempt to harmonize the saproxylic terminology is aimed at clarifying the dialogue between scientists and may be a preliminary step to the preparation of a much needed database on saproxylic species autecology.

1. Introduction

La place du bois mort dans l'écosystème forestier est devenue un des points-clés des débats sur l'hygiène forestière et la prise en compte de la biodiversité par la gestion forestière [1,2]. Les organismes associés au bois mort, parfois dénommés « xylobiontes » [3], ont été regroupés en partie par Dajoz [4] sous l'appellation de « saproxyliques », dont Speight [5] a donné une définition relativement large : des taxons qui « dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts – debout ou à terre – ou des champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques ».

Au sein de ce groupe fonctionnel [6], les Insectes constituent le groupe le plus abondant et le plus divers, dominé par les Diptères et surtout les Coléoptères [7]. En Allemagne [8] et en Finlande [9], près de 20% des espèces de Coléoptères – et plus de la moitié des espèces forestières – appartiendraient au cortège saproxylique, ce qui équivaut à environ 2000 espèces pour la France [10].

À cette diversité taxonomique, les coléoptères saproxyliques ajoutent une grande diversité écologique, aux stades larvaires et adultes, en lien avec les larges gradients de ressources trophiques et de microhabitats offerts par le bois mort ou déperissant. Ils comportent ainsi plusieurs groupes écologiques (voire guildes, *sensu* [11]), c'est-à-dire fondées sur le partage de ressources trophiques ou spatiales comme le microhabitat.

La nomenclature utilisée pour désigner ces groupes écologiques est très hétérogène, en raison de la différence de perspective entre les deux principales disciplines qui s'intéressent aux insectes du bois : (i) l'ingénierie phytosanitaire, qui mène une veille sur l'état des populations de ravageurs potentiels dans les peuplements forestiers [12], et (ii) l'écologie de la biodiversité forestière, qui étudie la réponse des insectes du bois au volume et à la qualité des bois morts et sénescents. Ces dernières années, ces deux axes ont été particulièrement actifs en Europe, pour suivre la réponse des ravageurs aux perturbations naturelles (tempêtes ou canicule [13, 14]) ou la réponse de la biodiversité à la gestion forestière [6,15].

En sus d'une abondance de termes non correspondants (dont de nombreux néologismes), les nomenclatures employées dans le domaine phytosanitaire forestier ou dans celui de l'écologie du bois mort comportent de nombreuses contradictions sémantiques, inhérentes à leur angle d'approche. D'un point de vue épistémologique, l'insecte lié au bois présente (*i*) pour l'écologie, des traits de vie qui sont observés et qualifiés dans son rapport à l'écosystème, sans être jugés par rapport à l'homme, mais (*ii*) pour l'ingénierie phytosanitaire, souvent anthropocentrique, des propriétés d'«auxiliaire» ou de «ravageur».

Fort de cet éclairage, l'objet de cette note est de proposer une unification du vocabulaire employé par les différents courants d'étude pour désigner les groupes écologiques au sein des assemblages de taxons saproxyliques.

2. Typologies des consommateurs de bois

2.1. Critères utilisés

Plusieurs paramètres déterminent la qualité d'habitat ou de ressource trophique du bois : diamètre, essence, exposition, strate, état physiologique, stade de décomposition, architecture interne des tissus.

Dans les classifications usuelles, l'architecture interne et l'état physiologique de la matière ligneuse sont les critères les plus couramment utilisés pour dégager une typologie des «xylophages» (ou lignivores), consommateurs de bois au sens large [16].

2.1.1. Architecture interne : les tissus du « bois »

Les différents tissus du bois sont autant de substrats et de dimensions pour la niche écologique des xylophages [17,18]. De l'extérieur vers l'intérieur, le bois comporte les tissus suivants :

- l'écorce, ou zone corticale, décomposée en :
 - écorce «isolante», avec le rhytidome et le liège (cellules mortes ou mourant rapidement après formation) ;
 - écorce «vivante», avec une assise génératrice (cambium cortical), et le phelloderme (où s'accumulent des substances nutritives) ;
- le phloème primaire, puis le phloème secondaire (= liber), où circule la sève élaborée ;
- une seconde assise génératrice, le cambium cribrovasculaire, la zone cambiale comprenant les deux cambiums et les phloèmes ;
- le bois stricto sensu, avec le xylème primaire, où circule la sève brute, puis le xylème secondaire, dé-

composé en aubier (plus récent) et bois de cœur, ou duramen (plus ancien, formé de cellules mortes à rôle de soutien).

Les foreurs de végétaux semi-ligneux (non ligneux, mais avec tissus secondaires), comme certains scolytes sur les tiges d'Euphorbes (*Thamnurgus aripes*), sont considérés comme des phytophages non xylophages, appelés «mineurs de tiges». De même, de nombreux insectes peuvent manger les petites racines d'arbres et sont donc rhizophages sur des tissus de ligneux (larves de hanneton, de charançons, scolytes *Hylastes*). Ils sont toutefois à ranger plutôt auprès des phytophages sur tiges de petite dimension. De façon générale, il n'existe pas de rhizophage strict parmi les xylophages. Comme l'architecture du bois est continue entre le tronc et les grosses racines, certains xylophages descendent en dessous du collet (Col. Cerambycidae *Lamia textor*).

2.1.2. États physiologiques de la matière ligneuse

Le dépérissement assure la transition de l'arbre vivant à l'arbre mort, puis la saproxylation fait évoluer l'arbre mort. La phase de dépérissement, souvent liée à des facteurs abiotiques et à l'attaque de parasites, est progressive, certains organes mourant, d'autres restant longtemps vivants. Dans le cas du dépérissement après l'attaque de scolytes sous-corticaux, les symptômes sont les suivants : arrêt de la circulation de sève élaborée, décollement d'écorce, mais aubier vivant (circulation de sève brute), cime verte et racines vivantes.

À la fin de cette étape de dépérissement, la sève ne circule plus, l'écorce est décollée et s'opère alors la saproxylation du bois mort sous l'action des insectes saproxyliques et des champignons lignivores [10] : (*i*) dégradation corticale (perte des qualités physiques du bois), (*ii*) dégradation de cœur (perte de cohésion physique, pourriture), (*iii*) humification en terreau (stade ultime).

Les caractéristiques structurales et physico-chimiques des tissus évoluent avec le stade d'altération. Ces variations sont à l'origine de la succession des différents cortèges saproxyliques.

