

SOMMAIRE

RÉSUMÉ.....	2
ABSTRACT.....	3
REMERCIEMENTS.....	4
STRUCTURES D'ACCUEILS ET PARTENAIRES.....	6
 SECTION I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	8
CHAPITRE I. CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE	10
CHAPITRE II. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE	20
 SECTION II. ÉTAT DES CONNAISSANCES ET RÉPARTITION DE L'ESPÈCE	32
 SECTION III. MÉTHODES POUR LE SUIVI DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	72
CHAPITRE I. UTILISATION DU PIÈGE À EMERGENCE POUR LE SUIVI DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	74
CHAPITRE II. INDICATEURS DE PRÉSENCE D'UN COLÉOPTÈRE MENACÉ EN EUROPE, <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	90
 SECTION IV. <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i> , SON HABITAT ET LES ESPÈCES ASSOCIÉES	110
 SECTION V. RÉFLEXION SUR LE FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	154
CHAPITRE I. ÉTUDE DU COMPORTEMENT DE DISPERSION : TAILLE DES POPULATIONS ET SEX-RATIO.....	156
CHAPITRE II. MESURE DE LA DISPERSION : ÉTAT DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES.....	168
 SECTION VI. RÉFLEXION POUR LA CONSERVATION DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	180
CHAPITRE I. LE CAS DE LA FORÊT DE GRÉSIGNE.....	182
CHAPITRE II. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES POUR LA CONSERVATION DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	214
 BIBLIOGRAPHIE	225
SUPPLÉMENT	243
TABLE DES MATIÈRES	255

Section I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Chapitre I. CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE

1. INTRODUCTION

Le taupin violacé - *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821) - est une espèce cavicole (*i.e.* dépendante des cavités d'arbres) endémique d'Europe, « en danger¹ » d'extinction (Nieto & Alexander, 2010), relique des espaces forestiers matures (Müller *et al.*, 2005) et indicatrice de la qualité biologique des forêts françaises (Brustel, 2001a). Il est considéré à ce titre d'espèce « d'intérêt communautaire » par la directive « Habitats² ». Les États membres ont donc pour obligation d'assurer le maintien et la préservation de « l'état de conservation » de ses populations (Ostermann, 1998). Son intégration au sein des politiques de conservation européennes traduit son intérêt en tant que représentant de la « biodiversité » des forêts européennes.

La « biodiversité » est une problématique environnementale majeure au sein de nos sociétés (Wilson, 2000). Contraction³ évoquant la notion de « diversité biologique », les enjeux liés à sa préservation émergent au cours des années 1980 (Wilson, 1988) et sont mis en exergue sur la scène internationale en 1992 par l'adoption de la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) lors du Sommet de la Terre à Rio. Depuis, son importance dans les débats et les politiques de gestion des milieux naturels n'a cessé de s'accroître (Barbault *et al.*, 2004).

La biodiversité fascine car elle intègre la diversité vivante du monde qui nous entoure (diversité écosystémique, taxonomique, génétique) (Wilson, 1988). Son rôle dans le fonctionnement des écosystèmes, les biens et services écologiques qu'elle fournit, lui attribue une valeur fonctionnelle et économique (Nijkamp *et al.*, 2008; Pearce & Moran, 1994). Wilson (2000) nous rappelle que « *les arguments moraux sont le fondement de la vie sociale des humains* ». La biodiversité présente aussi une valeur patrimoniale dont dépend en particulier la conservation des espèces rares et menacées d'extinction sans pour autant négliger la biodiversité « ordinaire ».

En Europe, les enjeux de préservation de la biodiversité sont indissociables de la forêt. Écosystème naturellement présent sur la majorité du territoire européen (Halkka & Lappalainen, 2001), le développement des activités humaines (*e.g.* agriculture, sylviculture, urbanisation) a considérablement affecté sa distribution et son fonctionnement écosystémique (Bengtsson *et al.*, 2000). Ces modifications ont entraîné le déclin de nombreuses espèces, particulièrement celles dépendantes du bois mort et des arbres à cavité tel que *Limoniscus violaceus* (Vallauri, 2005).

Cette section introductive résume ainsi dans un premier temps les enjeux liés à la conservation du bois mort et des cavités d'arbre pour la biodiversité. Dans un second temps, les implications de la démarche Natura 2000 dont dépend *Limoniscus violaceus* sont rappelées. La biologie de la conservation ne peut en effet pas s'affranchir de la prise en considération du contexte dans lequel elle vise à s'appliquer. Les informations énoncées conduisent à l'élaboration des objectifs de cette thèse.

¹ Selon les critères de l'International Union for Nature Conservation (IUCN).

² Directive européenne 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992, Annexe II.

³ Créer en 1985 par Walter G Rosen lors de la préparation du « *National Forum on Biological Diversity* ».

2. CAVITÉS D'ARBRES ET BIODIVERSITÉ, ENJEUX POUR LA PRÉSERVATION DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

2.1 BOIS MORT ET À CAVITÉ POUR DES FORETS VIVANTES

Le bois mort et les arbres à cavité sont encore perçus comme des éléments néfastes par certains usagers des milieux forestiers. Pour le sylviculteur, l'arbre mort et ses habitats associés furent longtemps synonymes de sources de ravageurs. Ils sont également perçus comme un facteur de risque, lié à la chute de branche ou à l'effondrement d'un arbre (Bouget, 2009). Certains des usagers qui tirent bénéfice de la forêt ne sont pas les seuls à percevoir négativement la présence de bois mort. Une enquête réalisée auprès des utilisateurs des services récréatifs fournis par la forêt (e.g. promeneurs) indique une perception négative du bois mort chez plus de 50 % des Français (Dobré *et al.*, 2006). Ces considérations sont d'ordre esthétique et renvoient à l'idée qu'une forêt entretenue et en pleine santé est une forêt « propre ». Les propagandes telles que « Pour nous, nettoyer la forêt, c'est créer de l'électricité et de la chaleur⁴ » produites par certaines sociétés développant la filière bois-énergie ne sont pas sans conséquence sur la perception générale du bois mort (considéré ici comme un déchet), d'autant plus que la filière bois-énergie constitue un enjeu de « développement durable » perçu favorablement par l'opinion publique.

Le bois mort assure pourtant de nombreux rôles fonctionnels au sein de l'écosystème forestier dont par exemple le maintien de la productivité ou en favorisant la régénération naturelle des arbres (Harmon *et al.*, 1986; Otto, 1998).

Bouget *et al.* (2005) concluent que le bois mort est devenu un enjeu de gestion majeur, pour la conservation d'une biodiversité originale et pour la protection de la santé des peuplements face aux ravageurs potentiels. Il constitue en effet un habitat ou une ressource indispensable pour une grande partie des espèces forestières, dont de nombreux prédateurs (Bobiec *et al.*, 2005; Larrieu & Gonin, 2008).

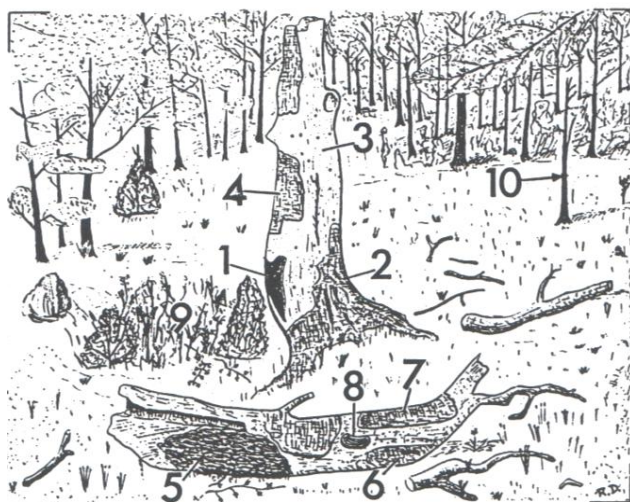


Figure 1: Diversité d'habitats liés bois mort et espèces associées dans un peuplement mature d'après Dajoz (1974)

1 : Cavité remplie de terreau (e.g. *Osmoderma eremita*, *Dryocopus martius*); 2 : Écorce encore adhérente (e.g. *Chrysobothris affinis*); 3 : Bois mort debout (e.g. *Rosalia alpina*); 4 : Écorce déhissante (e.g. *Helops coeruleus*); 5 : Bois très décomposé (e.g. *Ampedus sp.*); 6 : Écorce ombragée (e.g. *Pyrochroa sp.*); 7 : Écorce ensoleillée (e.g. *Melanotus sp.*); 8 : Amadouvier (e.g. *Bolitophagus sp.*); 9 fourré; 10 jeune arbre mort sec (e.g. *Anobiidae*)

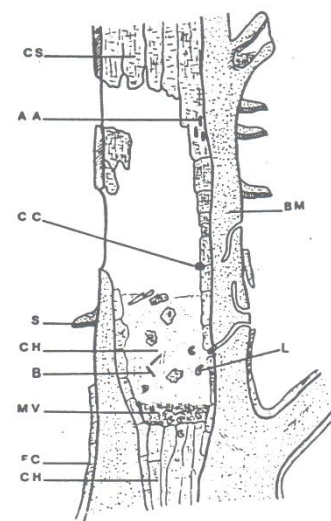
⁴ VEOLIA ENERGIE – DALKIA, communication du 1er Octobre 2010.

On estime ainsi que plus d'un quart des espèces vivant en forêt est plus ou moins directement dépendant de la présence de bois mort ou de cavités d'arbres (Stokland *et al.*, 2004; Vallauri, 2005). Ces espèces sont dites saproxyliques - *i.e.* espèces qui dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts – debout ou à terre- ou de champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques - (Speight, 1989). Elles regroupent une diversité d'espèces au sein d'une variété de taxons qui s'explique notamment par la diversité d'habitats considérés (*e.g.* Figure 1) et la complexité des réseaux trophiques associés (Müller & Bütler, 2010; Vallauri, 2005). Ces espèces présentent des exigences écologiques plus ou moins restreintes selon l'échelle à laquelle les habitats liés au bois mort sont considérés (Brustel, 2001a). Un arbre mort ou moribond est ainsi porteur d'une multitude de micro-habitats et donc de faunes associées (Bouget *et al.*, 2005; Larrieu & Gonin, 2008; Speight, 1989; Winter & Möller, 2008). L'intérêt reconnu du bois mort pour la biodiversité (Müller & Bütler, 2010) a entraîné son intégration parmi les indicateurs de biodiversité pour la gestion durable des forêts (MCPFE, 2003).

2.2 LES CAVITÉS D'ARBRES ET LE BOIS MORT

Les cavités d'arbres constituent une ressource liée au bois mort particulièrement intéressante pour la biodiversité, dont dépendent plusieurs espèces rares et menacées en Europe (Brustel, 2001a; Nieto & Alexander, 2010; Ranius, 2002c; Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010). De la même manière qu'un arbre mort ou mourant, les cavités d'arbres sont caractérisées par la multitude de micro-habitats, plus ou moins « cryptiques », qui les composent selon l'échelle d'analyse (Figure 2). Par exemple, une cavité constituant un habitat pour un Lynx ibérique (*Lynx pardinus*) cherchant à mettre bas (Fernández & Palomares, 2000) proposera en revanche une multitude de micro-habitats à l'échelle d'une entomocénose (Brustel, 2001a; Kelner-Pillault, 1967).

Figure 2: Diversité de micro-habitats liés au bois mort et espèces associées dans une cavité de chêne en forêt de Fontainebleau d'après Iablokoff (1943) : CS : Carie rouge sèche (*e.g.* *Lacon querceus*); A.A. : *Ampedus aurilegulus* en loge; CC : Coques de cétoines; S : Carpophores (*e.g.* *Bolitopphagus*); CH : Carie rouge humide (*e.g.* *Ampedus nigerrimus*); B : *Brachygonus megerlei*; MV : Terreau (masse visqueuse; *e.g.* cétoines); EC : Écorce (*e.g.* Anobiidae); BM : Bois mort. (*e.g.* Cerambycidae)



Leur genèse résulte des processus de saproxylation qui entraînent la transformation du bois en terreau. Aussi, les cavités d'arbres sont indissociables d'une faune saproxylique diversifiée et spécialisée dans la dégradation d'une variété de types de bois mort (Brustel, 2001a).

Elles sont généralement initiées par un accident (*e.g.* blessure, chute d'une charpentièrre) ou le dépérissement de l'arbre (Carey, 1983; Carey & Healy, 1981). L'affaiblissement local du bois prédispose l'action des organismes xylophages, comme les champignons lignicoles par exemple, qui commencent le processus de saproxylation. La modification structurale et chimique de la ressource (Bobiec *et al.*, 2005) induite par leur action permet l'arrivée de cortèges d'organismes xylophages secondaires (*e.g.* *Cerambyx cerdo*) puis saproxylophages (*e.g.* *Lucanus cervus*). Les champignons lignicoles intervenus au début du processus de saproxylation constitueront à leur tour une ressource

trophique pour les organismes xylomycophages (Jonsell *et al.*, 1999). L'activité de l'ensemble de ces organismes va contribuer à augmenter la diversité de niches écologiques et les relations interspécifiques comme la compétition ou la prédation - certains insectes sont ainsi considérés saproxyliques car ils sont prédateurs spécialisés d'une espèce xylo ou saproxylophage (*e.g. Megapenthes lugens*). La dégradation de la ressource en bois, sous l'action de l'activité biologique constitutive de la cavigenèse, entraîne la formation d'un terreau composé de restes de bois mort et de matière organique animale (*e.g.* déjections, cadavres). La fin de vie d'une cavité de tronc correspond généralement à l'effondrement de l'arbre. La cavité est parfois la cause de la rupture (Mattheck *et al.*, 2006). Toutefois, il est important de noter que dans certains cas, les arbres à cavités ont une résistance plus élevée aux perturbations exceptionnelles telles qu'une tempête et en ce sens, ils ne constituent pas un risque systématique pour la sécurité (Mattheck *et al.*, 1994).

La description ci-dessus fixe un cadre général sur la formation des cavités. La diversité des facteurs qui y contribue résulte d'une multitude de trajectoires (ou scénarios) qui conduisent une cavité à se former puis s'évider (Brustel, 2001a; Carey, 1983; Carey & Healy, 1981; Hatsch *et al.*, 1999; Jansson & Antonsson, 2003; Kelner-Pillault, 1967). Ces trajectoires sont intimement liées à l'histoire de la dégradation du bois. Une cavité en cours d'excavation par un oiseau cavicole primaire (*e.g.* pic) aura des caractéristiques différentes d'une cavité en cours d'évidement sous l'action d'un champignon lignicole (*e.g. Laetiporus sulphureus*). Ces deux cavités posséderont des biocénoses différentes mais dont l'action conduit à la formation d'une cavité totalement évidée remplie de terreau, caractérisé par une faune spécialisée. Ainsi, la diversité de processus potentiels qui interviennent au cours de la cavigenèse implique une variété de trajectoires dont l'aboutissement est relativement homogène (*e.g.* Ducasse & Brustel, 2008).

2.3 LES CAVITÉS D'ARBRES ET LA GESTION DES MILIEUX BOISÉS

Les cavités d'arbres sont une des caractéristiques clés des écosystèmes forestiers naturels (Vallauri, 2005). Liées à la présence de vieux arbres (Ranius *et al.*, 2009b), elles ont pourtant disparu de la majorité des espaces forestiers (Fan *et al.*, 2003; Kirby & Watkins, 1998; Lindenmayer *et al.*, 1993; Nilsson, 1997).

Exempt de toute activité anthropique, les cavités commencent à se former principalement au cours de la phase de maturité et de sénescence de l'arbre. Le principe fondamental de toute sylviculture, dont l'objet est la vente de bois, est d'exploiter les arbres à un optimum économique défini en relation avec les objectifs de production. Dans le cadre d'une production de bois d'œuvre de qualité, cet optimum se situe vers la phase de ralentissement de croissance des arbres et avant que la qualité du bois ne soit altérée. Ainsi, près des deux-tiers du cycle sylvigénétique est tronqué dans ce système réduisant considérablement toute opportunité de création naturelle des cavités (Ducasse & Brustel, 2008).

La sylviculture, par rajeunissement de l'âge des arbres, réduit la densité de cavités présentes au sein d'un peuplement (Temesgen *et al.*, 2008; Winter & Möller, 2008). Elle favorise pour autant l'apparition de nécroses par blessures mécaniques (Carey, 1983; Carey & Healy, 1981; Fox *et al.*, 2008) ou chimiques (Carey, 1983). De même, la pratique du taillis durant plusieurs générations puis sa conversion en futaie sur souche favorise la densité d'arbres à cavité « basses » (Brustel, 2001a). Les individus blessés ou creux représentant un faible intérêt économique dans un système productif

sont cependant rapidement éliminés au cours des phases d'éclaircies (Fan *et al.*, 2004; Healy *et al.*, 1989; Temesgen *et al.*, 2008).

Ainsi, l'arbre à cavité doit aujourd'hui son salut en partie aux activités agricoles qui ont traditionnellement conservé des vieux arbres pour le pâturage ou pour la production de bois de chauffage régulière. L'entretien de ces arbres par la coupe répétée de branches (*e.g.* têtard, émonde) a favorisé l'apparition de nécroses qui ont évolué en cavités. De plus, l'entretien des branches mortes et des grosses charpentières, associé à la faible compétition entre individus qui caractérise les espaces boisés en milieu agricole, permet d'augmenter la longévité des arbres pouvant alors perdurer durant plusieurs centaines d'années. La conjonction des facteurs « blessures » - « arbres multi-centenaires » a conduit ces arbres, témoins d'une ancienne époque forestière pour certains d'entre eux, à devenir des « hauts-lieux » pour la conservation de la faune cavicole. Aujourd'hui, les modifications de pratiques agricoles conduisent à l'élimination de nombre de ces arbres (Vignon, 2006).

2.4 LES CAVITÉS D'ARBRES ET LEUR FAUNE ASSOCIÉE

Le processus de formation d'une cavité fait intervenir une multitude d'espèces saproxyliques plus ou moins spécialisés. Les organismes associés aux cavités sont dit « cavicoles » (à ne pas confondre avec les organismes cavernicoles qui vivent dans les cavernes). On distinguera les cavités dites « hautes » - lesquelles définissent les cavités de tronc ou de branche qui ne sont pas en relation avec le sol – des cavités dites « basses » définies ici comme les cavités de pied de tronc dont le terreau est en relation avec le sol et l'ouverture est située en dessous de 1,30 mètres de hauteur. La différenciation n'est pas négligeable puisque les deux types de cavités hébergent une faune spécialisée différente. Ainsi, certaines espèces de mammifères se développent préférentiellement dans les cavités hautes, comme par exemple les chiroptères, alors que d'autres telles que les musaraignes recherchent les cavités basses (Tillon, 2005). Les oiseaux cavicoles en revanche se trouvent rarement dans les cavités basses (Blondel, 2005) mais certains non cavicoles comme *Troglodytes troglodytes* peuvent les utiliser pour faire leur nid (Larrieu, *com. pers.*). Parmi la diversité d'espèces cavicoles recensées, les coléoptères constituent un taxon prédominant au sein des cavités d'arbres (Dajoz, 1974). Deux familles de coléoptères se distinguent notamment par la valeur patrimoniale de nombreuses espèces cavicoles qui les composent : les *Cetoniidae* et les *Elateridae* (Brustel, 2001a).

Deux cortèges principaux sont emblématiques selon la position de la cavité sur un arbre :

- Les cavités hautes ont pour représentant emblématique le Pique-Prune (*Osmoderma eremita*). Elles arborent une faune riche et remarquable largement étudiée (*e.g.* Jansson, 2009; Ranius, 2002c; Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010) composée entre autres d'*Elater ferrugineus* et de *Tenebrio opacus*.
- Les cavités basses ont pour représentant emblématique le taupin violacé (*Limoniscus violaceus*). Elles sont particulièrement intéressantes pour un cortège d'élatéridés remarquables, composé entre autres d'*Ischnodes sanguinicollis*, de *Cardiophorus gramineus* et de *Podeonius acuticornis* (Brustel, 2001a; Iablokoff, 1943).

L'originalité de la faune associée aux cavités d'arbres est liée à la conjonction de facteurs trophiques et micro-climatiques. Ainsi, les espèces les plus exigeantes sont liées à l'accumulation de terreau - telles que *Osmoderma eremita* ou *Limoniscus violaceus* - ou à la présence d'une espèce dépendante de terreau (e.g. *Elater ferrugineus* prédatrice de *O. eremita*). Ces espèces profitent des conditions micro-climatiques stables offertes par les cavités (Kelner-Pillault, 1967; Sedgeley, 2001) qui conditionnent la capacité de survie de nombreuses d'entre elles, notamment au cours de l'hiver (Leather *et al.*, 1993). Dans le cas de *Limoniscus violaceus* par exemple, la nymphose a lieu au début de l'automne. Les imagos passent alors l'hiver dans le terreau de la cavité, à l'abri du gel, en attendant le début du printemps pour émerger.

3. NATURA 2000 ET *LIMONISCUS VIOLACEUS*

3.1 UNE DÉMARCHE POUR LA PRÉSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ REMARQUABLE

La Convention sur la Diversité Biologique (CDB), traité international adopté lors du « Sommet de la Terre⁵ » en 1992 à Rio de Janeiro, est le fondement majeur de la politique de conservation telle que nous la connaissons aujourd'hui en Europe et en France. Elle poursuit trois objectifs principaux : « *la conservation de la diversité biologique* » (ou biodiversité) ; « *l'utilisation durable de ses éléments* » ; et « *le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques* ».

En Europe, l'application de ce traité s'est traduite, entre autres, par la mise en place d'un réseau écologique paneuropéen nommé « Natura 2000 ». Contrairement à d'autres stratégies (e.g. « Stratégie paneuropéenne pour la protection de la diversité biologique et des paysages⁶ », « Indicateurs paneuropéens améliorés pour une gestion forestière durable⁷ »), le réseau Natura 2000, vise à préserver les sites naturels remarquables désignés en tant que « *site d'importance communautaire* » puis « *zone spéciale de conservation* ».

Les modalités concernant la constitution de ce réseau sont décrites au sein de deux directives : la directive « Habitats » et la directive « Oiseaux⁸ ». La directive « Habitats⁹ » adoptée en 1992 a pour objectif de favoriser la biodiversité par « *le maintien ou le rétablissement, dans un état de conservation favorable, des habitats naturels et des espèces de faune et de flore sauvages d'intérêt communautaire* » tout en tenant compte « *des exigences économiques, sociales et culturelles, ainsi que des particularités régionales et locales* ». Elle définit une liste d'habitats naturels (Annexe I) et d'espèces (Annexes II et IV) d'intérêt communautaire « *dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation* ».

⁵ Conférence des Nations-Unies sur l'environnement et le développement.

⁶ Adoptée lors de la troisième conférence ministérielle "Un environnement pour l'Europe" (Sofia, 1995).

⁷ Adoptées lors de la quatrième conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe (Vienne, 2003).

⁸ Spécifiques aux problématiques concernant les oiseaux, elle n'est pas développée ici.

⁹ Directive 92/43/CEE.

Les espèces d'intérêt communautaire sont définies comme les espèces qui sur le territoire visé sont :

- « en danger, exceptées celles dont l'aire de répartition naturelle s'étend de manière marginale sur ce territoire et qui ne sont ni en danger ni vulnérables dans l'aire du paléarctique occidental ;
ou
- vulnérables, c'est-à-dire dont le passage dans la catégorie des espèces en danger est jugé probable dans un avenir proche en cas de persistance des facteurs qui sont cause de la menace ;
ou
- rares, c'est-à-dire dont les populations sont de petite taille et qui, bien qu'elles ne soient pas actuellement en danger ou vulnérables, risquent de le devenir. Ces espèces sont localisées dans des aires géographiques restreintes ou éparpillées sur une plus vaste superficie ;
ou
- endémiques et requièrent une attention particulière en raison de la spécificité de leur habitat et/ou des incidences potentielles de leur exploitation sur leur état de conservation ».

Notons que la démarche est participative, ce qui a conduit à de nombreuses difficultés lors de la constitution du réseau (Grodzinska-Jurczak & Cent, 2010; Hiedanpaa, 2002; Keulartz, 2009; Oikonomou *et al.*, 2011; Rémy, 2001).

La poursuite des objectifs de cette directive est garantie par le ministère en charge de l'environnement. A ce titre, les États membres - lesquels ont obligation de garantir l'état de conservation favorable (Ostermann, 1998) - sont évalués tous les 6 ans par la Commission européenne. En France, les mesures permettant d'atteindre ces objectifs sont prises dans le cadre de « contrats » ou de « chartes Natura 2000 ». Le document d'objectifs, rédigé pour chaque site est au cœur de ce dispositif. Il définit les orientations et les mesures de gestion et de conservation des habitats et des espèces, les modalités de leur mise en œuvre et les dispositions financières d'accompagnement.

Le dispositif étant contractuel, il revêt un caractère juridique dans lequel chaque partie s'engage pour le maintien ou le rétablissement de l'état de conservation des habitats et/ou des espèces d'intérêt communautaire présents sur le site, et dont les mesures de financement dépendent (e.g. mesure d'accompagnement ; l'exonération de la taxe foncière). L'application au sein du Code de l'Environnement français (Article L. 414-1 – V) indique que les zones spéciales de conservation « ne conduisent pas à interdire les activités humaines dès lors qu'elles n'ont pas d'effets significatifs sur le maintien ou le rétablissement dans un état de conservation favorable de ces habitats naturels et de ces espèces ». Les programmes ou projets de travaux, d'ouvrage ou d'aménagement au sein de la zone doivent ainsi être soumis à une « étude d'incidence ».

« L'état de conservation » est au centre de la procédure d'évaluation permettant d'assurer le bon respect des engagements établis et la possibilité de réaliser des aménagements sur un site « Natura 2000 ». Il est défini au titre de la directive « Habitats » comme « l'effet de l'ensemble des influences qui, agissant sur l'espèce, peuvent affecter à long terme la répartition et l'importance de ses populations sur le territoire ».

3.2 ÉTAT DE CONSERVATION, IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES

Selon la directive « Habitats », « l'état de conservation » sera considéré comme « favorable », lorsque :

- « les données relatives à la dynamique de la population de l'espèce en question indiquent que cette espèce continue et est susceptible de continuer à long terme à constituer un élément viable des habitats naturels auxquels elle appartient ;
et
- l'aire de répartition naturelle de l'espèce ne diminue ni ne risque de diminuer dans un avenir prévisible ;
et
- il existe et il continuera probablement d'exister un habitat suffisamment étendu pour que ses populations se maintiennent à long terme ».

L'évaluation de cet « état de conservation » est au cœur de la problématique d'application des principes de la politique Natura 2000.

Les espèces concernées par ce dispositif sont pour la plupart rares. Elles nécessitent donc une attention particulière et des mesures de gestion adaptées aux traits qui les caractérisent (Raphael *et al.*, 2007). L'évaluation de leur état de conservation implique, au sein d'un site, de connaître la répartition des habitats d'espèces, leur pérennité, les facteurs responsables de leur création pour assurer un continuum écologique spatio-temporellement viable, la distribution des populations au sein de ces habitats, le bon fonctionnement des échanges entre populations ... Ces connaissances font appel à un large champ de compétences méthodologiques (*e.g.* biologie des populations, biogéographie, génétique, sciences sociales, science de l'environnement ...) que constitue la biologie de la conservation (Soulé, 1985).

La biologie et l'écologie de ces espèces sont pourtant encore souvent méconnues. Les difficultés rencontrées pour détecter une espèce rare conduisent en premier lieu à une méconnaissance de leur distribution géographique (Le Lay *et al.*, 2010). Les faibles effectifs qui caractérisent la plupart d'entre elles ajoutent à cela une difficulté supplémentaire dans la réalisation d'études liées à leur écologie (Loehle, 2011).

Dans le cas des organismes saproxyliques, 10 espèces de coléoptères sont concernées par la directive « Habitats » en France: *Cerambyx cerdo*, *Cucujus cinnaberinus*¹⁰, *Limoniscus violaceus*, *Lucanus cervus*, *Osmoderma eremita*, *Phryganophilus ruficollis*, *Rhysodes sulcatus*, *Rosalia alpina*, *Stephanopachys linearis* et *Stephanopachys substriatus*.

L'intégration au sein de la directive fait débat pour certaines d'entre elles (*Cerambyx cerdo*, *Lucanus cervus*) dont la présence n'est pas le reflet d'une valeur patrimoniale supérieure dans certaines zones de leur aire de répartition (Brustel, 2001a) ; - notons le cas contraire pour certaines zones « Hot-spot » de biodiversité au sein desquelles la portée d'action du réseau Natura 2000 semble insuffisante (Dimitrakopoulos *et al.*, 2004; Maiorano *et al.*, 2007)-.

¹⁰ Présence non confirmée en France

A l'inverse, la connaissance même de la distribution de certaines espèces d'intérêt communautaire est très fragmentaire. Pour exemple, la présence de *Phryganophilus ruficollis* est actuellement connue d'une unique localité en France (Houlbert & Barthe, 1935).

Ainsi, seules quelques unes des espèces de coléoptères saproxyliques d'intérêt communautaire présentes en France ont fait l'objet d'étude visant à caractériser leurs habitats et/ou leurs populations en Europe. Ces études se concentrent majoritairement sur les espèces de plus grande taille: *Cerambyx cerdo* (e.g. Buse et al., 2008; Buse et al., 2007), *Lucanus cervus* (e.g. Rink & Sinsch, 2007; Thomaes et al., 2008), *Osmoderma eremita* (e.g. Dubois, 2009; Ranius et al., 2005), *Rosalia alpina* (e.g. Cizek et al., 2009).

3.3 LIMONISCUS VIOLACEUS, UNE ESPÈCE POURTANT MÉCONNUE

Malgré son intégration en Annexe II de la directive « Habitats », l'étude de *Limoniscus violaceus* n'a pas suscité le même enthousiasme que chez son homologue représentant des cavités hautes : *Osmoderma eremita*. Pour comparaison, une recherche au sein de la base d'articles scientifiques ISI Web of Knowledge (consulté le 24/03/2011) renvoie 44 références concernant *O. eremita* contre seulement 5 pour *Limoniscus violaceus* (dont seule une, issue de ce travail de thèse, résulte d'une expérimentation focalisée sur l'espèce). L'étude la plus complète concernant la description de son habitat a été fournie par Iablokoff en 1943. Notons également l'étude de Zach (2003) qui décrit les conditions de découverte de l'espèce dans 61 arbres parmi 1072 arbres à cavités prospectés.

L'un des principaux facteurs responsables de cette méconnaissance est la difficulté de détection de l'espèce. *Limoniscus violaceus* est une espèce de petite taille (environ 10 mm) qui ne laisse pas de traces - comme par exemple des crottes caractéristiques - de sa présence dans le terreau des cavités. Les méthodes de suivi classiques de la faune saproxylique, telles que le piège à interception ou le piège à bière par exemple, s'avèrent peu efficaces (cf. Section III). La majorité des données disponibles concerne ainsi la découverte de larves ou d'individus en loge durant les périodes hivernales (cf. Section II). De plus, les localités actuellement connues ont la plupart du temps été identifiées sur la base de quelques individus uniquement (voir un seul individu ou une seule larve) (cf. Section II). Les espèces cavicoles sont caractérisées par des mœurs « cryptiques » (Brustel, 2001a) - i.e. seuls quelques individus de la population quittent la cavité au cours de la saison (Larsson & Svensson, 2011) - L'étude de cette espèce « cryptique », à la fois rare par le nombre limité de localités recensées mais également par la faible abondance locale observée, représente ainsi un challenge contribuant certainement au peu d'études actuellement disponibles.

Au regard de son statut, seuls les anglais ont lancé une véritable démarche nationale de conservation envers *Limoniscus violaceus* (Alexander, 2009). En France, et à l'initiative d'acteurs locaux (naturalistes et forestiers), l'aménagement de la forêt de Grésigne a été adaptée afin d'intégrer les enjeux de préservation qui lui sont associés (Ducasse & Brustel, 2008). Ces démarches sont basées sur les connaissances d'expertises acquises par les entomologistes et les gestionnaires. Elles traduisent des spécificités locales qui limitent leur transférabilité. Aussi, les connaissances relatives à la distribution et à l'écologie de *Limoniscus violaceus* sont actuellement insuffisantes pour répondre aux objectifs fixés par la directive « Habitats ».

4. OBJECTIFS DE LA THÈSE

Le manque de connaissances concernant *Limoniscus violaceus* en France et en Europe est aujourd'hui problématique pour les gestionnaires de sites où l'espèce est présente et les experts naturalistes sollicités pour proposer des solutions de gestion intégrant les enjeux de conservation associés à l'espèce.

Ainsi, les objectifs poursuivis dans le cadre de ce travail de thèse sont :

- produire un état des connaissances relatives à l'espèce, notamment concernant sa distribution en France et à travers l'Europe,
- développer des outils méthodologiques pour le suivi de l'espèce dans les milieux forestiers,
- développer les connaissances fondamentales sur l'écologie de l'espèce pour l'élaboration de stratégies de gestion conservatoire.

Le manuscrit s'articule autour de 6 sections thématiques. La première section fixe les fondements de ce travail et les éléments de matériels et méthodes généraux. Les 5 sections suivantes présentent les résultats :

- **La Section II** dresse un bilan des connaissances disponibles à ce jour concernant l'espèce, détaille sa distribution à travers toute l'Europe et met en évidence certaines discordances au sein du réseau Natura 2000 concernant *Limoniscus violaceus*.
- **La section III** développe deux outils méthodologiques pour le suivi de l'espèce : une méthode directe, par piégeage (chapitre I) et une méthode basée sur l'élaboration d'indicateurs indirects d'un habitat favorable pour l'espèce (chapitre II).
- **La section IV** étudie les assemblages d'espèces afin de caractériser les enjeux de conservation associés à *Limoniscus violaceus*. Une méthodologie afin de hiérarchiser les priorités pour la découverte de nouveaux sites occupés par l'espèce est proposée.
- **La section V** propose une réflexion sur le fonctionnement des populations de *Limoniscus violaceus* et plus particulièrement concernant la taille des populations locales, le comportement de dispersion (Chapitre I) et les capacités de dispersion (Chapitre II).
- Le manuscrit se termine en **Section VI** par un retour d'expérience sur la mise en place d'une stratégie de gestion pour la conservation de *Limoniscus violaceus* en forêt de Grésigne (Chapitre I). Pour conclure, une synthèse et des perspectives sont énoncées dans le cadre d'une réflexion sur l'apport de nos travaux pour la conservation de l'espèce (Chapitre II).

Le travail développé dans ce manuscrit a pour première vocation le développement de connaissances issues d'une démarche scientifique objective et critique. Un élément essentiel, constitutif de chaque section, fut d'assurer la transférabilité de ces connaissances pour la gestion des milieux naturels.

Chapitre II. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE

Les analyses présentées dans ce travail de thèse s'appuient sur deux jeux de données principaux:

- Le premier jeu de données, nommé « émergence », a été acquis au sein de 5 sites d'études à travers la France (cf. 1. Présentation des sites d'études). Il est constitué d'un sous-jeu de données « espèces » contenant les résultats de piégeage par émergence de la faune de 223 cavités basses (cf. 3.1 Échantillonnage par émergence). Chaque cavité est préalablement décrite (sous-jeu de données « Env ») par un ensemble de variables mésologiques (cf. 2. Description de l'environnement de *Limoniscus violaceus*). Le protocole a été élaboré dans le cadre d'une étude s'intégrant aux actions du document d'objectifs (Natura 2000) de la forêt de Grésigne. Ce jeu de données est utilisé pour les sections III et IV.
- Le second jeu de données, nommé « cavité », a été acquis au cours de l'année 2009-2010 en forêt de Grésigne dans le cadre d'une étude s'intégrant aux actions du document d'objectifs (Natura 2000). L'objectif de l'étude était de comprendre la cinétique de formation des cavités basses au cours de l'évolution des peuplements de la forêt. Il est décrit dans le chapitre dédié en Section V.

1. PRÉSENTATION DES SITES D'ÉTUDES

Cinq sites d'études, tous inclus au réseau Natura 2000, ont été choisis pour l'acquisition du jeu de données « émergence », en raison de la présence avérée ou suspectée de *Limoniscus violaceus* (Figure 1).