La cellulose et la lignine sont dégradées, notamment par les champignons lignivores dotés d'enzymes capables de digérer ces composés. Certains insectes saproxylophages peuvent digérer la cellulose grâce à des enzymes propres (quelques Termites, Siricidae et Coléoptères Anobiidae, Buprestidae, Cerambycidae, Scarabaeidae). D'autres ne la dégradent que partiellement (nombreux Coléoptères Curculionidae, Scolytidae, Cerambycidae, Bostrychidae, Lyctidae). À titre d'exemple, parmi les Cerambycidae [19], les *Callidium* sont dé-

pourvus de cellulase et donc contraints d'attaquer le phloème secondaire (sève élaborée riche en glucides simples) ou le xylème préalablement dégradé par des champignons, alors que *Cerambyx cerdo* est doté de cellulase et attaque le xylème non décomposé. Quant à la dégradation de la lignine par les insectes, elle est toujours indirecte, par l'action préalable de champignons, ou par l'intermédiaire de micro-organismes symbiotiques (Bactéries, Champignons, Protozoaires) logés dans des diverticules du tube digestif (endosymbiotes) ou agissant extérieurement et à proximité (ectosymbiotes) [12,19].

Signalons que la nature des champignons lignivores induit des trajectoires de décomposition divergentes. Cinq grands types de pourritures peuvent être schématiquement distingués : les pourritures blanches, rouges, alvéolaires, molles et le bleuissement [19,20]. Les pourritures blanches ou fibreuses, majoritaires sur les feuillus, requièrent une humidité importante et tirent de la dégradation de la lignine l'énergie nécessaire pour attaquer la cellulose. Il en résulte des squelettes ligneux de fibres décolorées, facilement pris en charge par les insectes. Les pourritures rouges ou cubiques, dominantes sur les résineux, décomposent la cellulose, mais sont incapables de dégrader la lignine, d'où une structure cubique, compacte, spongieuse. Si l'humidité est insuffisante (milieux secs ou de haute montagne), la décomposition est bloquée et ces cubes persistent longtemps. Les pourritures alvéolaires dégradent cellulose et lignine simultanément. Les pourritures blanches sont davantage à l'origine de chaînes trophiques et les pourritures rouges à l'origine de microsites originaux. Les spectres des insectes liés aux pourritures blanches ou rouges sont d'ailleurs différents, y compris dans des bois d'origine similaire (essence, volume).

2.2. Typologie des consommateurs de bois suivant les disciplines

Dans les réseaux trophiques forestiers [19], les consommateurs de bois figurent parmi les consommateurs primaires (phytophages spécialisés et parasites de végétaux ligneux) ou les saprophages (consommateurs de tissus organiques morts spécialisés dans les tissus ligneux). Comme nous l'avons souligné en introduction, les consommateurs de produits ligneux sont perçus différemment par l'écologie et l'ingénierie phytosanitaire. La vision fonctionnelle de la première (rôle dans l'écosystème) se démarque de la vision anthropocentrique de la seconde (interaction avec l'utilisation par l'homme des ressources en bois). Cette distinction se traduit par une différenciation des termes employés.

2.2.1. Les consommateurs de bois vus par l'écologie du bois mort

Pour l'écologie, l'étape clé dans la dynamique du bois est la mort qui sépare les phases autotrophe et hétérotrophe. Ainsi, la typologie des écologues du bois mort n'intègre pas le bois vivant sain (mais le bois dépérissant d'après la définition de [5]). Par ailleurs, l'architecture interne n'est pas un critère très employé, dans la mesure où la déstructuration des tissus par la saproxylation rend ce critère inutile avec le bois mort décomposé. La distinction est parfois opérée entre un bois intègre et un bois carié, pourri (critère structural). Ces deux classes sont toutefois redondantes avec les classes de décomposition, bois frais et bois dégradé. L'échelle temporelle de la saproxylation correspond approximativement à une échelle d'intégrité physique du bois, ce qui met au même niveau d'intérêt et à la même dénomination des stades de durée parfois très différente.

La classification est surtout fondée sur le stade de décomposition et distingue des xylophages pionniers [15] ou primaires et des xylophages secondaires (ou saproxylophages). Les xylophiles (ou lignicoles [8]) et saproxylophiles (ou xylo-détriticoles [8]) correspondent aux deux classes de structure de bois, intègre ou carié [21].

2.2.2. Les consommateurs de produits ligneux sous l'angle phytosanitaire

Pour l'ingénierie phytosanitaire, la notion de « ravageur » est directement liée à une perte économique induite par l'action directe ou indirecte de l'espèce incriminée. Le terme de « parasite », associé aux déprédateurs de tissus vivants (arbres compris), à connotation trophique et fonctionnelle, peut être préféré au terme « ravageur », strictement anthropocentrique et économique [22]. Il faut noter que les insectes qui peuvent être qualifiés de ravageurs forestiers ne représentent que quelques dizaines d'espèces en France par rapport aux plusieurs milliers d'espèces d'insectes parasites des arbres [22]. Les consommateurs de matière ligneuse sont à l'origine de deux types principaux de dommages : la mort anticipée d'arbres dont le forestier pouvait attendre une dimension et une qualité supérieure avec le temps et la dépréciation éventuelle d'une récolte sur pied ou coupée, après capitalisation.

Parmi les parasites des arbres, à côté des insectes qui se concentrent sur les tissus jeunes (apex de rameaux) : feuilles (phyllophages), bourgeons, fructifications (carpophages), graines (séminiphages) et des piqueurs-suceurs de sève, la nomenclature des consommateurs du bois est calée sur le(s) tissu(s) occupé(s)

dans l'architecture interne du bois et sur l'état physiologique de l'arbre hôte.

Pour le premier critère, les insectes s'attaquant au bois sont, de l'extérieur vers l'intérieur :

- les corticoles décapeurs d'écorce, qui consomment des fragments d'écorce sur des organes généralement de petite dimension (jeunes tiges, rameaux, petites racines) ;
- les sous-corticaux phloéophages (majorité des Scolytidae, Buprestidae), qui sont des mangeurs de liber, occupant les parties les plus superficielles d'un tronc à écorce adhérente et non déhiscente, dans l'épaisseur de l'écorce ou à la jonction avec le bois proprement dit, là où se trouvent les assises cambiales, et qui peuvent ainsi tuer leur hôte en détruisant ces assises génératrices ;
- les foreurs de bois, dont les xylophages stricts (Coléoptères Scolytidae, Buprestidae, Cerambycidae, Hyménoptères Siricidae, Lépidoptères Cossidae, Sesiidae), qui creusent d'abord dans les zones corticale et cambiale, puis dans le xylème des galeries de profondeur variable [23].