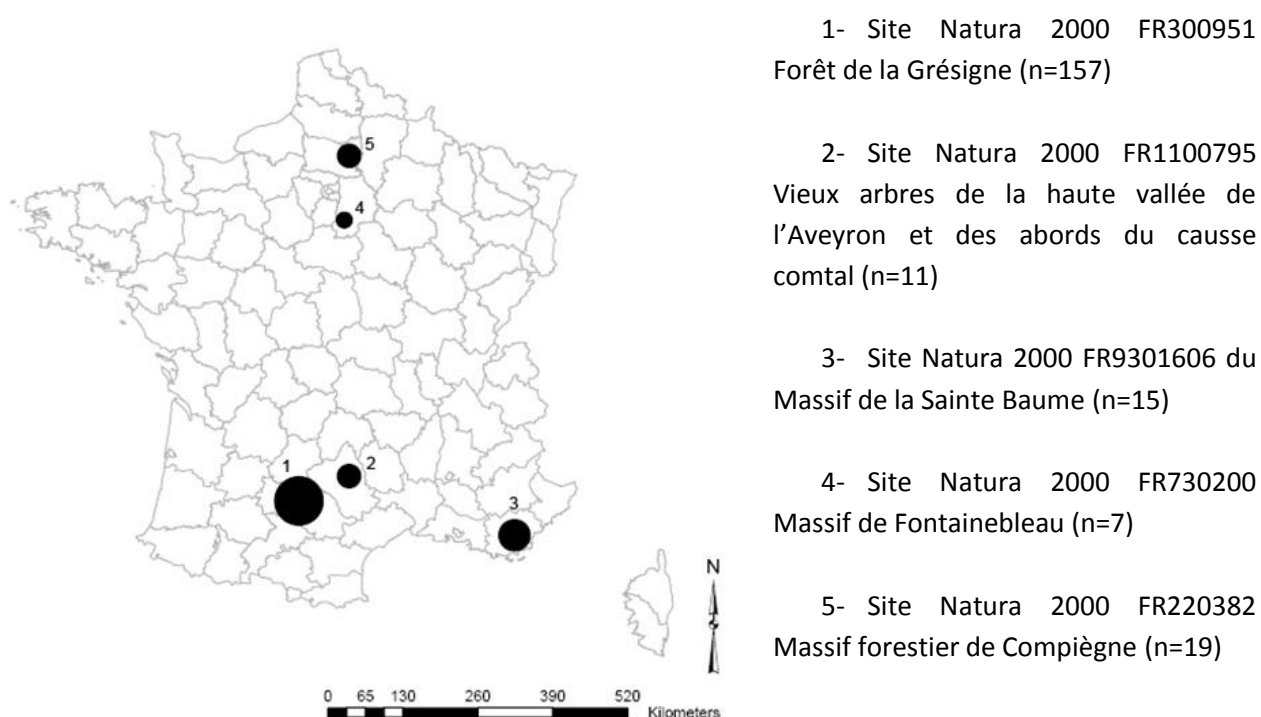


Figure 1: Sites d'études sélectionnés et effort d'échantillonnage associé.

1.1 FORÊT DE LA GRÉSIGNE

La forêt domaniale de Grésigne (Natura 2000 FR300951) est une ancienne forêt royale située en limite Nord Ouest du département du Tarn, en bordure des gorges de l'Aveyron. Répartie sur une surface de 3530 ha, elle représente la plus grande forêt de production de chênes sessiles dans le Sud Ouest de la France. Elle est principalement constituée par la chênaie-charmaie. Le climat est océanique de type aquitain avec toutefois des influences méditerranéennes (périodes de sécheresse) et continentales (gelées tardives certaines années)(Ducasse, 2004).

L'histoire de la forêt a été marquée par des phases sévères d'exploitation conduisant à des coupes rases d'environ 40 % de son manteau forestier au cours du XVII^{ème} siècle (Ducasse & Brustel, 2008). La forêt n'a toutefois jamais été défrichée en comparaison de ses environs qui étaient à l'état de terre agricole au cours de ces périodes.

D'un point de vue sylvicole, elle fut traitée en taillis (production de charbon de bois pour les maîtres verriers, bois d'usage) et taillis sous futaie (production de bois pour la marine) jusqu'en 1875, date à laquelle l'aménagement entreprend la conversion en futaie (Ducasse & Brustel, 2008).

Depuis, les peuplements sont traités en futaie dans un objectif de production de bois d'œuvre. Les plus vieux peuplements actuels sont donc des futaies sur souches. Brustel & Clary (2000) indiquent que ces derniers sont particulièrement propices à une faune saproxylique diversifiée. Le taillis induit de nombreuses nécroses aux pieds des arbres. Lors de la conversion en futaie, un ou deux rejets (baliveau) sont sélectionnés. Ils poussent alors sur une vieille souche à l'intérieur de laquelle les cavités ont déjà commencé à se former. Ce traitement a ainsi mené au maintien d'habitats favorables aux organismes saproxyliques dans un contexte d'exploitation forestière offrant un volume de bois mort au sol de seulement 4 m³ par hectare (Ducasse & Brustel, 2008).

La forêt est incluse au réseau Natura 2000 depuis 2005 en raison de son exceptionnelle richesse en coléoptères saproxyliques (O.N.F., 2005). La présence d'autres espèces remarquables parmi divers taxons comme par exemple l'écrevisse à pattes blanches traduit l'intérêt de la forêt pour la biodiversité.

L'importante richesse entomologique recensée (Brustel, 2001a, b, c; Brustel & Clary, 2000; Brustel & Rogé, 1998; Rabil, 1992, 1995), est représentée par *Limoniscus violaceus*, espèce emblématique du cortège d'espèces saproxyliques de la forêt. Son occurrence est actuellement répartie sur toute la surface de la forêt dans les parcelles de vieilles futaies issues de la conversion des anciens taillis (*obs. pers.*). Les mœurs cryptiques associées aux difficultés de détection de l'espèce ont cependant limité le nombre de cavités habitées découvertes par les entomologistes. Rabil (1992) décrivait ainsi *Limoniscus violaceus* comme sa « bête noire ».

Basé sur les connaissances des entomologistes, les échantillonnages de coléoptères saproxyliques ont été conduits en 2007 et 2008 au sein de 8 parcelles (parcelles 17-35-44-45-63-68-72-157) de la forêt dont certaines sont incluses en Réserve Biologique Domaniale (Dirigée et Intégrale).

1.2 VIEUX ARBRES DE LA HAUTE VALLÉE DE L'AVEYRON ET DES ABORDS DU CAUSSE

COMTAL

Les « vieux arbres de la haute vallée de l'Aveyron et des abords du causse comtal » (Natura 2000 FR1100795) est un site bocager de 1630 ha dont le climat est au carrefour d'influences océaniques, montagnardes et méditerranéennes. Il est situé en Aveyron, sur les communes de Bertholène, Bozouls, Laissac, Montrozier, Palmas et Sébazac-Concourès.

L'exceptionnelle coléoptérofaune saproxylique a motivé l'intégration du site au Réseau Natura 2000. Elle est composée de plusieurs espèces inscrites en Annexe II de la directive « Habitats » : *Osmoderma eremita*, *Limoniscus violaceus*, *Rosalia alpina*, *Lucanus cervus*, *Cerambyx cerdo*. Le site héberge par ailleurs la plus grosse population d'*Osmoderma eremita* connue en Midi-Pyrénées.

La découverte de *Limoniscus violaceus* date de 2003. Le 18 février, le cadavre d'un imago fut découvert dans la cavité basse d'un « très gros chêne pubescent têtard » sur le secteur des « Bourines » (Brustel *et al.*, 2004). En 2006, la présence d'*Osmoderma eremita* fut mise en exergue sur un nouveau site par V. Vignon dans le cadre d'une étude d'incidence liée à un projet de route nationale (RN88) dans le périmètre Natura 2000. L'étude des habitats en faveur d'*Osmoderma eremita* sur cette zone a conduit à l'identification de cavités potentiellement favorables pour *Limoniscus violaceus* (Brustel *et al.*, 2006). Les prospections associées à la mise en place de pièges à interception dans le cadre d'une étude comparative sur la faune saproxylique des vieux chênes en Europe et Turquie permirent en 2007 de détecter la présence de *Limoniscus violaceus* sur le site des « devèzes du Touriol » (Brustel *et al.*, 2009; Jansson *et al.*, 2010).

Les échantillonnages se sont déroulés au sein des deux zones du site où *Limoniscus violaceus* est actuellement connu : « la devèze du Touriol » et « les Bourines ». Contrairement aux massifs forestiers domaniaux, propriétés de l'état, ces secteurs sont des terrains privés employés pour l'élevage de bovins ou d'ovins. Ils sont caractérisés par la présence de vieux chênes têtards multi-centenaires utilisés traditionnellement pour l'affouragement, pour fournir régulièrement du bois de chauffe et pour produire de l'ombrage apprécié par les animaux en cas de forte chaleur. Ces secteurs non forestiers sont donc des pâtures extensives parsemées de vieux arbres parfois distants de plusieurs dizaines de mètres les uns des autres.

1.3 MASSIF DE LA SAINTE BAUME

Le Massif de la Sainte Baume (Natura 2000 FR9301606) se situe à une vingtaine de kilomètres du littoral à une altitude comprise entre 330 m et 1142 m. Il couvre une superficie de 2 142 hectares répartis sur cinq communes des Bouches-du-Rhône (2% de la surface du site) et du Var (98% de la surface du site). Le climat est de type méditerranéen montagnard. Il se traduit par une pluviosité plus importante que dans les vallées environnantes et des températures bien plus basses l'hiver. Le flanc Nord du massif a ainsi plus d'affinités avec la Haute-Provence préalpine qu'avec la Basse-Provence dans laquelle il se situe géographiquement (O.N.F., 2001).

La forêt domaniale du massif de la Sainte Baume s'ordonne globalement autour de 3 grands ensembles de végétation : la hêtraie localisée sur le versant Nord ; la chênaie pubescente sur le haut

du versant Nord et le plateau souvent associé au Pin sylvestre dans une race autochtone méditerranéenne ; la chânaie verte qui s'étend sur le versant Sud (O.N.F., 1992).

L'originalité forestière du massif est intimement liée aux volontés de préservation du site à travers le temps. Aussi loin que remonte la connaissance de son histoire, la forêt appartenait aux Dominicains du Prieuré de la Sainte Baume. A partir du XII^{ème} siècle, les compétitions entre Dominicains et Cassianites commencèrent à soumettre la forêt au « pillage ». Les Cassianites amenaient paître leur troupeau, pratiquaient des coupes et commençaient le défrichement de certains secteurs malgré les prohibitions royales et ecclésiastiques. Les différentes ordonnances royales jusqu'à la fin du XVIII^{ème} siècle renouvelaient la défense de chasser ou d'exploiter les lieux. Pour exemple, Charles IX en 1564 défendit ses capitaines de couper du bois pour faire des navires afin de laisser intacte la forêt pour « *la décoration du lieu où de toutes parts y abondent personnes* ». Ces traditions de conservation se perpétuèrent jusqu'en 1790. Les dégradations subies par le manteau forestier de l'époque concernaient principalement les parties Est et Ouest de la forêt les plus accessibles. Initiées à la révolution, des exploitations désordonnées et abusives (notamment concernant les chênes) conduisirent les pouvoirs publics à stopper toutes exploitations durant 20 ans. En 1958, la forêt fut qualifiée de miraculeusement conservée malgré les quelques phases d'exploitation décrites ci-dessus (Dugelay, 1958). Jusqu'en 1973, quelques exploitations d'arbres morts ou dépérissants s'opérèrent. Leur intensité s'avéra toutefois faible en comparaison de la situation forestière de l'époque. Depuis 1973, la forêt est placée en Réserve Biologique Dirigée dont les objectifs sont la protection de la flore, de la faune et des activités récréatives. Une exploitation excessive des vieux ifs est toutefois reportée. Témoin de cette histoire, un monastère perché à flanc de falaise héberge toujours une communauté de moines dominicains sur le site. Malgré les stigmates apparents de l'activité humaine, la Sainte Baume constitue aujourd'hui l'une des rares forêts françaises proposant des caractéristiques « sub-naturelles ».

La découverte de *Limoniscus violaceus* en forêt de Sainte Baume date du 22 mai 1939 (Condrillier, 1939-1940). Aucune autre donnée n'est alors décrite avant le début de notre étude. Au cours de prospections, un exemplaire aux abords d'une cavité de vieux chêne fut découvert à 17h43 le 2 juin 2008 (Brustel, Goux et Minetti, *obs. pers.*).

Les échantillonnages ont été conduits en 2008 au sein de la hêtraie, dans 4 parcelles de la forêt (parcelles 7 à 10).

1.4 MASSIF DE FONTAINEBLEAU

Le massif de Fontainebleau (Natura 2000 FR730200) est une forêt domaniale périurbaine située en région parisienne, principalement dans le département de la Seine et Marne. Il couvre une superficie de 32 000 ha dont 21 457 sont répartis sur trois forêts domaniales (Forêt de Fontainebleau, des Trois Pignons et de la Commanderie). Le climat est de type océanique séquanien, subissant des influences continentales et méridionales (DIREN Ile-de-France & O.N.F., 2007).

La forêt de Fontainebleau est une forêt qui évoque un « milieu naturel » pour de nombreux usagers. Pourtant, visitée par plus de 17 millions de personnes chaque année et traversée par de nombreuses routes surfréquentées, elle est l'une des forêts de plaine les plus exposées aux activités humaines (Arnould & Cieslak, 2004).

Son histoire est marquée par les activités de chasses seigneuriales initiées par le roi Robert II au cours du XI^{ème} siècle. Afin d'améliorer la pratique de la chasse, différentes mesures (e.g. ouverture de 1100 km d'allées forestières, empierrement de 80 km de route) affectant considérablement la consistance de la forêt furent conduites par les différentes souverainetés (jusqu'à Napoléon III). La forêt de Fontainebleau constitua un terrain de chasse privilégié pour les rois de France mais fournit également des « droits d'usages » (pâturage, exploitation de grès) pour les populations habitant à proximité et dont les stigmates sont toujours visibles de nos jours. Pour exemple, l'Acte de Réformation de 1664 autorisa le parcours pour 6 367 porcs et 10 381 bovins appartenant à 2 154 maisons dépendant de 17 communes riveraines (DIREN Ile-de-France & O.N.F., 2007).

L'exploitation parfois abusive des ressources de la forêt par certains souverains pour « regarnir la cassette royale » conduit François 1^{er} à éditer les premières mesures de protection pour réglementer les coupes et favoriser l'introduction du pin maritime en forêt. Sous l'impulsion de Colbert, Barillon d'Amoncourt divisa quelques décennies plus tard (en 1664) la forêt en parcelles et cantons exploités à rotation de 25 à 30 ans pour les coupes de chêne. Ces prescriptions furent cependant peu appliquées. A la seconde réformation de la forêt en 1716, M. de la Faluère (« Grand Maître des Eaux et Forêts ») établit ainsi une description alarmante et un état de ruine de la forêt (e.g. « 1 663 hectares de vides impropres au repeuplement », « 6 602 hectares de bois tant bien que mal plantés de toute nature et de tous âges »). Il entreprit alors des engrillagements d'arbres et des plantations à grande échelle pour reconstituer la forêt. Au XIX^{ème} siècle, les pins furent introduits pour boiser les terrains où les plantations de feuillus échouèrent (i.e. principalement les landes à bruyères). Le pâturage s'éteignait pendant que se développait un phénomène nouveau : le tourisme - création de sentiers de promenade en 1849 et arrivée du train à Fontainebleau (DIREN Ile-de-France & O.N.F., 2007). En ces temps, les peintres de Barbizon s'opposèrent aux coupes et aux plantations de résineux qui dégradaient les arbres remarquables et les paysages, sources de leur inspiration. En 1861, la première réserve naturelle au monde, nommée à l'époque « réserve artistique », fut constituée sur des considérations esthétiques. En 1953, le concept évolua en « réserve biologique » sur des objectifs scientifiques et de conservation plus affirmés. Le massif de Fontainebleau ne cessa depuis ce temps d'être un lieu d'accueil du public, conduisant certains « passionnés » à mener d'importantes protestations contre les pratiques forestières en place.

L'histoire de la forêt associée aux mouvements contestataires font de certains secteurs du massif de Fontainebleau des milieux forestiers particulièrement matures et propices à une biodiversité exceptionnelle. Cette richesse explique la diversité des statuts de protection associée à la forêt (« Réserve de Biosphère », « Natura 2000 », « Réserve biologique »). Le massif de Fontainebleau est ainsi reconnu comme l'une des forêts les plus riches en coléoptères recensés en Europe (Brustel, 2001a; Cantonnet *et al.*, 1997). Ce résultat est en grande partie lié à la présence des réserves biologiques (Bruneau de Miré, 2008), lesquelles sont représentatives de peuplements forestiers « sub-naturels » européens malgré les traces d'activités anthropiques apparentes (Mountford, 2002; von Oheimb *et al.*, 2007)

Deux secteurs d'études, situés en « Réserve Biologique Intégrale » et reconnus pour héberger *Limoniscus violaceus* ont été étudiés dans le cadre de ce travail : « Le Gros Fouteau et les hauteurs de la Solle » et « Le Chêne Brulé ». Le « Gros Fouteau et les hauteurs de la Solle » est visiblement un ancien secteur pâturé avec de vieux hêtres à cavités dans son noyau le plus ancien, enchevêtré entre les roches disposées sur un sol sablonneux. Il constitue l'un des secteurs les plus favorables pour

Limoniscus violaceus au sein de la forêt (Iablokoff, 1943). Le « Chêne Brulé » situé à proximité des gorges de Franchard est caractérisé par de vieux arbres de futaie laissés en libre évolution.

1.5 MASSIF FORESTIER DE COMPIÈGNE

Le massif forestier de Compiègne (Natura 2000 FR220382) se situe au Nord de Paris dans le département de l'Oise, à la confluence avec l'Aisne. Constitué principalement de hêtraie-chênaie, ce massif est marqué par une zone de 120 ha possédant des arbres et des hêtres pluricentennaires : les « Beaux Monts ». Ainsi, plus de 1000 chênes de plus de 400 ans, issus des plantations sous François 1^{er} et entreprises par les moines de l'abbaye de Saint-Corneille, seraient présents sur le site (DIREN Picardie, 2008). Les Beaux Monts se situent sur un dôme au carrefour de la vallée de l'Oise et de l'Aisne. Influencée par plusieurs domaines biogéographiques, l'ambiance climatique est principalement atlantique avec des influences continentales mais aussi submontagnardes et subméditerranéennes selon les expositions (François *et al.*, 2009).

La proximité de la forêt de Compiègne avec la capitale a fait d'elle un lieu privilégié pour les chasses royales depuis Clotaire 1^{er} au IV^{ème} siècle. François 1^{er} est le premier à la faire aménager, principalement pour la chasse. Louis XIV fera réaliser le grand octogone de 54 routes qui caractérise encore le parcellaire de la forêt. Le secteur des Beaux Monts qui concentre aujourd'hui les enjeux de conservation de la biodiversité est principalement connu pour l'allée qui le relie au château de Compiègne. Créée par Napoléon 1^{er} pour son épouse Marie-Louise, cette allée s'intégrait dans l'aménagement d'un parc royal.

Les activités royales font de la forêt de Compiègne un haut lieu touristique depuis plusieurs centaines d'années. Plus particulièrement, le site des « Beaux Monts » dont les aménagements témoignent des activités humaines, a été préservé des activités forestières d'exploitation, notamment concernant les vieux arbres épargnés pour la valeur esthétique qu'ils représentaient. A l'instar de Fontainebleau, ce site fut également classé en réserve artistique.