La classification phytosanitaire des parasites est liée également à l'état général de l'arbre et à ses capacités à réagir à l'agression qui correspond à la consommation de tissus par un parasite. De nombreuses espèces d'insectes sont totalement incapables de surmonter les réactions de défense de l'arbre (flux de sève chez les feuillus, néoformation de résine secondaire chez les résineux) et se limitent à la colonisation d'arbres morts ou préalablement affaiblis. D'autres ont développé des stratégies pour contourner les défenses de l'arbre, telles que les attaques massives favorisées par les phéromones d'agrégation chez les scolytes. D'après Rudinsky [24] :

- les *ravageurs* (ou *parasites*) *primaires* (ou indifférents), peu nombreux, peuvent coloniser un arbre quelle que soit sa vigueur, et donc en particulier un arbre en parfaite santé, non affaibli physiologiquement ;
- les *ravageurs* (ou *parasites*) *secondaires* (ou de faiblesse), comme les insectes phloéophages et xylophages, ne peuvent coloniser un arbre que si ce dernier présente une déficience physiologique et possède donc des capacités de réactions amoindries ;
- les *organismes saproxylophages* ne peuvent se nourrir que de matière ligneuse morte. Incapables de coloniser des tissus vivants, ils ne se rencontrent jamais sur arbre vivant, en dehors de zones mortes comme des branches mortes ou des cavités ;

ils peuvent parfois être qualifiés de *ravageurs*, par altération de la récolte de bois lors du stockage ou par dégradation de bois ouvrés.

En fonction de la durée du cycle de développement, un xylophage dit ravageur ayant colonisé un arbre affaibli ou dépérissant peut être observé sur un arbre récemment mort (phloéophages à cycle de moins de deux ans) ou depuis plus d'un an (certains xylophages à cycle de plus de deux ans).

Les deux classifications de consommateurs de ligneux, fondées sur l'état et la nature des tissus ligneux présentent des correspondances. Les xylophages et les phloéophages sont parasites secondaires, parfois primaires ou liés au bois mort. Les xylophages ne sont pas sujets à des pullulations explosives, alors que certains phloéophages peuvent passer du statut individuel de parasite secondaire au statut populationnel de parasite primaire. À des niveaux de population « endémiques », la plupart des scolytes sont en effet des parasites secondaires [24,25] qui ne peuvent coloniser des arbres vigoureux. Toutefois, la disponibilité soudaine et massive de nombreux sites de reproduction (après une perturbation de type catastrophique comme une violente tempête) peut permettre la pullulation de quelques rares espèces, capables d'une dynamique de population explosive, essentiellement sur résineux (ex. *Ips typographus* sur épicéa). À ces niveaux de population « épidémiques », de nombreux individus peuvent tenter de se reproduire sur des arbres sains voisins. Le grand nombre de tentatives de pénétration épuise progressivement les capacités de réaction de ces arbres, qui sont finalement colonisés. À l'échelle de la population, le parasite devient primaire. Ainsi, la limite entre parasite primaire et secondaire est parfois ténue.

Le type de dégât dépend du type de ravageur :

- induction de mortalités précoces et risques de contamination à des arbres sains (vigoureux) voisins, par les ravageurs primaires ;
- accentuation des pertes de croissance, des mortalités précoces et risques de contamination d'arbres affaiblis voisins par les phloéophages et xylophages secondaires ;
- dommages technologiques et dépréciation de la qualité des grumes (galeries dans le tronc, piqûre de coeur) par les xylophages stricts.

Les dégâts sur les bois ouvrés sont le fait d'insectes saproxylophages particuliers, pour la plupart inféodés aux bois morts secs (et non pourris). Il s'agit des Isoptères sur un large éventail de bois, de larves de Colé-

Tableau 1

Correspondance entre les termes désignant les groupes écologiques dans les typologies phytosanitaire et écologique

État de la matière ligneuse		Phytosanitaire	Entomologie écologique
Arbre vivant	sain	Ravageurs (ou parasites) primaires (ou indifférents)	Non concerné par l'écologie du bois mort
	dépérissant, moribond	Ravageurs (ou parasites) secondaires (ou de faiblesse)	Xylophages pionniers (ou primaires)
Arbre mort	frais	Saproxylophages	
	décomposé		Xylophages secondaires (ou saproxylophages)

Tableau 2

Proposition d'une terminologie harmonisée des groupes écologiques d'insectes saproxyliques consommateurs de matière ligneuse, en fonction de l'état et de la nature des tissus hôtes

État de la matière ligneuse				Tissu ligneux consommé		
				Écorce	Zone cambiale (phloème inclus)	Bois xylème
	Arbre vivant	sain	Xylophages primaires	Corticiphages* primaires	Cambiophages primaires	Xylèmophages* primaires
		dépérissant	Xylophages secondaires	Corticiphages* secondaires	Cambiophages secondaires	Xylèmophages* secondaires
	Arbre mort	frais				
		décomposé			Saproxylophages	

ptères Cerambycidae sur les charpentes et bardages résineux (*Hylotrupes bajulus*) ou feuillus (*Hesperophanes holosericeus*), de larves de Lyctidae dans les parquets non parfaitement purgés d'aubier, encore riches en amidon, d'adultes et de larves de Bostrichidae ou d'Anobiidae. *Xestobium rufovillosum* (Col. Anobiidae) se distingue en se développant sur des bois préalablement attaqués par un champignon de pourriture (donc en conditions humides).

2.3. Vers une harmonisation de la typologie des consommateurs de bois

L'usage de termes identiques pour des positions trophiques différentes dans les deux terminologies engendre des confusions (Tableau 1). D'une part, pour l'ingénierie phytosanitaire, le terme « primaire » est employé pour les ravageurs se développant sur bois vivant sain, alors qu'à l'inverse, chez les écologues du bois mort, ce terme est utilisé pour les xylophages se nourrissant de bois dépérissant ou mort frais. D'autre part, le terme « saproxylophage » est appliqué à l'ensemble des insectes du bois mort (frais ou décomposé), chez les premiers, ou, seulement aux insectes du bois mort décomposé, pour les seconds. Enfin, le terme « xylophage » est appliqué, de façon spécifique, seulement pour les tissus internes du bois (bois s.s. = xylème) ou, de manière générique, pour l'ensemble des tissus du « bois ».

Afin d'améliorer la correspondance entre la nomenclature phytosanitaire et la nomenclature écologique, nous proposons les ajustements suivants :

- (i) xylophage, plutôt que lignivore [26] qui pourrait être interprété comme consommateur de lignine seulement, s'applique à l'ensemble des tissus (assises génératrices, bois sous-jacent) du bois sain, dépérissant, ou mort frais ;
- (ii) cambiophage [23], plus courant dans la nomenclature internationale que phloéophage, s'applique aux tissus externes (zone cambiale) du bois sain, dépérissant, ou mort frais ;
- (iii) corticiphage* (préféré au terme corticivore, proposé par [27] à partir du latin *cortex*, *corticis* = écorce, pour préserver l'homogénéité des suffixes) désigne les consommateurs d'écorce ;
- (iv) xylèmophage* s'applique aux tissus internes (xylèmes, y compris aubier et bois de coeur) du bois sain, dépérissant, ou mort frais ;
- (v) saproxylophage, ou saprolignivore par souci d'homogénéité avec le terme lignivore [26], concerne l'ensemble des tissus du bois mort préalablement colonisé et dégradé par les organismes précédents ;
- (vi) primaire et secondaire ne s'appliquent plus qu'aux classes distinguant le bois vivant sain et vigoureux, du bois dépérissant à mort frais ; cette dénomination, employée pour les parasites [28], implique une succession, une séquence d'apparition.

Une nomenclature unifiée, fondée sur le croisement de deux facteurs, l'état de la matière ligneuse et le type de tissus consommé, est proposée dans le Tableau 2.

Tableau 3

Groupes trophiques d'insectes saproxyliques, définis sur un gradient de ressources associées au bois mort

Ressource trophique	Groupe trophique
Bois mort frais	xylophage secondaire, lignivore secondaire
Bois mort dégradé	saproxylophage, saprolignivore
Champignons lignicoles – champignons épicrotiques – champignons subcorticoles	(xylo)fongivores – (xylo)mycétophage – (xylo)mycophage*
Déchets organiques divers (dont ceux issus d'animaux)	détritiphage, détritivore, psychophage xylophile nécrophage
Invertébrés proies occupant le bois mort	zoophage xylophile
Sève suintante	opophage

3. Gradients de ressources trophiques et de microhabitats, diversité du cortège saproxylique

En sus du bois lui-même, les ressources trophiques et les microhabitats liés au bois mort sont très diversifiés. Au sein du complexe saproxylique, les groupes écologiques peuvent ainsi être définis sur ces deux gradients, de ressources trophiques (groupes trophiques) ou de microhabitats.

3.1. Groupes liés au gradient de ressources trophiques

D'après le Tableau 3, différents types de ressources trophiques sont associés au bois mort (ou déperissant) : (i) les champignons lignicoles, (ii) les flux de sève exsudant des blessures. Les organismes saproxyliques colonisant le bois mort offrent des ressources supplémen-

taires : (iii) les cadavres, exuvies, déjections et autres déchets animaux, (iv) les individus vivants (proies).

Les saproxyliques xylomycétophages, xylomyco-phages*, nécrophages, psychophages, zoophages xylophiles et opophages ne sont donc qu'indirectement liés au bois (Tableau 4). En sus des consommateurs de ressources associées, des commensaux et des prédateurs, des parasites et des parasitoïdes investissent également le réseau trophique saproxylique.

Les principales ressources non ligneuses associées au bois mort sont les champignons et la sève suintante.

Parmi les consommateurs de champignons, Lepesme [29] avait proposé la distinction entre mycophages pour les mangeurs de mycélium et mycétophages pour les mangeurs de sporophores de champignons supérieurs. Dans l'univers des insectes xylofongivores, la séparation des consommateurs de fructifications ou de mycélium est délicate. Ainsi, les larves des scolytes dits *ambrosia beetles* consomment à la fois des sporophores et du mycélium de leurs cultures d'Ascomycètes dans les galeries internes au bois. Nous proposons d'utiliser une dichotomie légèrement différente, en restreignant le terme « xylomycétophage » aux espèces dépendant de champignons à sporophore épicrotique (comme les Polyporales [3]), tout en employant le terme xylomycophage* pour les taxa inféodés aux champignons subcorticoles (filaments mycéliens dans le bois, moisissures). Jusqu'à présent, le terme *fungicole* [3] était employé pour désigner l'occupation de champignons et les termes *mycetophagous* [30], *mycophage* [16], *xylomycetophagous* [8], *fungivore* [31] étaient alternativement employés pour désigner la consommation de différents champignons du bois, sans distinction du type. Soulignons que la frontière entre xylomycophages* et saproxylophages est ténue, car de nombreux insectes liés aux stades avancés

Tableau 4

Groupes écologiques d'insectes saproxyliques, définis sur un gradient de microhabitats liés au bois mort ou déperissant

Microhabitat	Groupe écologique	Type de groupe trophique
Écorce	corticole	prédateurs
Bois vivant	xylophile, lignicole	xylophages, prédateurs
Bois mort intègre		détritiphage
Bois mort pourri, carié	saproxylophile, saprolignicole	saproxylophages, xylomycophages, prédateurs, psychophages, détritiphages
Cavités – associés aux nids de fourmis – associés aux nids de vertébrés	cavicole – myrmécophile – pholéophile	consommateurs de terreau, mycophage, prédateurs, psychophages, nécrophages
Sporophores de champignon épicrotique	fongicole, mycétophile	xylomycétophages, prédateurs, psychophages
Écoulements de sève	succicole	opophages, prédateurs, mycétophages

de la saproxylation se nourrissent de bois pourri, champignonné et pénétré de mycéliums de champignons lignicoles. C'est le cas du longicorne *Necydalis ulmi*, qui dépend d'un bois de feuillusensemencé et en cours de dégradation sous l'action d'*Inonotus* [32].

Un autre cas ambigu est constitué par les Hyménoptères Siricidae et certains Coléoptères (dits *ambrosia beetles*) dont les larves se nourrissent de champignons symbiotiquesensemencés dans leurs galeries au sein du bois d'arbres affaiblis ou récemment morts [19,33].

Les larves de Lymexylidae et Siricidae consomment des champignons lignivores et peuvent donc être assimilées à des xylémophages à ectosymbiote. En revanche, les larves de Scolytes Platypodidae et Xyleborini (*Xyleborus*, *Gnathotrichus*, *Xyloterus*) consomment des champignons non lignivores, cultivés sur un substrat créé par le scolyte à base de fèces mélangées à des fragments de bois ; elles peuvent être considérées comme des xylomycophages. De façon générale, la plupart des scolytes sont associés à des champignons symbiotiques, en particulier à des champignons souvent pathogènes de l'ordre des Ophiostomatales (*Ophiostoma*, *Ceratocystis*), dont le rôle est important dans le processus d'attaque des arbres [34].