Son intégration au réseau Natura 2000 traduit l'exceptionnelle richesse faunistique et floristique qui la compose (François *et al.*, 2009). Cette dernière est caractérisée par des habitats de milieux forestiers « sub-naturels » (*e.g.* micro-habitats associés aux très vieux arbres) disparus de la plupart des forêts européennes de plaine, et ce, malgré une fréquentation très importante du site. Ainsi, un large cortège d'espèces saproxyliques composé de plusieurs espèces rares est aujourd'hui présent sur le site des Beaux Monts. Parmi elles, les coléoptères saproxyliques sont prédominants et notamment *Osmoderma eremita* et *Limoniscus violaceus*.

Le secteur des Beaux Monts constitue aussi une référence avec d'autres forêts telles que Fontainebleau ou la Sainte Baume pour l'étude des caractéristiques des « vieilles forêts » de plaine en France (François *et al.*, 2009).

Les échantillonnages ont été conduits en 2008 dans 4 parcelles de la forêt (parcelles 1520-1560-1570-1213) inclus dans le secteur des Beaux Monts.

2. DESCRIPTION DE L'ENVIRONNEMENT DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Le sous-jeu de données « Env » est constitué de 27 variables descriptives. Elles ont été relevées pour décrire les cavités étudiées et leur environnement, dans le cadre de l'acquisition du jeu de données « Émergence ».

2.1 A L'ÉCHELLE DU CONTEXTE PAYSAGER DE LA CAVITÉ :

Le contexte paysager de chaque cavité est caractérisé par :

- **le milieu** : Les milieux forestiers caractérisés par une couverture forestière continue sont distingués des milieux ouverts de pâture ;
- **la pente** (en %) ;
- **la distance à la cavité la plus proche (DistCav)** : elle traduit l'isolement de la cavité (Buse *et al.*, 2007). Elle est estimée au moyen de l'outil « calcul de distance » du logiciel ArcGis (ESRI, 1999-2006) après géo-référencement de toutes les cavités de la zone d'étude ;
- **la distance à la cavité habitée par *Limoniscus violaceus* la plus proche (DistNext)** : elle traduit l'isolement de la cavité (Buse *et al.*, 2007) avec une population de *Limoniscus violaceus*. Elle est estimée comme précédemment. Les cavités habitées par *Limoniscus violaceus* sont désignées selon les résultats de piégeage par émergence et ou prospection de terrain.

2.2 A L'ÉCHELLE DE L'ARBRE :

Chaque arbre est caractérisé par :

- **l'essence** : *Acer sp.*; *Carpinus sp.*; *Fagus sp.*; *Quercus sp.*; *Tilia sp.*; *Taxus sp.*
- **la vitalité de l'arbre (Vit)** : Un arbre est considéré vivant, dépérissant ou mort. Un arbre dépérissant est caractérisé par un houppier fortement affaibli (nombreuses branches mortes, descente de cime) mais toujours alimenté en sève (présence de bourgeons, de feuilles). Certaines zones de son écorce peuvent commencer à être déhissantes. Le houppier d'un arbre mort est en revanche dépourvu de feuille ou de bourgeon. Seules des branches mortes, dont l'écorce est déhissante ou absente sont présentes ;
- **la circonférence de l'arbre à une hauteur de 130 cm du sol (en cm) (Circ130)** : Mesure standard en sylviculture et en écologie forestière ;
- **la circonférence à 30 cm du sol (en cm) (Circ030)** : Elle caractérise la circonférence de la souche et non de l'arbre porté. La conversion d'anciens taillis en futaie sur souche favorise le développement des cavités. Elle se traduit par de vieilles souches porteuses d'un arbre jeune (Ducasse & Brustel, 2008). Les arbres ont ainsi une souche de large circonférence (*obs. pers.*) portant un arbre jeune de faible circonférence à 130 cm du sol (Ranius *et al.*, 2009a).

2.3 A L'ÉCHELLE DE LA CAVITÉ :

Les caractéristiques intrinsèques de chaque cavité sont évaluées par :

- Plusieurs mesures morpho-métriques :
 - **la hauteur à la base de la cavité (HtbCav)** : Elle correspond à la hauteur entre le sol et le point le plus bas de l'entrée de la cavité. Dans le cas d'une cavité dont l'ouverture est à ras de terre, elle équivaut à 0 ;
 - **les dimensions internes de la cavité (en cm)** : Largeur (Larg), profondeur (Prof) et hauteur (Haut) de la cavité ;
 - **la taille de l'entrée de la cavité (en cm²) (TailleEntr)** : Elle correspond à la surface cumulée de toutes les entrées d'une même cavité. Elle est estimée d'après les photos de chaque entrée avec l'outil « calcul d'aire » d'un logiciel destiné à la réalisation de Systèmes d'Informations Géographique (SIG) (ArcGis version 9). Sur chaque photo, une tare de 30 cm de hauteur est disposée afin de convertir les résultats en cm² :

$$Surface = \left(\frac{\sqrt{Surface_{(sig)} \times 30}}{longueur_{(sig)}} \right)^2$$

avec Surface_(sig): résultats de l'outil « calcul d'aire » et
longueur_(sig)= taille de la tare dans le logiciel de SIG

- Plusieurs variables qualitatives :
 - **la qualité du bois interne à la cavité (QualBois)** : Elle correspond au type de dégradation du bois majoritairement représenté. Le bois mort en cours de décomposition sous l'effet des champignons (carie) se présente sous deux formes principales : la carie rouge correspond à une dégradation de la cellulose et des hémicelluloses du bois ; la carie blanche correspond à une dégradation de la cellulose et des hémicelluloses ainsi que de la lignine du bois (Schwarze *et al.*, 2000). La différence structurelle de ces deux types de carie affecte la capacité d'accueil des espèces, certaines espèces étant spécialisées dans l'une ou l'autre des ressources (*e.g. Lacon querceus* dans la carie rouge)(Brustel, 2001a). La qualification « bois dur » est ajouté pour caractériser les cavités dont l'ensemble du bois carié le long des parois internes est décomposé ;
 - **l'ensoleillement (Ens) de la cavité** : Il traduit l'exposition de la cavité au soleil. Cinq degrés d'ensoleillement croissant sont considérés (Ranius & Nilsson, 1997) : NE=1; N ou E=2; NW ou SE=3; W ou S=4; SW=5 ;
 - **l'état d'avancement de la cavité (Avct)** (cf. 2.3.1) ;
 - **l'origine de la cavité (Orgn)** : Plusieurs facteurs peuvent initier la formation d'une cavité. Ici, sont distinguées les cavités résultantes d'une blessure d'origine anthropique (*e.g.* choc de débardage), les cavités issues de la conversion d'anciens taillis en futaie sur souche (Ducasse & Brustel, 2008), les cavités issues de la coupe, de la mort ou de l'effondrement d'un brin d'une cépée et les autres origines (*e.g.* croissance d'un champignon) ;

- **l'orientation vis-à-vis de la pente (OrPente)** : Les cavités basses sont situées à ras de terre. Afin de caractériser une éventuelle sensibilité aux eaux de ruissellement, les cavités face à la pente, dos à la pente et perpendiculaire à la pente sont distinguées ;
- **l'humidité du terreau (Hum)** : Elle est caractérisée « à la main » par toucher du terreau. Le terreau mouillé est imbibé d'eau. La main, à plat, s'enfonce aisément dedans. Sa texture est le plus souvent collante. Le terreau humide a une texture légèrement adhérente sous la paume de la main. La main, à plat, s'enfonce peu dedans. Le terreau sec est non adhérent. La main à plat ne s'enfonce pas dedans. Enfin, les cavités en eau sont les dendrotelmes ;
- **la présence de « rognons » (Rg) dans les couches superficielles du terreau** : Un « rognon » est défini comme une masse de terreau agglutiné compact (Iablokoff, 1943) ;
- **la présence de traces d'activité de vertébrés (vert)** (e.g. glands rongés, laisses) dans la cavité.
- **la présence de restes d'invertébrés (inv)** (e.g. crottes de cétoines, élytres) dans la cavité ;
- **la présence de débris végétaux dans la cavité (vgtx)** (e.g. accumulation de feuilles).

2.3.1 STADES D'AVANCEMENT DES CAVITÉS BASSES

Une typologie visant à retracer le processus d'évidement d'une cavité basse a été élaborée. Son fonctionnement est équivalent aux typologies décrivant les stades de décomposition du bois mort ou aux typologies élaborées pour la description des cavités généralement hautes (Brechtel, 1992; Jansson & Antonsson, 2003; Kelner-Pillault, 1967).

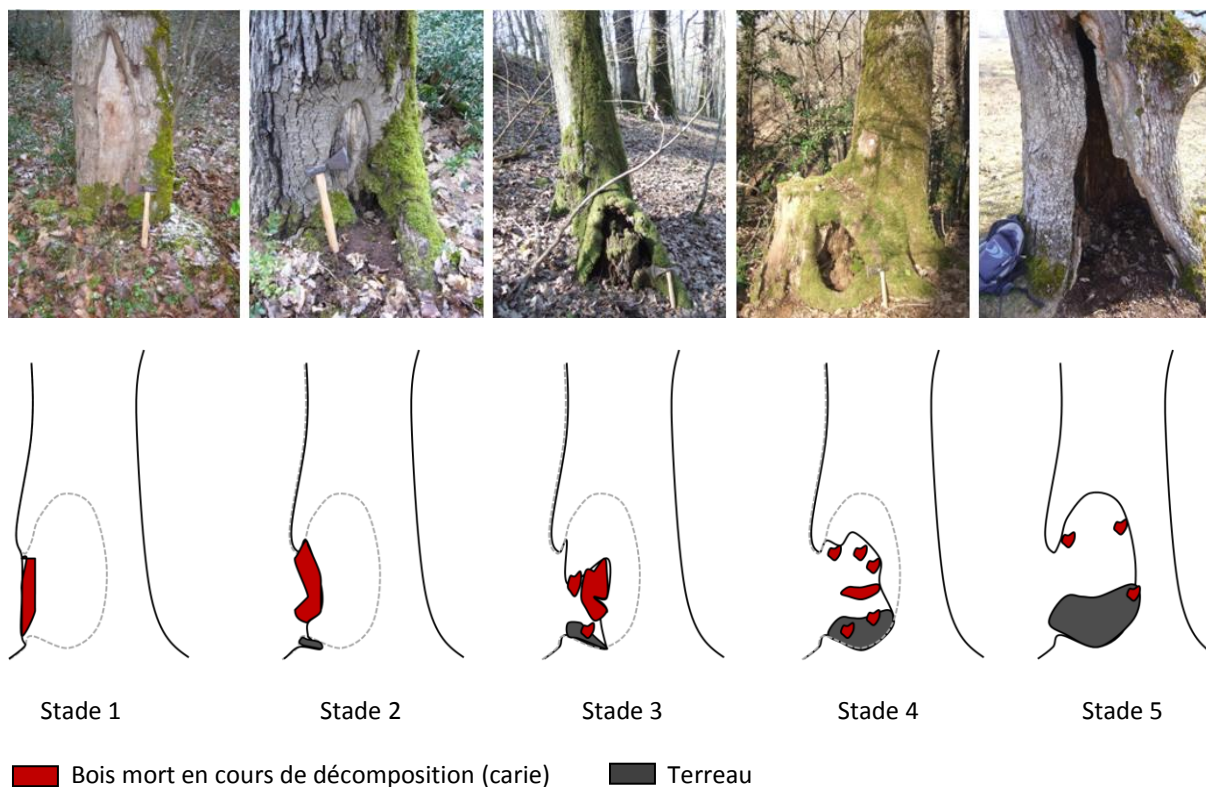


Figure 2 : Stades d'avancement au cours du processus de formation d'une cavité basse.

Cinq stades d'avancement ont été identifiés durant le processus de création d'une cavité (Figure 2). Chaque stade est défini par son taux d'évidement.

- **Les cavités de stade 1** sont encore remplies de bois. Elles correspondent aux arbres au pied desquels une nécrose est en train de se développer. Elles sont caractérisées par l'absence de terreau issu de la décomposition du bois mort.
- **Les cavités de stade 2** commencent à s'évider. Le taux d'évidement reste cependant inférieur à 20%. Elles contiennent une petite quantité de terreau peu évolué.
- **Les cavités de stade 3** contiennent majoritairement du bois en cours de décomposition. Le taux d'évidement est inférieur à 50 %. La majorité de l'espace correspondant à la cavité finale est composée de bois en cours de décomposition (*e.g.* carie blanche ou rouge). Le fond de la cavité est tapissé de terreau sur quelques centimètres d'épaisseur. Ce terreau est composé de gros débris de bois carié.
- **Les cavités de stade 4** ont un taux d'évidement compris entre 50 et 80%. La décomposition du bois a conduit à une couche épaisse de terreau en fond de cavité. Ce terreau est caractérisé par la présence de bois carié sous forme de petits débris. Il commence à se mélanger avec le sol forestier. Les parois de la cavité sont encore tapissées de bois en cours de décomposition.
- **Les cavités de stade 5** constituent le stade ultime de développement de la cavité. Elles sont caractérisées par plus de 80 % d'espace évidé. On retrouve peu de bois cariés le long des parois mais souvent un bois mort dur. Le fond de la cavité est composé d'un terreau très évolué en mélange avec le sol forestier au sein duquel on retrouve peu de débris de bois en cours de décomposition.

3. MÉTHODE ET PLAN D'ÉCHANTILLONAGE

3.1 ÉCHANTILLONNAGE PAR ÉMERGENCE

Le piège à émergence est couramment utilisé pour étudier l'entomofaune associé à un substrat spécifique (Alinvi *et al.*, 2007; Bouget *et al.*, 2011; 2008; Gibb *et al.*, 2006; Hjalten *et al.*, 2010; Irmiler *et al.*, 2010; Kappes & Topp, 2004; Saint-Germain *et al.*, 2004; 2008; Wikars *et al.*, 2005).

Dans le cadre de l'acquisition du jeu de données « émergence », le piège (Figure 3a et b) a été adapté afin d'être utilisable pour étudier l'entomofaune vivant dans les cavités situées au pied des arbres. L'idée n'est pas nouvelle, certains entomologistes utilisaient du papier afin d'obturer les cavités, laissant une petite ouverture par laquelle les insectes étaient récupérés dans un dispositif collecteur (Colas, 1974). Son utilisation dans le cadre d'une expérience standardisée est toutefois novatrice à notre connaissance.

L'ouverture de chaque cavité étudiée a été obstruée au moyen d'une toile en polyéthylène blanc (« *insect-proof* » © Diatex) dont les mailles mesurent 500 x 600 µm. La couleur blanche et le maillage visent à réduire un éventuel effet de condensation. La toile est fixée aux abords de la cavité à l'aide d'agrafes murales de 6 mm. Les agrafes sont disposées afin d'assurer l'étanchéité du dispositif. Un ou plusieurs flacons collecteurs, selon la taille de la cavité, sont reliés à la toile par l'intermédiaire d'un

collecteur (tube plastique de 7 cm de longueur et 3.2 cm de diamètre). Le collecteur est fixé à la toile à l'aide d'un ruban adhésif et d'un collier plastique. Les flacons sont remplis d'un liquide conservateur composé d'un mélange d'eau, de sel et de liquide surfactant. Chaque piège est accompagné d'un panneau indicatif avec un bref descriptif de l'expérience, les partenaires et les coordonnées du responsable de l'étude.

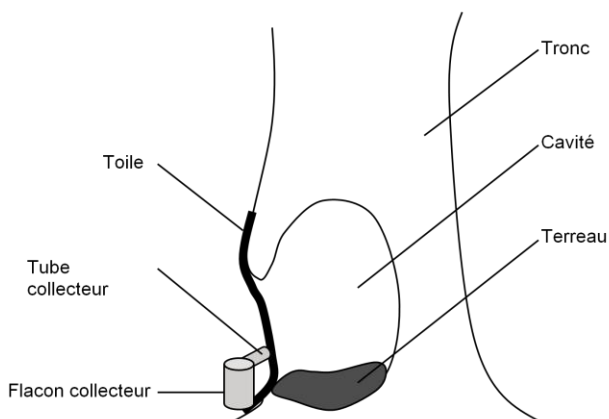


Figure 3: a) Piège à émergence disposé sur une cavité basse, b) Schéma d'un piège à émergence installé.

Les pièges ont été installés avant le début du mois d'avril, durant les mois de février et mars. Les flacons collecteurs ont été activés début avril dans tous les sites d'études par un réseau d'entomologistes et de forestiers : B. Mériquet (Fontainebleau) ; J.H. Yvinec (Compiègne) ; R. Minetti et C. Vacquié (Sainte-Baume). Les relevés ont eu lieu à intervalles de 15 jours jusqu'à fin juin puis mensuellement jusqu'à fin août.

A chaque relevé, les échantillons ont été mis en sachet hermétique plastique avec la date et l'identité du piège puis envoyés à l'École d'Ingénieurs de Purpan.

Les échantillons ont été triés en laboratoire par ordre et famille puis identifiés à l'espèce par l'équipe « Biodiversité » de l'École d'Ingénieurs de Purpan et la collaboration avec un réseau d'entomologistes : R. Allemand (Byrrhidae, Ptiniidae) ; P. Berger (Elateridae) ; C. Bouget (Monotomidae) ; L. Chékir (Corylophidae ; Latridiidae ; Scydmaenidae) ; J.P. Coutanceau (Coccinelidae) ; E. Dupré (Leiodidae) ; P. Leblanc (Scraptiidae, Mordellidae) ; G. Liberti (Cantharidae, Malachiidae, Melyridae, Scraptiidae) ; B. Moncoutier (Nitidulidae) ; T. Noblecourt (Scolytidae) ; J.C. Otero (Cryptophagidae) ; O. Rose (Ciidae) ; L. Schott (Curculionidae) ; F. Soldati (Tenebrionidae) ; M. Tronquet (Staphylinidae).

3.2 PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Sur 5 sites d'études, un total de 223 cavités basses a été étudié par piégeage à émergence en 2007 et 2008. Parmi elles, 209 ont été retenues pour les analyses présentées dans ce manuscrit.

Concernant les 14 cavités exclues, 11 le sont en raison de dégâts subis durant la saison de piégeage (e.g. piège arraché par les sangliers). Les 3 restantes étaient des cavités d'If (*Taxus baccata*) en forêt de Sainte-Baume. L'étude de ces cavités s'inscrit dans une démarche exploratoire (e.g. observation d'*Osmoderma eremita* dans ces cavités, essence pourtant singulière pour l'espèce) mais aucun *Limoniscus violaceus* n'y a été observé. Leur originalité et leur très faible représentation au sein de notre plan d'échantillonnage nous conduit à les éliminer de l'analyse.

Les différences d'accessibilité et de ressources locales entre les sites ont conduit à un déséquilibre du plan d'échantillonnage au regard du nombre de cavités étudiées par site (Figure 1). Le choix des cavités a été réalisé afin d'obtenir une variation pour chacune de nos modalités. Toutefois, la disponibilité d'arbres à cavité reste trop limitée pour permettre d'équilibrer chacune des modalités étudiées dans le plan d'échantillonnage (Tableau I).

De plus, toutes les cavités jugées favorables n'ont pas été équipées de pièges afin de ne pas impacter l'ensemble des populations locales de *Limoniscus violaceus* d'un secteur au cours de notre étude.

Tableau I : Résumé du plan d'échantillonnage effectué.

Abréviation	Variable		Echantillonnage
	Qualitative	Classes	Nombre de cas
Site	Site	a=Aveyron; b= Compiègne; c= Fontainebleau; d=Grésigne; e=Sainte Baume	a=11; b=15; c=7; d=157; e=19
Milieu	Milieu	a=forestier; b=pâture	a=198; b=11
Essence	Essence	a=Acer sp.; b=Carpinus sp.; c=Fagus sp.; d=Quercus sp.; f=Tilia sp.	a=4; b=4; c=29; d=169; e=3
QualBois	Qualité du bois interne	a=Carie rouge; b=Carie blanche; c= Bois dur	a=89; b=51; c=69
Ens	Ensoleillement	a=NE; b=N ou E; c=NW ou SE; d=W ou S; e=SW	a=33; b=38; c=48; d=44; e=46
Avct	État d'avancement de la cavité	a=Stade 1; b=Stade 2; c=Stade 3; d=Stade 4; e=Stade 5	a=5; b=12; c=29; d=97; e=66
Orgn	Origine de la cavité	a=Blessure anthropique; b=Futaie sur souche; c=Jumelle arachée; d=Coupe ; e=Autre; f=Têtard	a=58; b=69; c=27; d=12; e=36; f=7
OrPente	Orientation vis-à-vis de la pente	a=Face à la pente; b=Dos à la pente; c= Perpendiculaire à la Pente	a=44; b=86; c=79
Vert	Présence avérées de vertébrés	a=non; b= oui	a=44; b=165
Vit	Vitalité de l'arbre	a=Vivant; b=Dépérissant; c=Mort	a=167; b=38; c=4
Hum	Humidité	a=Sec; b=Humide; c=Mouillé; d=Dendrotel me	a=51; b=139 ;c=18 ;d=1
Inv	Présence d'invertébrés	a=non; b= oui	a=28; b=181
Vgtx	Présence de débris Végétaux	a=non; b= oui	a=45; b=164
Rg	Présence de Rognons	a=non; b= oui	a=126; b=83
	Continue		Moyenne (sd)
Pente	Pente (%)		12.58 (10.96)
Circ130	Circonférence à 130 cm du sol (cm)		167.30 (72.18)
Circ030	Circonférence à 30 cm du sol (cm)		256.19 (94.12)
DistTire	Distance à un chemin de débardage (m)		7.63 (9.00)
NbTronc	Nombre de tronc		1.04 (0.21)
HtbCav	Hauteur à la base de la cavité (cm)		8.85 (17.74)
TailleEntr	Surface de l'entrée (cm2)		726.72 (1240.30)
Haut	Hauteur de la cavité (cm)		151.19 (229.95)
NbEntr	Nombre d'entrée		1.48 (0.80)
Larg	Largeur de la cavité (cm)		51.64 (25.77)
Prof	Profondeur de la cavité (cm)		50.19 (26.54)
DistCav	Distance à la cavité la plus proche (m)		24.91 (20.90)
DistNext	Distance à la cavité habitée par <i>Limoniscus violaceus</i> la plus proche (m)		134 (142.46)

Section II. ÉTAT DES CONNAISSANCES ET RÉPARTITION DE L'ESPÈCE

Known status of the endangered western palearctic Violet Click Beetle (*Limoniscus violaceus*) (Coleoptera)

N. Gouix^{a,b*}; J. Mertlik^c; A. Jarzabek-Müller^d; T. Németh^e; H. Brustel^b

^a Conservatoire Régional des Espaces Naturels de Midi Pyrénées, 75 voie du Toec, 31076 Toulouse, Cedex 03, France; ^b Ecole d'ingénieurs de Purpan, Université de Toulouse, 75 voie du Toec, 31076 Toulouse, Cedex 03, France; ^c Pohřebáčka 34, CZ 533 45 Opatovice nad Labem, Czech Republic; ^d Anton-Hilz-Strasse 42, 94566 Riedlhütte, Bavaria, Germany; ^e Hungarian Natural History Museum, H-1088 Budapest, Baross u. 13, Hungary.

Abstract: The monitoring of many threatened saproxylic species is still challenging. As a result, the knowledge about their ecology and distribution is often patchy, even for species crucial for environmental policies, such as Natura 2000 species. Here we compiled 433 data entries on the occurrence of one of these species, the Western Palearctic Violet Click Beetle *Limoniscus violaceus*. The beetle is currently listed in 58 Sites of Community Importance (SCI) of the Natura 2000 network, covering an area of 3859 km². We conclude that 15 of these SCIs have no proven evidence of the presence of *L. violaceus*. However, the species has been recorded in 19 new SCIs. The beetle was associated with basal hollow trees in 184 localities from 17 countries. We also provide an overview of the current knowledge about the species and comment on its distribution in each country.

Keywords: *Limoniscus violaceus*; ecology; distribution; Natura 2000; endangered species

Résumé: Le suivi de nombreuses espèces saproxyliques menacées est toujours un challenge. La connaissance de leur biologie et de leur écologie est souvent fragmentaire, même pour celles concernées par les politiques environnementales, telles que les espèces d'intérêt communautaire Natura 2000. Nous avons compilé 433 données concernant l'occurrence d'une de ces espèces distribuée dans l'ouest paléartique, le taupin violacé *Limoniscus violaceus*. Ce coléoptère est actuellement listé dans 58 Sites d'Importance Communautaire (SIC) du réseau Natura 2000, sur une surface de 3859 km². D'après les connaissances actuelles, 15 de ces sites n'ont pas de preuve de la présence de *Limoniscus violaceus*. L'espèce est de plus reconnue dans 19 nouveaux SICs. *Limoniscus violaceus* est recensé dans 184 localités à travers 17 pays. Nous apportons également une synthèse de l'ensemble des connaissances actuelles concernant *Limoniscus violaceus* et nous commentons sa distribution dans chaque pays.

Mots-clés: *Limoniscus violaceus*; Ecologie; Distribution; Natura 2000; Espèce menacée

1. INTRODUCTION

The Violet Click Beetle *Limoniscus violaceus* (Müller 1821) is an endangered species (Nieto and Alexander 2010) considered as endemic to Europe (Luce 1996) and recently found in Turkey (Mertlik and Dušánek 2006, Růžička et al. 2006). *L. violaceus* is listed in Annex II of the Habitats Directive (Council of the European Community 1992), and therefore all European countries must act to ensure the conservation of its habitats and populations.

This relict species (Müller et al. 2005) lives in wood mould in hollows at the base of broad-leaved tree trunks. Owing to the disappearance of its habitat from many woodlands and to the difficulties encountered by entomologists in detecting the species, knowledge about its actual distribution in Europe is patchy. This lack of information has resulted in uncomplete preservation of the species across Europe through Sites of Community Importance (SCIs) of the Natura 2000 network. In addition to the designation of SCIs, fundamental knowledge about the species' life history, habitat requirements, and monitoring methods is crucial to provide management rules adapted to each site. Current knowledge has lead to individual initiatives in some European countries. The sharing of such information among managers is indispensable for international issues regarding the conservation of *L. violaceus*. Since *L. violaceus* is considered as both a flagship and an umbrella species, the protection of its habitat exceeds its population conservation and therefore targets the forest biodiversity related to basal tree hollows.

Here we compile data on the occurrence of *L. violaceus* in Europe and provide an overview of all recent knowledge available about the species. Our goal is to share this knowledge accumulated by European entomologists and to encourage further sharing of information to preserve *L. violaceus* and its habitat throughout Europe.

2. BACKGROUND INFORMATION ON *L. VIOLACEUS*

2.1 TAXONOMY AND IDENTIFICATION

The genus *Limoniscus* was created by Reitter (1905) to separate from the genus *Limonius* (Eschscholtz 1829) those species with the posterior margin of the thorax excised near the angles that extend forward to a point beneath (Allen 1937). *Limoniscus* species occur in the Palaearctic region, mainly in the eastern part. Four species are present in the Western Palaearctic: *Limoniscus elegans* (Buysson 1891) in Turkey and Syria; *Limoniscus suturalis* (Gebler 1845) in Ukraine, Estonia, Russia, Kazakhstan and Kyrgyzstan; *Limoniscus violaceus* (Müller 1821) in Europe; and *Limoniscus wittmeri* Chassain 1992 in Iran. Only *L. violaceus* and *L. wittmeri* can be confused (Chassain 1998), but their distributions currently do not overlap. *L. violaceus* (Figure 1) is a distinctive species but can also be confused by non-entomologists with the two similarly-colored species *Cidnopus pilosus* var. *cyanescens* and *Limonius minutus* var. *cyanichrous* (J. Chassain in Luce 1996).

Many records of *L. violaceus* presented herein are based on the discovery of larvae (Figure 1) (Husler and Husler 1940; Iablokoff 1943; Van Edmen 1945; Palm 1972; Rudolph 1974; Martin 1989). The larva can be identified by the shape of tergite 9, punctuation, the spinules of the thoracic legs and a golden-yellow colour (Whitehead 2003).



Figure 1: *Limoniscus violaceus*. A: Imago; B: Larva

2.2 LIFE HISTORY

The life history of *L. violaceus* is well described (Iablokoff 1943, Mendel and Owen 1990). Copulation and oviposition occur mainly from April to June. Eggs are laid in fissures in the lining of the tree cavity. In captive breeding, hatching occurs 8 days after oviposition. The larvae then go into wood mould up to a depth of 1 m (Zach 2003). Larval development usually requires 15 to 16 months (Iablokoff 1943); Mendel and Owen (1990) suggest that the larval stage in Britain lasts a bit more than 2 years. Larvae pupate in July or August of the second season after oviposition. As with other dead-wood beetles, the length of the larval stage may be prolonged if conditions are unfavourable (Iablokoff 1943; Mendel and Owen 1990). The few days preceding the nymph stage are characterized by an increase in larval activity to build the pupal chamber, followed by 4 to 5 day of total immobility. Nymphs are sensitive to variations in dampness (Iablokoff 1943). Nymphosis requires around 8 days in breeding conditions. The imago then stays immobile in its pupal chamber for the winter. From the beginning of spring, depending on the climatic conditions, the imago emerges from the tree cavities to find a mate. Emergence has been observed between 17:00 and 18:00 during warm weather or thunderstorms (Iablokoff 1943); in the forest of Sainte-Baume, one adult was observed walking at the edge of the entrance to an oak cavity at 17:43 on June 2, 2008 (Gouix and Brustel, unpublished data). During the adult stage, dispersal is limited (Whitehead 2003), but Mendel and Owen (1990) noticed the ability of *Limoniscus* to fly.

The diet of the larvae is not fully known. According to Iablokoff (1943), larvae feed on the remains of dead insects. Whitehead (2003) considered the larvae as omnivorous and facultative carnivores or sapro-carnivores. In Great Britain, some larvae were found in consolidated black earth formed over many years beneath generations of Jackdaw nests and covered with a white bloom of fungal hyphae (Mendel and Owen 1990). An artificial substrate has been successfully created with beech sawdust, racing pigeon manure, and a dead bird or squirrel (Green 1996). Larvae seem to prefer organically

rich wood mould, which satisfies its alimentary requirements, but their affinity to the remains of dead animals suggests to some authors that the larva is sapro-necrophagous (Brustel, 2004; Iablokoff, 1943).

As with other saproxylic beetles (Paulian 1988), adults of *L. violaceus* apparently do not feed. They might depend on reserves stocked during their larval development. However, some records of adults on yellow flowers (Condrillier 1939–1940) or Hawthorn (Mendel and Owen 1990; Mertlik and Dušánek 2006) suggest that adults might consume nectar or pollen.

2.3 CO-OCCURRING SPECIES

L. violaceus often co-occurs with *Ischnodes sanguinicollis* (Panzer 1793) and *Cardiophorus gramineus* (Scopoli 1763), both members of the family Elateridae. These two species have habitat requirements similar to that of *L. violaceus*, but *I. sanguinicollis* has a broader niche of substrate humidity (Husler and Husler 1940; Horion 1953) and manages much better under extremely wet conditions (Möller 2003). *C. gramineus* prefers sandy substrate and a warm location for its development (Horion 1953). Throughout Europe, *I. sanguinicollis* and *C. gramineus* are considered to be vulnerable and near threatened, respectively.

2.4 HABITAT REQUIREMENTS

L. violaceus is found in various biogeographical regions. It is historically known to be widespread mainly in the Atlantic, Pannonian and Continental regions, but it is also distributed in the Mediterranean and the Alpine regions, and has been observed once in Turkey on the Anatolian border. This relict species (Müller et al. 2005) lives in primal, not afforested deciduous forests or old parks with a continuity of hollow trees (Husler and Husler 1940; Schimmel 1999) and small remnant of primitive forests that were not logged during the last hundred years owing to remoteness, steep slopes or rocks (Luce 1996).

The species is known both in open or closed woodland. In Slovakia, forests of full-grown trees have been identified as more favourable habitats than trees in wood pastures because of the forest micro-climate (Zach 2003). Paleoentomologic data also suggest the species occurred in mature trees of a dense forest (Ponel 2000). Conversely, the species was discovered in many open woodland such as pasture in mediterranean countries such as Spain, Greece or Turkey. The importance of open grown condition was also branded as a key for this species' conservation in Britain, leading to restoration program of active wood pasture (Alexander 2009). Regarding all of these contexts, current knowledge does not permit to conclude about woodland micro-climate preference of *Limoniscus violaceus* in Europe. Contrariwise, continuity of hollow trees in time and space is undoubtedly essential to maintain population of the beetle. Owing to vanishing of mostly part of natural forest in Europe, this continuity has been sometimes guaranteed by human activities. Thus, coppice forest promotes the development of basal cavities explaining the species could be found in hollow of unmaturing trees (Gouix et al. 2009, Zach 2003). Similarly, pasture woodland by maintaining trees of many hundred years promotes mature trees that could naturally develop basal cavities.

2.4.1 TREE SPECIES

Throughout Europe, *L. violaceus* is mainly known to inhabit oak and beech. It has been found in a wide diversity of leafy trees (Figure 2): *Acer campestre*, *Acer monspessulanum*, *Acer tataricum*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus angustifolia*, *Fraxinus ornus*, *Fraxinus excelsior*, *Juglans nigra*, *Quercus cerrioides*, *Quercus cerris*, *Quercus frainetto*, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Quercus suber*, *Quercus humilis*, *Quercus ithaburensis*, *Tilia* sp. and *Ulmus procera*. Consequently, the species has been recorded in various habitat types. According to many authors, *L. violaceus* depends less on the tree species than on the quality of the substrate inside the tree cavities (Zach 2003, Gouix et al. 2009).



Figure 2: Typical trees harbouring *Limoniscus violaceus* in different parts of Europe. A: Old coppiced oak (France); B: *Tilia* sp. (Hungary); C: *Fagus sylvatica* (Germany); Pollard oak (France)

2.4.2 SUBSTRATE

Substrate is undoubtedly the most important determinant of the habitat requirements of *L. violaceus*. The favoured breeding material for the species is composed of wood mould, i.e. the loose material of dead wood in tree hollows, mixed with soil (Zach 2003). Wood mould is derived from the natural transformation of the dead heartwood by successional specialized species assemblages (Gouix and Brustel 2010). The tree hollows host invertebrates and vertebrates that increase the organic richness of the substrate. The resulting brownish-black wood mould mixes with soil, yielding a viscous mass containing compact nodules of wood mould (Iablokoff 1943) with a texture and dampness especially favourable to *L. violaceus*. The nodules are used by the beetle larvae to make pupal chambers, in which the imago hibernates.

L. violaceus is sensitive to substrate moisture and selects the parts of tree cavities with a stable and humid environment, especially for hibernation. The behaviour of the beetle larvae at three levels of humidity have been described by Iablokoff (1943): 1) when the substrate is too dry, the larva crawls up the veins of wood mould inserted between the veins of hardwood of the cavity's walls or crawls into the crumbly woody debris on the ground; 2) when the wood mould has the required moisture level, *L. violaceus* pupates in the nodules or in the compact layer of wood mould; and 3) when the substrate is too humid, the larva moves into the soil, up to 1 m (Zach 2003), to reach an environment of suitable moisture.

2.5 CONSERVATION

2.5.1 METHOD OF SURVEY

Currently, the commonly used methods to study saproxylic beetles and especially *L. violaceus* in basal hollow trees are sifting or the examination of wood mould. Unlike the frass of larger coleopteran species (Jönsson et al. 2004; Oleksa et al. 2006; Dubois 2009), the frass of *L. violaceus* cannot be identified. These inexpensive methods allow direct assessment of the species' presence (Köhler 2001). The larva is well described (Whitehead 2003), but owing to its cryptic way of life, these methods involve highly experienced entomologists (Müller et al. 2007) and good accessibility to wood mould. These methods as well as another method, "vacuum cleaning" (Bußler and Müller 2009), provide only a picture of the species assemblage at a given moment, and lead to unidentifiable larvae and the underestimation of small species (Ranius and Jansson 2002). Consequently, these methods are not considered as best suited to study species assemblages and must be used only when searching for a specific species. The major disadvantage of the methods is their intrusiveness. Some authors recommend that surveyors ensure that each stratum is separated during the sampling to avoid the risk of mixing layers of different composition (Zach 2003).