Un groupe proche des xylomycétophages est constitué par les consommateurs de Myxomycètes à la surface du bois (auparavant des champignons inférieurs, aujourd'hui des Mycétozoaires), comme les Coléoptères Sphindidae [35], que nous proposons de nommer par analogie xylomyxophages*. Les autres brouteurs de végétation épicrotelle, bryophages et autres lichénophages (Col. Anthribidae et Latridiidae...) sont parfois inclus dans le complexe saproxylique.

Lepesme [29] a également proposé plusieurs types de régimes détritiphages, repris par Delobel et Tran [36] pour les insectes des denrées stockées. Les saproxylophages constituent étymologiquement une catégorie de saprophages consommant des tissus ligneux morts. Parmi les autres saproxyliques détritivores (ou *xylodétriticoles* [3], nous pouvons distinguer des nécrophages associés aux matières animales mortes (cadavres) et des psychophages, au régime constitué de « miettes » (micro-déchets divers, déjections de xylophages). Les insectes se nourrissant de terreau au fond des cavités d'arbres sont considérés comme des saproxylophages ultimes (Tableau 5).

Le terme « opophage » [37] est ici préféré à l'anglicisme *sapivores*, formé d'après *sap-feeders* [38]. Soulignons que certains opophages présentent des tendances frugivores (carpophages [27]) opportunistes (Col. Scarabaeidae Cetoniinae), en raison de la similarité des odeurs et des nutriments entre sève et fruits mûrs.

Les saproxyliques zoophages (ou prédateurs, ou carnivores [39]) recherchent leurs proies sur ou sous l'écorce, dans les galeries de saproxylophages, sur et dans les champignons lignivores, dans les cavités.

Certains coléoptères saproxyliques ont un régime alimentaire mixte ; on considère ainsi que les Rhizophagidae sont des prédateurs pro parte saprophages et/ou mycophages [36,40].

3.2. Groupes écologiques définis sur le gradient de microhabitats

Un arbre mort ou dépérissant abrite une véritable mégapole de microhabitats (*arboreal megalopolis* [5], en particulier lors de sa sénescence, lorsqu'il atteint ses plus grandes dimensions. Le bois mort lui-même offre deux types structuraux de microhabitats : le bois intègre ou carié (c'est-à-dire pourri, parcouru de galeries, éventuellement vermoulu). Pour qualifier ces deux types, la langue allemande utilise respectivement les mots *Holz* et *Mulm(hölen)* [8], à la différence du français et de l'anglais, qui doivent user d'épithètes pour distinguer le bois intègre (*solid wood*) du bois pourri et vermoulu (*rotting wood*) [16]. En sus des tissus morts du bois et des galeries creusées par les xylophages, les autres microsites sont (Tableau 4) : (i) les carpophores de champignons lignicoles occupés par des fongicoles [3], (ii) les cavités, abritant parfois des nids de vertébrés ou de fourmis, et occupées par des cavicoles et (iii) les suintements de sève colonisés par les succicoles [41].

Les cavités de troncs constituent des habitats stables, qui offrent des ressources alimentaires variées (du bois intègre au bois carié, champignonné, jusqu'au terreau, des ressources apportées par les Vertébrés ou les Invertébrés) et un microclimat relativement tamponné (isostatique). Les ressources apportées par les Vertébrés séjournant dans ces cavités (excréments, pelotes de réjection, desquamations, stocks ou restes alimentaires) sont favorables à des taxons nécrophages ou saprophages, tandis que les nidifications de fourmis attirent les myrmécophiles [42]. Les occupants de cavités d'arbres sont désignés par des adjectifs variés, parmi lesquels nous proposons, dans le contexte de l'écologie, les mises au point suivantes. Les organismes cavicoles (du latin *ca-vus*, creux) sont associés aux cavités d'arbres ; ce terme a été utilisé ainsi pour l'ensemble des animaux [43, 44], ou plus spécifiquement les oiseaux [45,46] ou les insectes [15,21,47]. Le mot cavicole correspond aux termes anglais *cavity-dwelling* ou *hole-nesting*, pour les habitants des cavités (*tree holes*). Les hôtes des cavités souterraines (naturelles, comme les grottes, ou artificielles) sont dits cavernicoles (qui vit dans les mi-

Tableau 5
Quelques taxons représentant les principaux groupes trophiques d'insectes saproxyliques

	Groupe trophique	Habitat	Exemples
Xylophages primaires	Corticiphages* primaires	Écorce intègre	<i>Hylobius abietis</i> (Col. Curculionidae)
	Cambiophages primaires	Zone cambiale intègre (phloème inclus)	<i>Dendroctonus micans</i> à titre individuel, <i>Ips typographus</i> (Col. Scolytidae) à titre collectif en situation épidémique
	Xylémophages* primaires	Xylème intègre	<i>Anaerea carcharias</i> , <i>Compsidia populnea</i> , <i>Anoplophora</i> spp. (Col. Cerambycidae), <i>Cryptorhynchus lapathi</i> (Col. Curculionidae)
Xylophages secondaires	Corticiphages* secondaires	Écorce intègre	<i>Nothorhina muricata</i> (Cerambycidae)
	Cambiophages secondaires	Zone cambiale intègre (phloème inclus)	<i>Taphrorychus bicolor</i> (Col. Scolytidae), <i>Saperda perforata</i> (Col. Cerambycidae), <i>Coroebus florentinus</i> (Col. Buprestidae), Hym. Xyphidiidae
	Xylémophages* secondaires	Xylème intègre	Larves de Col. Lymexylidae, Hym. Siricidae à ectosymbiote <i>Melanophila picta</i> , <i>Agrilus suvorovi</i> (Col. Buprestidae) <i>Cossonus</i> sp., <i>Magdalis</i> sp., <i>Phloeophagus</i> sp. (Col. Curculionidae) <i>Cossus cossus</i> (Lep. Cossidae), <i>Sesia apiformis</i> (Lep. Sesiidae), <i>Zeuzera pyrina</i> (Lep. Cossidae)
Xylomycophages* secondaires	Champignons symbiotiques dans les galeries à l'intérieur du xylème intègre	Larves de Col. Scolytidae Xyleborini et Platypodidae	
Saproxylophages		Bois ouvré sec	Col. Lyctidae, Bostrichidae, Anobiidae, Cerambycidae
		Bois carié	Nombreux Col. Cerambycidae, Anaspidinae, Melyridae ; <i>Mesites</i> sp. (Col. Curculionidae)
		Cavités	Col. Tenebrionidae Alleculinae, Col. Scarabaeidae Cetoniinae
		Bois mort des racines	<i>Pachyta quadrimaculata</i> , <i>Stenocorus meridianus</i> (Col. Cerambycidae) [60], <i>Anostirus</i> spp. (Col. Elateridae) [62], <i>Criorhina</i> spp., <i>Xylota</i> spp., <i>Caliprobola speciosa</i> (Dip. Syrphidae) [41]
		Bois carié des racines	<i>Lucanus cervus</i> (Col. Lucanidae)
Autres sa-proxyliques	Xylomycétophages	Champignons lignicoles à sporophore épïcorticole	Col. Mycetophagidae, Erotylidae, Tetratomidae, Ciidae ; Dip. Mycetophilidae
	Xylomycophages*	Moisissures, champignons subcorticoles	<i>Camptomyia</i> sp. (Dip. Cecidomyiidae)
	Xylomyxophages	Myxomycètes corticoles	Col. Sphindidae
	Saprophages xylophile	Cavités, galeries	Col. Trogidae, Histeridae, Leiodidae
	Psychophages		Col. Dermestidae
	Zoophage xylophile	Espace sous-cortical, galeries	Col. Silvanidae, Colydiidae
	Opophage	Suintements de sève	<i>Cetonischnema aeruginosa</i> adulte (Col. Scarabaeidae Cetoniinae) <i>Cerambyx cerdo</i> adulte (Col. Cerambycidae), Col. Lucanidae, Nitidulidae, Nosodendridae
	Myrmécophiles	Cavités	<i>Rhopalocerus rondanii</i> (Col. Colydiidae), Col. Pselaphidae [42]