To study species assemblages, flight-interception traps are usually preferred. The traps were first designed to study flying beetles, especially scolytids (Chapman and Kinghorn 1955). When installed in front of the opening of a tree cavity (Ranius 2002; Jansson 2009; Sverdrup-Thygesen et al. 2010), the traps are effective even for cryptic species (Bußler and Müller 2009). The main drawback of the traps is their lack of selectivity (Ranius and Jansson 2002). Furthermore, the possibility of setting up flight-interception traps depends on the position of the entrance to the cavity. When the entrance is located at ground level, this method is less convenient because many beetles leave the cavity by

walking on the ground or up the trunk. Baiting the traps with pheromones or fermented liquids might increase the probability of detecting certain species (Svensson et al. 2004; Bouget et al. 2009; Svensson et al. 2009). Unfortunately, no compound attractive to *L. violaceus* has been identified. Consequently, because of the low dispersive behaviour of *L. violaceus* (Köhler 2001), an extensive sampling effort is required to increase the chances of detecting a specimen with this kind of trap. Flight-interception traps are often combined with pitfall traps (Ranius 2002; Jansson 2009). A pitfall trap is more selective but cannot be used in cavities with a narrow opening or in inaccessible wood mould (Ranius and Jansson 2002). Moreover, as basal cavities are frequently visited by small mammals, pitfall traps are often excavated or filled with woody debris (Köhler 2001). For these reasons, pitfall traps were judged as unsuitable for scientific studies (Sverdrup-Thygeson et al. 2010).

Another method developed to study species assemblages is the emergence trap, which is selective and non-intrusive (Kappes and Topp 2004; Wikars et al. 2005; Gibb et al. 2006) and fulfills the requirements for a standardized and replicable method (Bouget et al. 2008). One of its most important advantages in the study of tree cavities is the non-physical interaction of the trap with the habitat. Installation does not require manipulation of the substrate. Emergence traps are suitable for all kind of tree cavities, even those with narrow openings. Since they are continuously effective throughout an entire season, they increase the possibility of detecting species such as *L. violaceus* over direct searching methods. For example, in a study of 16 basal tree cavities, emergence traps detected *L. violaceus* in a locality with a probability > 95% (Gouix and Brustel, *in preparation*)

2.5.2 THREATS

In close woodland, the greatest threat to *L. violaceus* is modern forestry with the removal of trees with rotten and damaged patches and the logging of suitable trees (Luce 1996; Zabransky 1998; Schimmel 1999). For example, beech trees become old structures favourable to hollow development only after 200 years, but nowadays less than 1% of the beech trees in central Europe reach this age (Moning and Müller 2009). Change in habitat structure as a result of intensive forest management is also a great problem due to replacement of coppice forest by high forest (Zach 2003, Gouix et al. 2009). Another threat includes the high densities of wild boar (*Sus scrofa*), which could destroy the habitat of *L. violaceus* and other species during their search for larvae (Zabransky 1998). Zach (2003) suggests that entomologists by handling and sampling wood mould may as well threaten *Limoniscus violaceus*. Also, he insists to follow ethical principles on handling of the substrate. In open woodland, abandon of wood pasture and intensification of agriculture led to the disappearing of old trees. Maintaining and restoring such practices is consequently needed to insure the future of the species in many localities. Owing to the beetle's low dispersal ability hypothesis, the isolation of populations may also represent a great threat for the species (Zach 2003). Nevertheless, habitat requirement at landscape level of the species is currently badly known. Thus research workings are needed in order to provide operational knowledge to manager.

2.5.3 CONSERVATION ACTION

Different levels of conservation action have been developed in Europe for this species. The main program designates SCIs within the Natura 2000 network. Inside SCIs, the main guideline is often to monitor and preserve existing hollow trees suitable for *L. violaceus*. At some sites, steps are taken to preserve existing tree cavities and ensure the development of future hollow trees.

In the French Grésigne Forest, a forest management plan was established that included the conservation of beetles, especially *L. violaceus* (Ducasse and Brustel 2008). Saproxylic beetle habitats are preserved mainly by setting up a network of old stands, increasing the dead wood volume up to 15 m³/ha and preserving trees with cavities (Ducasse and Brustel 2008). Moreover, as a relationship between coppicing practices and the presence of hollow trees suitable for *L. violaceus* has been identified (Gouix et al. 2009), the coppicing of 10 stems in the youngest stands has been proposed to ensure the development of future hollow trees (Ducasse and Brustel 2008).

In England, active site conservation work has resumed at Windsor forest recently. Trial re-erectments of hollow beech are conducted in an attempt to hold the population and hopefully boost numbers (Alexander 2009). Moreover, inventories of all beeches with a girth of 2m is used for identifying key areas as reserves within forestry plantations, and individual trees threatened by overcrowding and over shading have been released from the competitive growth (Alexander 2009). As *Limoniscus violaceus* is certainly associated with old wood pasture in England, the importance of the restoration and preservation of such practices is underlined, but this aspect has currently only tentatively been raised with site managers (Alexander 2009).

3. METHODS

We compiled information from museums and private collections, the literature, and field surveys. For each record used, the name of the recorder, the date of capture, and the locality were required (Appendix 1). Consideration of *Limoniscus violaceus* in the Natura 2000 network is defined according to the official Natura 2000 European database (European Commission 2010).

4. COMPILED DATA

4.1 *L. VIOLACEUS* IN EUROPE

L. violaceus is discontinuously distributed in Europe and Turkey from central Spain and southern Turkey up to the United Kingdom and the border between Poland and Belarus (Figure 3). The species has been recorded in 184 localities among 17 countries (Table 1): Austria, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, Denmark, France, Germany, Great Britain, Greece, Hungary, Poland/Belarus, Romania, Slovakia, Slovenia, Spain, Turkey and Ukraine (data provided herein). The species was also cited by Horion (1953) in Bosnia without specification of the locality



Figure 3: Distribution of *Limoniscus violaceus*. ○ Last record before 1980; ● last record 1980–1999; ● last record in 2000 or later.

4.2 PRESERVATION OF *L. VIOLACEUS* INSIDE THE NATURA 2000 NETWORK

According to the European Environment Agency, *L. violaceus* must be preserved inside the Natura 2000 network on 3859 km² (Table 1). This corresponds to 58 sites in 7 countries. The presence of *L. violaceus* has not been verified in 13 of these sites, representing 1238 km² (ES1300001, FR1100798, FR5200639, FR9301615, FR9301616, SKUEV0102, SKUEV0201, SKUEV0238, SKUEV0262, SKUEV0265, SKUEV0266, SKUEV0280, SKUEV0337). Our compiled data indicate that at the moment, 4393 km² corresponding to 63 Natura 2000 SCIs throughout Europe are known to host *L. violaceus* (Sologne SIC FR2402001 is not included in this calculation due to the beetle is certainly extinct in this area of more than 3460 km²); 19 of these SCIs have not been included to Natura 2000 European database as hosting the beetle. Among these 19 SCIs, 4 have only old records (FR2200377, FR2402001, AT1220000, AT1211A00) and 15 have recent records (AT1205A00, AT1207A00, AT1302000, ES4170138, FR8301015, FR7300897, HUBN20047, HUBN20048, HUBN20049, HUDI20009, HUDI20020, HUDI20023, HUDI20038, HUDI30001, HUFH20001,). Additionally, the species has been recorded in 93 localities outside the SCIs. Differences between the data of European authorities and our compilation can often be explained by whether the species was discovered on the site after the site's designation as a SCI. More than 45% of currently known localities of *L. violaceus* were discovered since 2000 (Figure 4). The increase in the number of records of *L. violaceus* during the last two decades is in part due to the beetles' designation in Annex II of the Habitats Directive in 1992. This status led to an increase in searching efforts and the recording of the species for each European country, which also resulted in an increase in our knowledge about the ecology of the species. However, our results should not mask the decrease in species numbers owing to habitat loss in many European woodlands. *L. violaceus* has already disappeared from some European countries and was recorded only once in more than 65% of the localities.

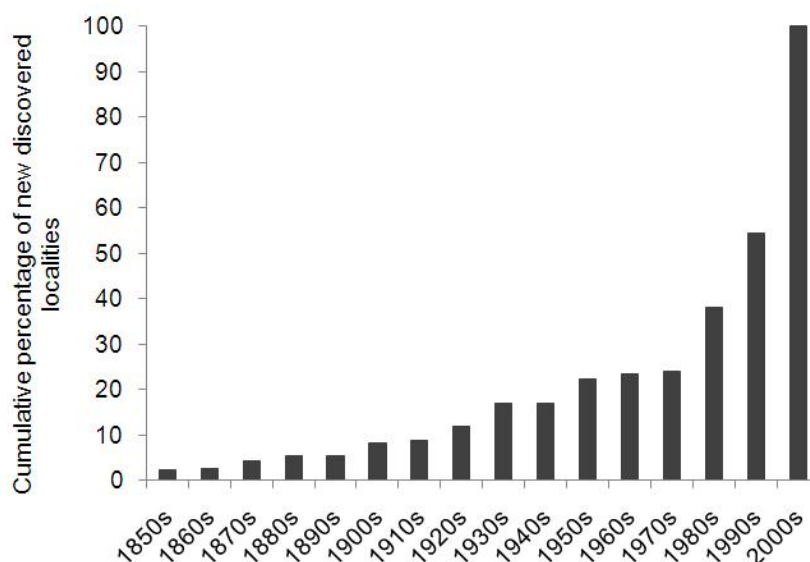


Figure 4: Cumulative percentage of newly discovered localities for *Limoniscus violaceus* per decade

Table 1: *Limoniscus violaceus* in the European Natura 2000 network

Country	Number of localities	Percentage of localities within SCIs	Number of SCIs taking into account <i>L. violaceus</i> *	Number of SCIs without prove of presence of <i>L. violaceus</i> .	Total area of Natura 2000 SCIs taking into account <i>Limoniscus violaceus</i> * (km ²)	Total area of Natura 2000 SCIs known to host <i>Limoniscus violaceus</i> (km ²)
Austria	6	83	0	0	0	1023
Bulgaria	1	0	0	0	0	0
Croatia	1	0	0	0	0	0
Czech Republic	33	76	9	0	383	383
Denmark	1	0	0	0	0	0
Estonia	0	0	0	0	0	0
France	16	87	14	4	867	825**
Germany	23	57	12	0	163	163
Great Britain	3	100	3	0	21	21
Greece	3	0	0	0	0	0
Hungary	30	77	2	0	616	1240
Italia	0	0	0	0	0	0
Poland	2	0	0	0	0	0
Romania	3	0	0	0	0	0
Slovakia	50	18	16	10	1106	422
Slovenia	1	0	0	0	0	0
Spain	6	50	2	1	704	317
Turkey	4	0	0	0	0	0
Ukraine	1	0	0	0	0	0
Total	184	51	58	15	3859	4393

*SCIs taking into account *Limoniscus violaceus* are according with the official "Natura2000_Public_Mid2010" database available at <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/natura/>

**Sologne SIC FR2402001 is not included in this calculation due to only one old record is available for this area of more than 3460 Km²

4.3 OCCURRENCE IN INDIVIDUAL COUNTRIES

4.3.1 AUSTRIA

Austrian common name: Veilchenblauer Wurzelhalsschnellkäfer. **Status:** Red List (A) 3 (endangered) (Jäch 1994).

L. violaceus has been recorded in six localities in Austria from the federal states of Vienna, Lower Austria and Tirol. The species was historically known from Purkersdorf, Lower Austria (Redtenbacher 1874) and Reutte, Tirol (Horion 1953). Lack of recent records suggests *L. violaceus* is probably no longer in these areas (Kahlen 1987). Specific details of the record from Baden, Lower Austria (Ellmauer 2005) are unknown.

L. violaceus was found in “Schloßpark Laxenburg” (Wagner 1986), a forests rich in old and dead trees in the Natura 2000 site “Feuchte Ebene-Leithaauen” (AT1220000). Knoll (2009) emphasized these area are of major importance for the beetle in Austria. In 1988, Petr Zabransky found one pronotum and eight elytra (2010, personal communication) in Maria Langegg at the Danube River, Lower Austria within the Natura 2000 site “Wachau” (AT1205A00). There *L. violaceus* lives in the acclivity of the Danube River in the “Tischwand” area opposite “Willendorf” but owing to low precipitation, the tree root cavities suffer from dryness (Knoll 2009). The species also occurs in the Natura 2000 site “Naturschutzgebiet Lainzer Tiergarten” (AT1302000), Vienna. Three specimens were found in oak cavities there on February 28, 1998, and one specimen was found on July 17, 1992 (M. Egger, 2010, personal communication), and R. Schönmann found *L. violaceus* in waste under a hornet nest (Zabransky 1998). Current records are from the Natura 2000 site “Kamp- und Kremstal” (AT1207A00). *L. violaceus* was also recorded in the surroundings of Senftenberg in the course of a research project of P. Zabransky in cooperation with the Austrian Federal Forests (Österreichische Bundesforste AG), the Nature Conservation Department of Lower Austria and the European Union. One specimen was knocked from a young spruce on June 13, 2010, and five larvae were found later that summer in three hollow oaks (*Quercus* sp.) (P. Zabransky, 2010 personal communication). In 1988, P. Zabransky (2010, personal communication) found two imagines and several larvae in this area. The population seems to be stable.

4.3.2 BULGARIA

Bulgarian common name: none. **Status:** unprotected.

There is currently only one record from Bulgaria. In the Lebnista River Valley (Sandanski), one specimen in flight, probably from an oak, was recorded by P. Kylios on May 2, 2006 (Mertlik 2007b). In this valley, there are only a few small groups of full-grown oak trees, but there are old plane trees with many cavities. Since the co-occurring species *I. sanguinicollis* has been found in the cavity of a plane tree in the nearby valley between the villages of Kresna and Gorna Breznitsa, it is possible that *L. violaceus* also colonizes suitable plane tree cavities. The Lebnitsa River Valley is not a protected area.

4.3.3 BOSNIA

Bosnian common name: none. **Status:** unprotected.

One record was cited by Horion (1953) in Bosnia without specification of the locality.

4.3.4 CROATIA

Croatian common name: none. **Status:** unprotected.

One record in oak in Maksimir, Zagreb was cited by Stiller (1918) in Lucas (1919) and Roubal (1924).

4.3.5 CZECH REPUBLIC

Czech common name: Kovařík fialový. **Status:** critically endangered, placed on the “List of threatened species in the Czech Republic” (Farkač et al. 2005).

The first record was from Olomouc and was reported by Reiter (1870). At the beginning of the last century, Pečírka (1923) published two findings from Řevnice and Náměšť nad Oslavou. Fleischer (1927–1930) quotes findings from the Šumava mountains, but without specific details. Four more findings are from the latter half of the last century, from Rosice (Jagemann 1955), Pohansko (Hefner det.), Babice (Fleischer leg.) and Závist (Rous leg.). Laibner (2000) quotes one finding from Rožďalovická kotlina, but without any specifications.

According to a private program of faunistic mapping of the territory of the Czech Republic and Slovakia (Mertlík 2007a), the number of localities in which *L. violaceus* has been recorded has significantly increased. Since 2009, a program has been running to analyse the environmental inventory led by the Agency for Nature Conservation and Landscape Protection of the Czech Republic (AOPK Prague).

Currently in the territory of the Czech Republic, 33 localities are known to be populated by *L. violaceus*, but the findings from nine localities (Rožďalovická kotlina, Poříčany, Řevnice, Závist, Olomouc, Babice, Rosice a Ketkovice) have not been proven. There are currently nine SCIs within the Natura 2000 network in which *L. violaceus* is protected (CZ0214008 Lánská obora, CZ0214011 Týřov – Oupořský potok, CZ0314126 Hlubocké obory, CZ0424127 Východní Krušnohoří, CZ0613816 Náměšťská obora, CZ0624095 Údolí Dyje, CZ0624096 Podýjí, CZ0624130 Moravský kras, CZ0624132 Údolí Svitavy). Four more localities of *L. violaceus* are located in small territories in protected landscape areas, i.e. nature reserves (Sokolí u Heroltic, Výří skály u Veverské Bítýšky, Velká skála u Lhánic a Holý kopec u Buchlovic). Only four localities of *L. violaceus* remain unprotected (Pílské valley near Boskovice, a castle park near Jezeří, a deer park Kančí near Ladrné, and Pohansko near Břeclav).

Most of the recorded localities of *L. violaceus* are found in uplands in the forest debris. Five are in the uplands of pasture forests and only two are in floodplain forests. With only a few exceptions, these are isolated islands of natural forest stands. High biodiversity is characteristic for localities of *L. violaceus* in the Krušné Mountains (Červený Hrádek-Jezeří-Jezerka), Křivoklátsko (Lánská obora-Týřov-Oupoř), a deer park near Hluboká nad Vltavou, a deer park near Náměšť nad Oslavou, the National Park Podýjí, forests near Adamov (Jelení skok-Josefovské údolí), forests near Buchlovic

(Holý kopec-Barborka) and floodplain forests around Břeclav (a deer park near Soutok-Kančí obora-Lednice). Biotopes populated by *L. violaceus* can be successfully protected only if efficient protective management is pushed through despite the marketing plans of forest managers. Protection of individual biotopes does not solve the problem because it only attempts to preserve the current situation. The only real and lasting change can be made by long-term changes in the management of larger forest complexes. Unfortunately, most forest stands in the Czech Republic are man-made monocultures of spruces or pines or mixed forests. Even if with a stable political will and economic support for changes in the current methods of forest management, rehabilitation of the current state would take two centuries, i.e. approximately the same length of time during which the natural structure of the forests was devastated.

4.3.6 DENMARK

Danish common name: Violsmælder. **Status:** disappeared; Danish Red List (Stoltze and Pihl 1998).

Only three specimens of *L. violaceus* were observed in an oak at Bognæs Storskov in Roskilde Fjord in 1924 (Hansen 1924; Martin 1989). Since then, searches at Bognæs have been in vain, despite the remaining hollow trees at this site and at other suitable localities in Denmark. It cannot be ruled out that *L. violaceus* still occurs in this country, but it is considered that the species has disappeared (Pihl et al. 2000).

4.3.7 ESTONIA

Estonian common name: none. **Status:** not included in the Red Data Book (Lilleleht 1998).

Estonia is cited as a country hosting *L. violaceus* (Whitehead 2003; Löbl and Smetana 2007; Nieto and Alexander 2010). However, we found no Estonian records. Moreover, *L. violaceus* is not included in the Estonian Red Data Book (Lilleleht 1998) and in the list and keys for Elateridae of Estonia (Rubel 1958). It is not included in the Red Book of Lithuania (Rašomavičius 2007) and has not been found in Latvia (Telnov 2004, Telnov 2010). We assume that it is currently absent from Estonia.

4.3.8 FRANCE

French common name: Taupin violacé. **Status:** patrimonial and ecologically demanding according to the list of representative species of biological value of French forests (Brustel 2004); not protected by national or regional laws.

L. violaceus has been recorded in 16 localities in France. These sites are part of the Natura 2000 network except for Loches Forest (Indre-et-Loire) and Pia (Alpes-Maritimes). Moreover, four Natura 2000 sites are designated as habitats for *L. violaceus* without any records of the species (FR1100798 La Bassée; FR5200639 Vallée de l'Erve en aval de Saint-Pierre-sur-Erve; FR9301615 Basses Gorges du Verdon; FR9301616 Grand Canyon du Verdon - Plateau de la Palud) because of the presence of potentially suitable habitat at these sites. The locality "Massif des Maures" was likewise also designated in 2007, and *L. violaceus* was recorded there for the first time in March 2009 (Serres and Blanc 2010).