lieux souterrains, du latin *caverna*, grotte [48]). Les termes troglobie, troglobionte, troglophile et troglaxène sont parfois préférés pour désigner le caractère cavernicole sur un gradient de spécialisation [49,50]. Enfin, le terme micro-cavernicole est relatif aux micro-cavernes, qui sont des fissures, des anfractuosités, des crevasses dans la roche ou dans le sol [51] ou des terriers souterrains de mammifères [52]. Certains auteurs [10,19,53,54] ont utilisé ce terme pour désigner les insectes des cavités d'arbres, en assimilant les cavités de tronc à des microcavernes et en référence à l'expression «arbres caverneux», i.e. présentant des cavernes [48]. Toutefois, les assemblages d'espèces (Insectes, Chiroptères) hébergés par les cavités de tronc et les micro-cavernes vraies (terriers, fissures, crevasses) sont différenciés, à l'exception de certains Arthropodes dits pholéophiles (du grec *pholeos*, tanière), associés aux nids de Vertébrés (terriers souterrains ou nids dans cavités de tronc). Pour caractériser les organismes associés à ces deux types d'habitats, nous préférons éviter l'analogie et affecter aux termes «cavicole» et «micro-cavernicole» des sens distincts.

Le terme «cavicole» a été employé à mauvais escient par Pacauda et al. [55] pour désigner, en fait, un assemblage fossile de mollusques micro-cavernicoles des fissures et crevasses dans la roche, et par Desutter-Grandcolas (cavicolus [56] et Desutter-Grandcolas (cavicolous [57]) comme attribut d'insectes cavernicoles. À l'inverse, Gosselin [1] a employé le terme «cavernicole» pour désigner les occupants des cavités d'arbres. Cette confusion est entretenue par la différence entre les racines du mot grotte, de l'anglais *cave* ou du latin *caverna*, indifféremment employées pour générer des épithètes adaptées. De nombreuses espèces cavernicoles portent d'ailleurs le nom de *cavicola* ou *cavicolus*. Soulignons qu'en dehors du strict contexte écologique, le terme cavicole peut revêtir deux autres acceptions. En agronomie, cavicole est relatif à l'élevage de cobayes (Mammifères Rongeurs Caviidae). En zoologie vétérinaire, cavicole désigne les parasites de cavités naturelles du corps des Mammifères, comme les larves de Diptères Oestridés dans les sinus frontaux et les cavités naso-pharyngiennes [48]. Le contexte d'utilisation doit permettre d'éviter la confusion.

Les cavités d'arbres remplies d'eau, ou dendrothelmes, sont parfois considérées comme des microhabitats pour insectes saproxyliques [19]. Au sein du bois, certains auteurs considèrent les galeries creusées par les xylophages comme des microcavités, un microhabitat particulier pour des commensaux ou des prédateurs [58].

3.3. Différences écologiques entre les écophases larvaires et adultes

En règle générale, ce sont les régimes alimentaires des larves qui sont les plus directement concernés par le matériau.

L'habitat et le régime alimentaire des individus larvaires et adultes sont parfois identiques. C'est le cas de nombreux Coléoptères prédateurs et saprophages qui circulent sous les écorces et dans les galeries de saproxylophages (Silvanidae, Colydiidae, Rhizophagidae). De même, les xylomycétophages (Mycetophagidae, Tetratomidae, Ciidae, Erotylidae), dont les larves forent des galeries dans les carpophores de champignons xylophiles, creusent également dans ou sur ces mêmes champignons au stade adulte. La tendance opophage est partagée par larves et adultes chez les coléoptères Nosodendridae et Nitidulidae.

Cependant, les écophases larvaires et adultes présentent souvent des divergences trophiques. Au stade imaginal, de nombreuses espèces vivent hors du bois mort, ne se nourrissant presque pas, puisant dans les réserves de graisses stockées par la larve.

Les adultes de certains groupes cherchent des sources de glucides pour couvrir les besoins énergétiques inhérents à l'activité de recherche de partenaires sexuels et de sites de ponte. Ainsi les larves de Lucanidae sont saproxylophages, alors que les adultes opophages recherchent des suintements de sève [37]. Les larves d'une majorité des Cerambycidae, Buprestidae, Scaptiidae, Melyridae, Alleculinae sont saproxylophages et les imago anthophages (donc floricoles [59]) se nourrissent de nectars floraux ou d'autres pièces florales [60]. Les femelles de nombreuses espèces floricoles consomment le pollen pour ses protéines utiles à la maturation des œufs [61]. Les fleurs et les troncs abattus représentent souvent des sites d'accouplement (appariement des partenaires sexuels vers la source trophique ou le site de ponte des femelles).

Certains scolytes adultes pratiquent des morsures de nutrition sur de jeunes pousses d'arbres. Ce comportement phytophage temporaire correspond à un repas de maturation sexuelle. Les adultes de multiples Cerambycidae (*Anoplophora*, *Monochamus*...) pratiquent également de telles morsures de maturation. Ce comportement de broutage méristématique a un caractère primaire (indépendant de la vigueur de l'hôte) et, de ce fait, peut être à l'origine de grands dommages phytosanitaires lorsque l'insecte est porteur de champignons (graphiose de l'orme) ou de nématodes pathogènes.

4. Conclusion

Le bois mort est devenu un enjeu de gestion majeur, pour (i) la conservation d'une biodiversité originale et (ii) la protection de la santé des peuplements face aux ravageurs potentiels. Face au nombre croissant de travaux portant sur les insectes saproxyliques et à l'hétérogénéité des termes actuellement employés, nous espérons que cet effort d'harmonisation sémantique permettra de clarifier les échanges. Il s'agit d'une phase préparatoire à la constitution des référentiels taxonomiques et autécologiques des insectes saproxyliques, outils plébiscités par les chercheurs et chargés d'études dans les milieux forestiers.

Remerciements

Les auteurs remercient R. Allemand, A. Brin, E. Richard pour leur relecture constructive des premières versions du manuscrit.

Références

- [1] F. Gosselin, Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture, in : M. Gosselin, O. Laroussinie (Eds.), Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver – synthèse bibliographique, Coédition GIP Ecofor–Cemagref Éditions, Antony, 2004, pp. 217–256.
- [2] F. Gosselin, C. Bouget, L. Nageleisen, Bois mort et biodiversité : synthèse scientifique pour une réflexion sur la gestion du bois mort, Forêt Entreprise 155 (2004) 27–29.
- [3] K. Kleinevoss, W. Topp, J. Bohac, Dead wood: an essential habitat for xylobiont insects in a commercial forest, Z. Ökol. Naturforsch. 5 (1996) 85–95.
- [4] R. Dajoz, Écologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtre. I, Vie Milieu 17 (1966) 531–636.
- [5] M.C.D. Speight, Les invertébrés saproxyliques et leur protection, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 1989.
- [6] S.J. Grove, Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests, Annu. Rev. Ecol. Syst. 33 (2002) 1–23.
- [7] F. Lieutier, Recherches sur la zoocénose des galeries de coléoptères Scolytidae, thèse de 3^e cycle, université Paris-6, 1974, 176 p.
- [8] F. Köhler, Saproxylic beetles in nature forests of the northern Rhineland. Comparative studies on the saproxylic beetles of Germany and contributions to German nature forest research, Landesamt für Agrarordnung Nordrhein–Westfalen, 2000.
- [9] A. Berg, B. Ehnstrom, L. Gustafsson, T. Hallingback, M. Jonzell, J. Weslien, Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations, Conserv. Biol. 8 (1994) 718–731.
- [10] H. Brustel, Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises : perspectives pour la conservation du patrimoine naturel, thèse, INP, Toulouse, 2001, 320 p.
- [11] J. Blondel, Guilds or functional groups: does it matter?, Oikos 100 (2003) 223–231.
- [12] F. Lieutier, K. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H. Evans (Eds.), Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis, Springer-Verlag, 2004.
- [13] L. Nageleisen, Recrudescence des insectes sous-corticaux à la suite des extrêmes climatiques de 2003, in : DSF (Ed.), La santé des forêts en France en 2003, ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires rurales (DGFAR), Paris, 2005, 4 p.
- [14] L. Nageleisen, Colonisation par les insectes des bois sinistrés lors des tempêtes de décembre 1999 : résultats du dispositif national de suivi, in : DSF (Ed.), Bilan de la santé des forêts en 2000 et 2001, ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires rurales (DERF), Paris, 2002, pp. 45–50.
- [15] C. Bouget, Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager, thèse, MNHN, Paris, 2004, 452 p.
- [16] S. Grove, The influence of forest management history on the integrity of the saproxylic beetle fauna in an Australian lowland tropical rainforest, Biol. Conserv. 104 (2002) 149–171.
- [17] R. Haack, F. Slansky, Nutritional ecology of wood feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera, in: F. Slansky, J. Rodriguez (Eds.), The Nutritional Ecology of Insects, Spiders and Related Invertebrates, John Wiley & Sons, 1987, pp. 487–532.
- [18] C. Maser, J.M. Trappe, The seen and unseen world of the fallen tree, General Technical Report PNW-164, USDA Forest Service, Portland, USA, 1984.
- [19] R. Dajoz, Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier, Tec & Doc Lavoisier, Paris, 1998.
- [20] F. Schwarze, D. Lonsdale, S. Fink, An overview of wood degradation patterns and their implications for tree hazard assessment, Arboric. J. 21 (1997) 1–32.
- [21] H. Brustel, B. Dodelin, Coléoptères saproxyliques : exigences biologiques et implications de gestion, in : D. Vallauri, J. André (Eds.), Bois mort et à cavités : une clé pour la biodiversité des forêts, Tec & Doc Lavoisier, Paris, sous presse.
- [22] L. Nageleisen, Les arbres morts sont-ils dangereux pour la forêt ?, Forêt Wallonne 66 (2003) 7–15.
- [23] J.R. Starzyk, Z. Witkowski, Changes of the parameters describing the cambio- and xylophagous insect communities during the secondary succession of the oak-hornbeam association in the Niepolomice Forest near Krakow, J. Appl. Entomol. 91 (1981) 525–533.
- [24] J. Rudinsky, Ecology of Scolytidae, Annu. Rev. Entomol. 7 (1962) 327–348.
- [25] R. Coulson, Population dynamics of bark beetles, Annu. Rev. Entomol. 24 (1979) 217–447.
- [26] G. Curlletti, Importanza degli insetti xilofagi primari nell'economia forestale, in: F. Mason, et al. (Eds.), Dead Wood: A Key to Biodiversity, Sherwood 95, Mantova (Italia), 2003, pp. 65–68.
- [27] Y. De Luca, R. Roy, Sur la terminologie des régimes alimentaires des animaux, Bull. Soc. Zool. Fr. 108 (1983) 347–363.
- [28] C. Combes, Interactions durables : écologie et évolution du parasitisme, Masson, Paris, 2002.
- [29] P. Lepesme, Les Coléoptères des denrées alimentaires et des produits entreposés, Lechevalier, Paris, 1945.
- [30] K. Schiegg, Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity, Ecoscience 7 (2000) 290–298.
- [31] H.E.J. Hammond, D.W. Langor, J.R. Spence, Early colonization of *Populus* wood by saproxylic beetles (Coleoptera), Can. J. For. Res. 31 (2001) 1175–1183.
- [32] M. Rejzek, J. Vlasák, Larval nutrition and female oviposition preferences of *Necydalis ulmi* Chevrolat, Bioc. Més. 16 (2000) 55–66.