The oldest locality is Touffréville near Caen. Ponel et al. (2000) found a fossil specimen dated to the 2nd century AD. From a regional palaeoenvironmental point of view, this finding reveals that this region was not deforested during the transition to the La Tène-Gallo-Roman period. Additional data suggest that this forest cover still existed towards the late-6th/early-7th century (Ponel et al. 2000).

For some localities, only old records are available. In “Hez Froidmont et Mont César” (FR2200377), the only sighting was at Clermont on May 13, 1934 (Leseigneur 1972). In Pia near Tende (Alpes-Maritimes), only one specimen of the Levasseur collection was recorded in July 1969 (L. Chékir and H. Yvineck, 2010, personal communication). In a beech cavity in “Marchais aulneux”, Boulogne Forest (FR2402001), nine specimens were found on March 26, 1938 (Iablokoff 1943; Leseigneur 1972). In Loches Forest, only records from 1906 (Mequignon 1930a) and 1936 (E. Rivallier coll.) were available until some larvae were found in March 2007 near “étang du Pas aux Ânes” (A. Ville, 2010, personal communication). However, owing to the lack of old hollow trees in the woodlands, the population seems to be on the brink of extinction.

Recent captures confirm that *L. violaceus* is widespread in different parts of France, but the species is always rare and restricted to a small area. Most findings have been made in oaks (*Quercus pubescens*, *Quercus robur*, *Quercus petraea* and *Quercus suber*) and beech (*Fagus sylvatica*). One record is also from a hornbeam (*Carpinus betulus*) in the Grésigne Forest, and one corpse was found in a small cavity of maple (*Acer monspessulanum*) in “les Imbards” (Goux and Brustel, personal observation).

Known historical localities are old and mature woodlands. They have different histories, resulting in different degrees of maturity. In most of these localities, the populations seem to be restricted to small protected areas, as in the Fontainebleau Biological Reserve (FR1100795), preserved during the 19th century by the Barbizon School of Painters. In the Compiègne Forest (FR2200382), all records since 1938 are concentrated in a single area of less than 200 ha, “les Beaux-Monts”. This small part of the forest is an ancient castle park with many hundred years old beeches and oaks. To our knowledge, it is the only suitable area for the species in the woodland, even if the Natura 2000 site covers over 3000 ha. *L. violaceus* is known to prefer very old trees, as in the Tronçais Forest, where it is found in the last old oaks planted by Colbert during the 17th century. However, it could inhabit younger trees. In the Grésigne Forest (FR7300951), coppicing and conversion of coppices into high forest has been favourable for oaks with basal cavities (Ducasse and Brustel 2008; Goux et al. 2009). As a result, the species is widespread throughout the forest, which hosts one of the largest populations of *L. violaceus* known in France.

The species has also been recorded in Mediterranean woodlands. Three specimens were recorded in the beech grove of the religious site of Sainte-Baume (FR9301606) and one from an old oak at the edge of the forest. *L. violaceus* was also recently found in the “Massif des Maures” (FR9301622) in basal cavities of *Quercus suber* (Serres and Blanc 2010). The same kind of habitat is widespread in the Provence; the management of trees for cork harvesting is favourable for cavity formation. It would not be surprising to discover *L. violaceus* in new places of the same type in the near future.

The species has also been found in old trees in agricultural landscapes with oak pollards. Since 2003, 18 specimens were recorded in Aveyron (FR7302001) in very old *Quercus pubescens* trees. In the Lot

département, the species has been recorded from three sites (D. Delpy, 2010, personal communication) a few kilometers distant from each other (Les Imbards FR7300907, la Panonnie FR7300906, Cantegrel FR7300905). In 2009, two specimens in an old oak from Simorre (FR7300897) in the Gers département were recorded (B. Calmont, 2010, personal communication) and one specimen in *Quercus robur* in “Chatel de Neuve” in the Allier département (FR8301015) was recorded (L. Velle, 2010, personal communication).

The discovery of the species in agricultural landscapes suggests that *L. violaceus* is more widespread in France than is known today. In woodlands, owing to forestry and more intensive monitoring, it seems more difficult to find new localities.

4.3.9 GERMANY

German common name: Veilchenblauer Wurzelhalsschnellkäfer. **Status:** Red List (GE) 1 (critically endangered); category 2 in the List of Urwald relict species for Germany (Müller et al. 2005).

W. Müller (Odenbach/ Glan) described the species in 1821 after a specimen (locus typicus) was found around 1800 by Hoffmann near Meisenheim (Rhineland-Palatinate/ Germany) (Müller 1821).

L. violaceus has been recorded in 23 localities in Germany. Of these recordings, 11 are historical (before 1950) and 12 are recent. The species is widespread but mostly rare and localized. There are records from Bavaria, Brandenburg, Hesse, Rhineland-Palatinate, Saarland, Lower Saxony and Saxony-Anhalt. All sites are within the Natura 2000 network except for the proven, older records in Bavaria [Egloffstein, Fränkische Schweiz, before 1905 (Krauß 1905); Fasanerie, Aschaffenburg, before 1897 (Fröhlich 1897); surroundings of Munich, before 1851 (Gemminger 1851) and Regensburg, before 1953 (Horion, 1953)]; Hesse [Ortenberg, Lißberg am Vogelsberg, 1862 (Horion, 1953); Wiesbaden, Speierskopf, 1904 (Horion, 1953) and Neroberg, before 1906 (Horion, 1953)].

L. violaceus was recorded in eight localities in Germany after 2000. An example of a recent finding was in the Natura 2000 site “Saarhölzbachtal-Zunkelsbruch/Saarland” (DE6405-302) (Möller 2003). The best time to locate *L. violaceus* is from September through the middle of April if the beetles still rest in the larval cradle. Thus, numerous specimens could be found in December 2003 on blocks of land north of the “Wollscheidkopf”. The population was in an impressive vital cavity of a beech (*Fagus sylvatica*) with a diameter of 70 cm. The cavity was created by the wood-destroying fungus *Pholiota aurivella*, and the mycel-containing wood was chewed to pieces by *Stereocorynes truncorum* and *Phloeophagus lignarius* (Curculionidae). The extensive wood mould was covered by the casts of a tawny owl that lived in the upper trunk. Five specimens of *L. violaceus* were in rather dry wooden pieces that lay partly on the wood mould and were partly embedded. Eleven adult and three larvae were found at up to 40-cm depth in the mucky wood mould (Möller 2003).

The first proven recording in Lower Saxony was by M. Laczny in 2001 in the nature reserve Solling-Vogler (“Wälder im südlichen Solling” DE4222-331) (L. Schmidt, 2010, personal communication). In an open stand of old oaks (partly > 250 years old), one specimen was caught with a window trap (Laczny 2003).

A stable population in an old beech forest near Groß Gerau, Hesse (“Mönchbruch von Mörfelden und Rüsselsheim und Gundwiesen von Mörfelden” DE6017-304) has been recorded. High numbers of specimens have been regularly caught since 1979 (Bettag et al. 1979; Lange 2005).

Other recent records are from Brandenburg, Faule Ort (“Melzower Forst” DE2849-302) (Möller 2003); from Rhineland-Palatinate, Urwald von Taben (“Serriger Bachtal und Leuk und Saar” DE6405-303) (Möller 2003); from Saarland, Vogelfelsen, Steilhänge der Saar (DE6505-301) (Möller 2003); from Hesse, Waldeck (“Edersee-Steilhänge” DE4720-306); and from Kranichsteiner Forest (“Kranichsteiner Wald mit Hegbachaue, Mörsbacher Grund und Silzwiesen” DE6018-306) (Schaffrath 2003).

Most German records are from beech trees (*Fagus sylvatica*). One record is from oak (*Quercus robur*) in “Eichelgarten, Forstenrieder Park” (Bavaria) in 1994, and one is from a hollow elm (*Ulmus* sp.) in Mörfeldener Forst in “Mönchbruch von Mörfelden u. Rüsselsheim u. Grundwiesen von Mörfelden” (Hesse) in 1977. The elm probably has now fallen (Schaffrath 2003).

4.3.10 GREAT BRITAIN

English common name: Violet Click Beetle. **Status:** protected by the Wildlife and Countryside Act of 1981; considered as endangered in the UK Red List (Shirt 1987) and as a species of principal importance by the Natural Environment and Rural Communities Act 2006 (C.16); covered under the UK Biodiversity Action Plan 2007.

The distribution of *L. violaceus* in Britain is well known owing to historical entomological monitoring and the current conservation program. The beetle has been recorded in three distinct SCIs localities. The first known specimen was recorded in 1937 in the Windsor Forest (UK0012586) in a beech tree (Allen 1937). Since then, the beetles have been regularly observed in this area, the last time in 2010, which suggests that populations are well established even though all hosting trees are located within a small area of about 1 km² in that part of the forest known as Highstanding Hill (Mendel and Owen 1990). Interestingly, a specimen was found on a May blossom of a Hawthorn tree in 1988 in Windsor Great Park, nearly 3 km from the Highstanding Hill area. There were no beech trees in the vicinity, and although the beetle might have come from a rot hole in a fallen hornbeam nearby, it could equally well have originated elsewhere (Mendel and Owen 1990). This finding raises questions about the species’ dispersal ability, such as by wind (Mendel and Owen 1990). The second SCI was discovered at Bredon Hill (UK0012587), Worcestershire (Mendel 1992). Between 1989 and 2001, specimens were found in 11 breeding trees (9 *Fraxinus excelsior*, 1 *Ulmus procera* and 1 *Quercus robur*) scattered over an area of 10 km² (Whitehead 2003). In this area, *L. violaceus* is known to be rare and elusive, generally occurring only in small numbers. The third SCI locality is the small Dixton Wood (UK0030135), about 7 km away in Gloucestershire, discovered in 1998 (Whitehead 2003). Unfortunately, despite careful searches, *L. violaceus* has only been found there on the one occasion in very small numbers, giving rise to the possibility that the population is limited or no longer in that area (Whitehead 2003).

4.3.11 GREECE

Greek common name: λοχρους σκαθαρί. **Status:** unprotected.

L. violaceus has been found in three localities in Greece. On Peloponnese, it was found in a large pasture forest on the plateau near the city of Megapolis (Mertlik and Dušánek 2006). In southern Greece, it was found in an oak tree grove of the village of Vlahava (Meteora env.) and near the village of Stomio (Ossa Mountains). None of the known localities of *L. violaceus* is in a protected area. The northern localities in which *L. violaceus* has been found are small sacred groves of older oak trees growing around Christian sanctuaries and surrounded by younger oak trees. The locality near Megapolis (between the villages of Hránes and Páradisia) is a large pasture forest with grandiose solitary oak trees. A few years ago, a highway was built through the centre of the forest. Currently the forest is endangered by villagers from neighbourhood villages who occasionally cut old oak trees for firewood. A few more pasture forests around Spárti, Lálas, in the Peloponnese territory are potential habitats of *L. violaceus*.

4.3.12 HUNGARY

Hungarian common name: Kék pattanó. **Status:** protected by national law.

The first record of *L. violaceus* in Hungary dates back to the early 1990s, from the Visegrád Mountains. Specimens caught by Josef Mertlik in 1996 in the Börzsöny Mountains confirmed the the species was a member of the Hungarian fauna (Mertlik and Mertlik 2005). In February 2007, dozens of adults and larvae were found as a result of extensive searching in the Visegrád Mountains. In 2008, as a part of the project “Steps Towards the Monitoring and Management in Line with the Birds (79/409/EEC) and the Habitats (92/43/EEC) Directives”, a survey was conducted to acquire further knowledge about the distribution of the species. When the project was completed, the number of known localities of *L. violaceus* was significantly higher. Since then, the records have kept increasing (Németh and Mertlik 2009), and there are currently 30 known localities of *L. violaceus* in Hungary. To date, *L. violaceus* has been recorded in 11 SCIs: Pilis és Visegrádi-hegység (HUDI20039), Börzsöny (HUDI20008), Budai-hegység (HUDI20009), Gerecse (HUDI20020), Gödöllői-dombság (HUDI20023), Gyöngyöstarjáni Világos-hegy és Rossz-rétek (HUBN20048), Mátrabérc-Fallóskúti-rétek (HUBN20049), Mátra északi letörése (HUBN20047), Nyugat-Cserhát és Naszály (HUDI20038), Rábaköz (HUFH20001) and Vértes (HUDI30001).

The species is apparently widespread in Hungary but mostly rare, and its localities are scattered. It prefers ravine forests with many hollow trees, mature forests and secondary, coppiced Turkey Oak/Sessile Oak (*Quercus cerris* and *Quercus petraea*) woods. Most Hungarian records are from these oaks and Field Maple (*Acer campestre*). *L. violaceus* sometimes inhabits younger trees (of only 60 cm perimeter) but usually prefers large, old trees.

The largest known population is in the administrative region of Leányfalu in the Visegrád Mountains. The considerable number of hollow trees in the quite young (60 years old), coppiced Turkey Oak/Sessile Oak woods and the eastern hillside with favourable soil conditions are ideal for the Violet Click Beetle. In some cases, more than 10–15 specimens were found in a single hollow tree. The

strength of this population can be due to the silviculture that encourages young trees shooting from stumps.

The forest reserves of the Gödöllő Hills provide essential conditions for the species, which is widespread but local in this area. In the Field Maple/Oak woods, adults and larvae in Tatarian Maple (*Acer tataricum*) and in different species of oak have been found, often in quite young trees. The only active adult observed outside a hollow in Hungary was in this area. A beetle was seen crawling at the rim of a cavity near the base of a Sessile Oak (*Quercus petraea*) on May 25, 2008. All other records in Hungary are of hibernating larvae and adults found from autumn to early spring. Two adults and two larvae were found in a basal cavity of a Manna Ash (*Fraxinus ornus*) in 2008 in a strictly protected ravine forest near Vérteskozma in the Vértes Mountains. In 2010, further adults were found near Gánt in an oak at the edge of a thermophilic oak wood.

Searches for *L. violaceus* in the Mátra Mountains has recently become intensive. The staff members of the Mátra Museum and the Bükk National Park Directorate recorded six findings in 2008 and seven further findings since then (Kovács et al. 2010).

Coleopterological faunistic research was carried out on the Naszály Mountains in 2007 and 2008. One specimen was found in the last days of this programme in the ash-lime slope forest on the northern side. In this quite small area, there are only a few suitable hollow trees for the species.

The Buda Hills have been quite exhaustively studied because most of the area is within the boundaries of Budapest, the capital city of Hungary. A number of amateur entomologists collected insects there in the last decades. In 2008 and 2009, we examined hollow trees, and after finding several specimens of *Ischnodes sanguinicollis*, we finally came upon a larva of *L. violaceus* in an oak tree. In the following year, the adult of this larva emerged. The oak tree was later felled, the rest of the trunk became too wet and no more specimens were found in its cavity. However, several other parts of this huge forest are suitable for strong populations of *L. violaceus*.

The Börzsöny Mountains provide several forest areas potentially suitable for *L. violaceus*. The species has been recorded in two areas, Nagymaros and Márianosztra, from east-facing Turkey Oak/Sessile Oak woods. Two other recordings are of three specimens in a single giant lime tree in an ash-lime slope forest in the Gerecse Mountains and of a larva in Rábaköz in an oak-elm-ash forest.

The species that often co-exists in habitats suitable for *L. violaceus*, *Ischnodes sanguinicollis*, has been found at the following localities: the loess steppe oak wood at Kerecsend (HUBN20038 Kerecsendi Berek-erdő), on the Nagy-Kevély Mountain (HUDI20039 Pilis and Visegrádi-hegység) and the Cserhát (HUDI20038 Nyugat-Cserhát and Naszály).

The increasing number of discoveries of *L. violaceus* in the last few years suggests that the species is more widespread in the country than is known today. Protection of habitats populated by *L. violaceus* will be possible only with long-term, rationalized management of forests. Protection of individual habitats from logging is very important, with deadwood and logs left in the forests for the species. The establishment of coppiced oak forests could expand the range of the Violet Click Beetle in Hungary.

4.3.13 ITALY

Italian common name: none. **Status:** unprotected.

L. violaceus does not occur in Italy. It was cited by Luigioni and Porta (1929) in Piedmont, Tuscany, but has been confused with a bluish form of *Cidnopus pillosus* (Platia 1994).

4.3.14 POLAND/ BELARUS

Polish common name: Pilnicznik fiołkowy. **Status:** critically endangered species in the Polish Red Data Book; protected by national law.

Poland and Belarus share one the most emblematic old forests in Europe, the Białowieża Forest. However, despite the great potential for *L. violaceus*, the species has not been discovered there. Thus, it was not included in catalogue of beetles of Belarus (Alexandrovitch et al. 1996) and the Białowieża Forest (Gutowski and Jaroszewicz 2001). However, in the Krakow Museum of Natural History, Buchholz (2004) found two specimens collected in the 1870s by E. Wroblewski, labeled “Białowieża”. These specimens are not included in the recent addition of the Białowieża catalogue (Tsinkevich et al. 2005), and Buchholz (2004) is not listed in the bibliography. *L. violaceus* was found in another historic locality, Bielinek on the Odra River, in the 1920s (Horion 1953). Despite searches since 1983, the presence of *L. violaceus* has not been confirmed, but this does not exclude its presence, which is possible because of the suitable habitat in the area (Buchholz 2008).

4.3.15 ROMANIA

Romanian common name: none. **Status:** unprotected.

L. violaceus was historically cited in Romania in Herkulesbad (now Băile Herculane) in the Banat region (Horion 1953). The species was found recently in the hollow of a very old *Quercus robur* in the Mociar Forest, one of the largest oak forests in central Romania (I. Petru, 2010, personal communication). This is one of the easternmost records of *L. violaceus*.

4.3.16 SLOVENIA

Slovenian common name: Pokalica vrste. **Status:** protecting rank SI-K.

L. violaceus is not well known in Slovenia. The only record is from the 19th century (Vrezec et al. 2007, Jurc et al. 2008). It was found in a Walnut tree (*Juglans regia*) near Lenart in Slovenskegorice (Brancsik 1871). However, the species' status in Slovenia is questionable because no systematic study has been conducted so far. Ten Slovenian sites were selected for searches for *L. violaceus*. The sites selected are habitats of the Hermit Beetle *Osmoderma eremita*, which has biological requirements relatively similar to those of *L. violaceus* (Vrezec et al. 2007).

Slovakian common name: Kováčik fialový. **Status:** critically endangered in the Carpathian Red List (Kukuľa et al. 2003).