- [33] T. Paine, K. Raffa, T. Harrington, Interactions among Scolytid bark beetles, their associated fungi and live host conifers, *Annu. Rev. Entomol.* 42 (1997) 179–206.
- [34] H. Viiri, F. Lieutier, Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle, *Ips typographus*, in three areas in France, *Ann. For. Sci.* 3 (2004) 215–219.
- [35] J. Freeman, R. Allemand, C. VanMeer, *Odontosphindus grandis* Hampe, nouvelle espèce, nouveau genre, nouvelle sous-famille pour la faune de France et pour l'Europe occidentale (Coleoptera, Sphindidae), *Bull. Soc. Entomol. Fr.* 108 (2003) 221–232.
- [36] A. Delobel, M. Tran, Les Coléoptères des denrées entreposées dans les régions chaudes, Orstom/CTA, Paris, 1993.
- [37] R. Paulian, *Biologie des Coléoptères*, Lechevalier, Paris, 1988.
- [38] S. Barbalat, Efficacité comparée de quelques méthodes de piégeage sur certains coléoptères et influence de l'anthophilie sur le résultat des captures, *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 118 (1995) 39–52.
- [39] E. Kula, J. Bohac, J. Jelinek, Insect fauna of selected polypore fungi on birch stems in Northern Bohemia, *Misc. Zool.* 22 (1999) 75–85.
- [40] C. Bouget, B. Moncoutier, Contribution à la connaissance des Rhizophaginae de France (Coleoptera, Cucujoidea, Monotomidae), *Bull. Soc. Entomol. Fr.* 108 (2003) 287–306.
- [41] M.C.D. Speight, E. Castella, An approach to interpretation of lists of insects using digitised biological information about the species, *J. Inst. Conserv.* 5 (2001) 131–139.
- [42] V. Franc, Myrmecophilous beetles of Slovakia with special reference to their endangerment and perspectives for protection, *Acta Univ. Carol. Biol.* 36 (1992) 299–324.
- [43] C. Bouget, F. Gosselin, Distribution spatiale du bois mort : enjeux pour la conservation des espèces cavicoles et saproxyliques, in : D. Vallauri, J. André (Eds.), *Bois mort et à cavités : une clé pour la biodiversité des forêts*, Tec et Doc Lavoisier, Paris, sous presse.
- [44] D. Vallauri, J. André, J. Blondel, Le bois mort, une lacune des forêts gérées, *Rev. For. Fr.* LV (2003) 3–16.
- [45] J. Blondel, Les cavités naturelles, refuges et sites d'alimentation et de reproduction pour la faune. L'exemple des oiseaux cavicoles, in : D. Vallauri (Ed.), *Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France : forêts métropolitaines*, Lavoisier Tec et Doc, Paris, 2003, pp. 67–74.
- [46] M. Juillard, La photographie sur pellicule infrarouge : une méthode pour l'étude du régime alimentaire des oiseaux cavicoles, *Rev. Ecol. – Terre Vie* 37 (1983) 267–285.
- [47] M. Sicart, Description et étude de *Aedes pulchritarsis* (Rondani, 1872) récolté en Tunisie, *Bull. Soc. Sci. nat. Tunis* 5 (1952) 95–101.
- [48] GDEL, *Grand Dictionnaire encyclopédique Larousse*, en 10 volumes, Larousse, Paris, 1984.
- [49] R. Jeannel, *Faune cavernicole de la France*, Lechevalier, Paris, 1926.
- [50] C. Juberthie, V. Decu, *Encyclopaedia Biospeologica*, vol. 3, Société internationale de biospéologie, Moulis, France, 1994.
- [51] A.S.F. (Australian Speleological Federation), *The Glossary of Speleological and Caving Terms*, <http://home.mira.net/~gnb/caving/glossary/>, 2002.
- [52] L. Falcoz, Contribution à l'étude de la faune des microcavernes. Faune des terriers et des nids, *Ann. Soc. linn. Lyon* 61 (1914) 59–245.
- [53] A.K. Iablokoff, Éthologie de quelques Élatérides du massif de Fontainebleau, *Mém. Mus. natl Hist. nat.* 18 (1943) 81–160.
- [54] J.-M. Luce, *Ecologie des cétoines (Insecta, Coleoptera) microcavernicoles de la forêt de Fontainebleau. Niches écologiques, relations interspécifiques et conditions de conservation des populations*, thèse, Entomologie, MNHN, Paris, 1995, 168 p.
- [55] J. Pacauda, D. Merlea, J. Meyer, La faune danienne de Vigny (Val-d'Oise, France) : importance pour l'étude de la diversification des mollusques au début du Tertiaire, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 330 (2000) 867–873.
- [56] L. Desutter-Grandcolas, A phylogenetic test of troglotic adaptation in crickets (Insecta, Orthoptera, Grylloidea), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III* 317 (1994) 907–912.
- [57] L. Desutter-Grandcolas, Revision of the genus *Laranda* Walker (Orthoptera Grylloidea Phalangopsidae) with notes on its distribution and biology, *Entomol. Scand.* 25 (1994) 321–332.
- [58] P.M. Hammond, P.T. Harding, Saproxylic invertebrate assemblages in British woodlands: their conservation significance and its evaluation, in : H.J. Read (Ed.), *Pollard and Veteran Tree Management*, Richmond Publications, Slough, 1991, pp. 30–37.
- [59] E. Séguy, *Dictionnaire des termes techniques d'entomologie élémentaire*, Lechevalier, Paris, 1967.
- [60] J.M. Gutowski, The role of Cerambycidae and Buprestidae (Coleoptera) in forest ecosystems and some remarks on their economic significance, in : Proc. IVth Symposium on the Protection of Forest Ecosystems, Warsaw Agricultural University, Varsovie, 1988, pp. 165–175.
- [61] M.S. Warren, R.S. Key, Woodlands: past, present and potential for insects, in : N.M. Collins, J.A. Thomas (Eds.), *The Conservation of Insects and Their Habitats*, Academic Press, London, 1991, pp. 155–212.
- [62] U. Schulz, Ein Beitrag zur Biodiversität im Wald: Aufgeklappte Wurzelsteller, *AFZ Der Wald* 20 (1998) 1263–1264.