Until 1950, *L. violaceus* was only recorded twice in Slovakia, in Košice (Rózsay 1880) and Gemer (Roubal 1936). After 1950, more localities were found around Zvolen, Remetské Hámre (A. Olexa leg.) and Rimavská Sobota (R. Rous leg.). In 1990, Čechovsky published other findings in Krupiná, Rimavská Sobota and Zvolen. These published findings are quoted by Krištín (1992) and Zach & Holecová (1998). In the latter half of the last century, three of the known localities in southern and eastern Slovakia were destroyed during the cleanup of huge pasture forests (Zvolen, Rimavská Sobota, Remetské Hámre).

Owing to a private program of faunistic mapping of the territory of the Czech Republic and Slovakia (Mertlik 2007a), the current number of Slovak localities of *L. violaceus* has markedly increased to 50.

The State Nature Conservancy of the Slovak Republic includes 18 SCIs, in which *L. violaceus* is protected. Unfortunately, authorities of the Slovakian SCIs refused to provide us with scientific documentation of the inventory. Their refusal might be explained by recent legislation. A few years ago, some influential radical Slovak environmentalists concluded that studies of insects are harmful to nature; therefore, a law prohibiting such studies in the whole territory of Slovakia was passed.

Documentation gathered during the faunistic mapping of Slovakia (Mertlik 2007) indicated that *L. violaceus* has been found in eight localities specified in SCIs (SKUEV0174 Lindava, SKUEV0104 Homošské Karpaty, SKUEV0184 Burdov, SKUEV0225 Muránska planina, SKUEV0245 Boky, SKUEV0263 Hodrušská hornatina, SKUEV0279 Šúr, SKUEV0357 Cerová vrchovina). In five other localities in the SCIs, *L. violaceus* has not been recorded but is possibly present because of the biotope characteristics and the proven findings of the co-occurring species *Ischnodes sanguinicollis* (SKUEV0062 Priboj, SKUEV0201 Gavurky, SKUEV0262 Čajkovské bralie, SKUEV0265 Suť, SKUEV0266 Skalka, SKUEV0280 Devínska Kobyla).

Three localities in the SCIs are at higher altitudes, making the presence of *L. violaceus* improbable (SKUEV0102 Čertov, SKUEV0337 Pieniny a SKUEV0238 Veľká Fatra). Its presence is also unlikely in the SCI SKUEV0388 Vydrice, which is a stream and its surroundings. Twenty-nine other localities in which *L. violaceus* was recorded (Mertlik 2007) are outside of the SCIs, but 12 of them are protected as small natural reserves.

Most of the Slovak localities of *L. violaceus* are isolated islands of natural unmanaged forest stands. High biodiversity is characteristic for localities of *L. violaceus* in Malé Karpaty (around Bratislava and Dubová), around Nová Baňa (Nová Baňa, Richnava, Kašivárová), around Zvolen (Veľký vrch, Gavurka, Boky), and around Hajnáčka and Čabrad. Four localities are pasture forests (Panónsky háj near Bratislava, Gajere near Dobrá Niva, Nová hora near Krupiná and pasture forest near Tešmak).

The biotopes populated by *L. violaceus* can be successfully protected only if efficient protective management is pushed through despite the economical planning of forest managers. Protection of individual biotopes does not solve the problem because it only attempts to preserve the current situation. The only real and lasting change can be made by long-term changes in the management of larger forest complexes.

Slovakia has a great advantage over the countries bordering on the north and west, which have monocultures of imported woody species. In Slovakia, monocultures were planted only in the northern and western parts; the remainder of the country has mainly forests with a natural species composition.

4.3.18 SPAIN

Spanish common name: none. **Status:** included in Annex II of the Royal Decree 439/1990 (30/03/1990) as an endangered species of special interest sensitive to habitat alteration; endangered in the Red List of Saproxylic Beetles of the Iberian Peninsula (Recalde 2010).

L. violaceus has been recorded in six localities in Spain. The first specimen was recorded by L. Gaudin before 1930 (Mequignon 1930b) in “Picos de Europa”. This mountainous area, part of the Cordillera Cantábrica, is shared by three provinces: Asturias, Cantabria and Castilla-Leon. Some years later, the presence of the species in Asturias was cited without detail (Borchert 1938). No recent record has confirmed the presence of *L. violaceus* in this area, but the species is designated as a “resident” in the Liebana (ES1300001) Natura 2000 site (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino 2010). Owing to the imprecise original data, the species’ occurrence has not been proven at this site. The presence of *L. violaceus* among the Iberian fauna was confirmed in 1999. The species was found then in Navarra in Valle de Goñi and then in 2001 in Sierra de Andía. This last record is located on the border of the SCI Sierra de Urbasa-Andia (ES2200021), which explains why the species is included at this site in the Natura 2000 European database.

Records of *L. violaceus* were restricted to the northern part of Spain in Navarra and Aragon until 2009 (Recalde and Sánchez-Ruiz 2002; Murria and Murria 2004). As mentioned by Recalde & San Martín (2003), the gap in the knowledge of the distribution of the species in Spain does not allow an objective assessment of its status. However, the authors find it very unlikely that the beetle would be found in the Mediterranean part of the country. *L. violaceus* was captured with emergence traps in the Cabañeros National Park in 2009 (Micó et al. 2010). Two specimens were found in cavities of the ash *Fraxinus angustifolia* among 87 studied trees. These records should not be considered as exceptional because of recent captures in many parts of Mediterranean Europe, such as in 2010 in the SCI Quejigares y encinares de Sierra del Madero (ES4170138) in a cavity of *Quercus faginea* (J. I. Recalde, 2010, personal communication). Further records and localities in Spain can be expected in the near future because the country has many old hollow trees in open-woodland ecosystems such as “dehesa”.

Turkish common name: none. **Status:** unprotected.

L. violaceus has been found in Turkey in four localities by six recent findings. The western-most locality is located in the province of Manisa in oak tree forests on the eastern hillsides of the Mancınık Dağı Mountains (Mertlik and Dušánek 2006). Two localities are in the oak tree forests of the province Isparta, one is on the eastern hillside of Davraz Dağı Mountain (Mertlik and Dušánek 2006), and the other is on the hillsides above Kovada Gölü Lake (Mertlik, 2010 personal communication). The eastern-most locality with three known findings is in the province İçel in the oak tree forests on the Karsts Plateau south of the Göktepe Dağı Mountains (Mertlik and Dušánek 2006, Růžička et al. 2006). Only one known locality is found in a protected area (Kovada Gölü Milli Parkı). Other localities are not protected and are endangered by the occasional felling of old oak trees by local inhabitants. The most endangered locality is probably that in the province Manisa, where oak trees on the half of the forest refuge were clear cut. *L. violaceus* was found there in the stumps of the fallen oak trees. It is difficult to comprehend why in some Turkish provinces large sums are invested for the reforestation of the glabrous and eroded land (unfortunately for growing pine monocultures), yet at the same time in other provinces the last refuges of natural forests are being destroyed by clear cuts with a high risk of ensuing erosion.

Ukrainian common name: none. **Status:** unprotected.

L. violaceus has recently been recorded in the Ukraine. One larva was found on Plishka Mountain (Perechyn – Vorochevo, Zakarpattia) in a beech hollow on April 28, 2009 (Mertlik and Samek 2009). According to our current knowledge, this locality is the oriental limit of the distribution area of *L. violaceus*. Another species of *Limoniscus*, *L. suturalis*, is found in the Ukraine, but it cannot be confused with the Violet Click Beetle.

5. CONCLUSIONS

L. violaceus has a patchy distribution throughout Europe. It is absent from boreal regions and the northwestern part of Europe. More localities with high-density recordings are in Central Europe (Czech Republic, Slovakia and northern Hungary), and the beetle's distribution extends to the British Islands and to the Mediterranean parts of Spain and Turkey. In this study, we collected records of *L. violaceus* from 184 localities in 17 countries. However, *L. violaceus* has probably already become extinct in some of these localities. In 33 of these localities, the beetle was last found before 1980. Moreover, the beetle was found only once in 65% of the known localities. On the other hand, there are certainly many unknown localities with *L. violaceus* waiting to be discovered. This is illustrated by the large number of new localities identified in the past decade.

Throughout Europe, most localities with *L. violaceus* are small and isolated. This emphasizes the risk of local extinction caused by habitat loss and fragmentation. The beetle occurs in unmanaged and managed forests and in man-made habitats, such as coppiced or pollard trees. Many of man-made habitats are threatened by changes in agriculture and forestry. Our compilation, based on the current knowledge, aims at informing and helping countries and forest managers to consider *L. violaceus* in their management plan. For this, small remnants of natural forests must be preserved and habitats in managed woodland must be developed and preserved in order to insure the recruitment of future suitable cavities. To reach the European objectives for *L. violaceus* and the associated biodiversity, entomologists and managers from the various European countries harbouring the beetle must continue to share their knowledge and experiences in the future.

6. ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Samuel Danflous and Karen A. Brune for linguistic revision of the manuscript.

We thank the following people, who kindly provided valuable information on *L. violaceus*: Keith N.A. Alexander (Great Britain), Didier Belin (France), Pierre Berger (France), Mickael Blanc (France), Laura Bower (PTES, London, Great Britain), Boris Büche (Germany), Benjamin Calmont (France), Lionel Casset (France), Jacques Chassain (France), Léo Chékir (France), Karel Chobot (Agency for Nature Conservation and Landscape Protection of the Czech Republic, Praha, Czech Republic), Julien Delnatte (France), Didier Delpy (France), Manfred Egger (Austria), Radek Hejda (Agency for Nature Conservation and Landscape Protection of the Czech Republic, Praha, Czech Republic), Frank Köhler (Germany), Attila Kotán (Budapest, Hungary), Tibor Kovács (Mátra Museum, Hungary), Gábor Magos (Bükk National Park Directorate, Hungary), Howard Mendel (UK Natural History Museum, Great Britain), Ottó Merkl (Hungarian Natural History Museum, Hungary), Georg Möller (Germany), Jörg Müller (Bavarian Forest National Park, Germany), Nicklas Jansson (Sweden), Nikola Rahmé (Budapest, Hungary), Karel Rébl (Nové Strašecí, Czech Republic), Iñaki Recalde (Villava-Atarrabia, Spain), Ondrej Šauša (Bratislava, Slovakia), Ulrich Schaffrath (Germany), Radovan Schles (Brno, Czech Republic), Ludger Schmidt (Germany), Eric Serres (France), Martin Škorpík (Podyjí National Park Directorate, Znojmo, Czech Republic), Ivo Smatana (Košice, Slovakia), Béla Szelenczey (Győr, Hungary), Valentin Szénási (Duna-Ipoly National Park Directorate, Hungary), László Urbán (Bükk National Park Directorate, Hungary), Lionel Valladares (Ecole d'Ingénieurs de Purpan, France), Jiří Vávra (Ostrava, Czech republic), Laurent Velle (France), Arnaud Ville (France), Kaljo Voolma (Institute of Forestry and Rural Engineering Estonian University of Life Sciences, Estonia), J.H. Yvineck (France), and Petr Zabransky (Austria).

7. REFERENCES

- Alexander KNA. 2009. The violet click beetle *Limoniscus violaceus* (Muller, PWJ) (Coleoptera, Elateridae) in England: historic landscapes, ecology and the implications for conservation action. In: Saproxylic beetles: Their role and diversity in European woodland and tree habitats - Proceedings of the 5th Symposium and Workshop (Lüneburg, 2008). Sofia–Moscow: Pensoft. p. 119-131.
- Alexandrovitch OR, Lopatin IK, Pisanenko AD, Tsinkevitch VA, Snitko SM. 1996. Katalog zhestkokrylykh (Coleoptera, Insecta) Belarusi. [Catalogue of Belarusian beetles.] Fond fundamental'nykh issledovaniy respubliki Belarus'. Minsk.
- Allen AA. 1937. *Limoniscus violaceus* Müll. (Elateridae), a genus and species of Coleoptera new to Britain. Entomol Rec J Var. 49:110–111.
- Bettag E, Niehuis M, Schimmel R, Vogt W. 1979. Bemerkenswerte Käferfunde in der Pfalz und benachbarten Gebieten. 4. Beitrag zur Kenntnis der Käfer der Pfalz. [Remarkable findings of beetles in the Palatinate and neighbouring areas. 4. Article on the knowledge on beetles in the Palatinate.] Pfaelz Heim. 30:132–138.
- Borchert W. 1938. Die Verbreitung der Käfer Deutschlands. Tatsachen und Folgerungen. [The distribution of beetles in Germany. Facts and implications.] W. Borchert, Schönebeck, Elbe. (5) + 137 + 9 + 47(double maps) pp.
- Bouget C, Brustel H, Brin A, Noblecourt T. 2008. Sampling saproxylic beetles with window flight traps: methodological insights. Rev Ecol Terre Vie Suppl. 10:21–32.
- Bouget C, Brustel H, Brin A, Valladares L. 2009. Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: the effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. Agric For Entomol. 11(2):143–152.
- Brancsik C. 1871. Die Käfer der Steiermark. [The beetles of Styria.]Graz: Paul Cieslar.
- Brustel H. 2004. Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. [Saproxylic beetles and biological value of French forests.] [Doctoral thesis]. Toulouse: Institut National Polytechnique.
- Buchholz L. 2004. *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821). In: Polish Red Data Book of animals Invertebrates. Kraków - Poznań: Institute of Nature Conservation PAS.
- Buchholz L. 2008. The click-beetles (Coleoptera: Elateridae, Eucnemidae, Throscidae) on the forest-steppe nature reserve "Bielinek" on the Odra river. Characteristics and origin of the fauna. Wiad Entomol. 24(4):195–258.
- Bußler H, Müller J. 2009. Vacuum cleaning for conservationists: a new method for inventory of *Osmoderma eremita* (Scop., 1763) (Coleoptera: Scarabaeidae) and other inhabitants of hollow trees in Natura 2000 areas. J Insect Conserv. 13:355–359.
- Chapman AJ, Kinghorn JM. 1955. Window flight traps for insects. Can Entomol. 37:46–47
- Chassain J. 1998. Note sur le genre *Limoniscus* avec désignation d'un lectotype et description d'une espèce nouvelle (Coleoptera, Elateridae). [Note on genus *Limoniscus* with a lectotype designation and description of a new species.] Le Coléoptériste. 33: 119–122
- Condrillier G. 1939–1940. Sur la capture de *Limoniscus violaceus* Müll. à la Sainte-Baume (Var) (Col. Elateridae). [On capture of *Limoniscus violaceus* at Sainte Baume.] Ann Soc Hist Nat Toulon. 23:77.
- Council of the European Community. 1992. Directive 92/43 on the conservation of habitats and of wild fauna and flora. European Community, Brussels.

- Dubois G. 2009. Ecologie des coléoptères saproxyliques : Biologie des populations et conservation d'*Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae). [Ecology of saproxylic beetles: Population and conservation biology of *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae).] [Doctoral thesis]. Rennes: Rennes 1 University.
- Ducasse JJ, Brustel H. 2008. Saproxylic beetles in the Grésigne forest management. *Rev Ecol Terre Vie Suppl.* 10:75–80.
- Ellmauer T. 2005. Entwicklung von Kriterien, Indikatoren und Schwellenwerten zur Beurteilung des Erhaltungszustandes der Natura 2000-Schutzgueter. [Development of criteria, indicators, and thresholds for the evaluation of the conditions of the Natura 2000 protected assets.] Im Auftrag der neun oesterreichischen Bundeslaender des Bundesministerium fuer Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft und der Umweltbundesamt GmbH, Bd. 4: Populaere Schutzobjekt-Steckbriefe, Umweltbundesamt/ Federal Environment Agency - Austria. 268 p.
- European Commission. 2010. Natura 2000 data - the European network of protected sites. <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/natura> Unit Nature & Biodiversity DG Environment.
- Farkač J, Král D, Škorpík M. 2005. Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. [Red List of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates.] AOPK ČR, Praha, 758 pp.
- Fleischer A. 1927–1930. Elateridae, Cerophytidae, Eucnemidae, Throscidae. In: Přehled brouků fauny Československé republiky. [Review of the beetle fauna of the Czechoslovak Republic.] Brno: Moravské Muzeum Zemské. p. 187–201.
- Fröhlich C. 1897. Beitrage zur Fauna von Aschaffenburg. Die Kaefer. [Articles on the fauna of Aschaffenburg. The beetles.] Jena: Gustav Fischer.
- Gemminger M. 1851. Systematische Uebersicht der Kaefer um Muenchen. Ein Beitrag zu den Localfaunen Deutschlands. [Systematic overview of the beetles around Munich. An article on the local fauna of Germany.] Jena: Friedrich Mauke.
- Gibb H, Pettersson RB, Hjältén J, Hilszczański J, Ball JP, Johansson T, Alteglim O, Danell K. 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biol Conserv.* 129:437–450
- Goux N, Brustel H. 2010. Response of saproxylic beetles to the successional change of basal hollows in deciduous trees. *Oral Communication to the 6th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles.* Ljubljana.
- Goux N, Brustel H. *in preparation*. Use of emergence traps to survey *Limoniscus violaceus* (Coleoptera: Elateridae) and saproxylic beetles from hollow trees.
- Goux N, Zagatti P, Brustel H. 2009. Emergence of beetles from hollow trees - habitat requirements for *Limoniscus violaceus* (PWJ Muller, 1821) (Elateridae). In: Saproxylic beetles: Their role and diversity in European woodland and tree habitats - Proceedings of the 5th Symposium and Workshop (Lüneburg, 2008). Sofia–Moscow: Pensoft. p. 133–148.
- Green EF. 1996. Click beetle is spoilt rotten. *English Nature.* 24:10.
- Gutowski JM, Jaroszewicz B. 2001. Catalogue of the fauna of Białowieża Primeval Forest. Instytut Badawczy Leśnictwa. Warszawa, Poland.
- Hansen V. 1924. En ny dansk Smælder. [New danish beetles.] (*Limoniscus violaceus* Müller). *Flora Fauna.* 141–142.

- Horion A. 1953. Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer, Bd. III, Malacodermata, Sternoxia (Elateridae - Throscidae). [Faunistics of the Central European beetles. Vol. III. Malacodermata, Sternoxia (Elateridae - Throscidae).] Eigenverlag Museum Frey, München.
- Husler F, Husler J. 1940. Studien über die Biologie der Elateriden (Schnellkäfer). [Studies of the biology of the elaterids (click beetles).] Mitt Muench Entomol Ges. 30(1):343–397.
- lablokoff AK. 1943. Ethologie de quelques élaterides du massif de Fontainebleau [Ethology of some elaterids from Fontainebleau]. Mem Mus Natl Hist Nat (France). 18(3):83–160.
- Jäch MA. 1994. Rote Liste der gefaehrdeten Kaefer Oesterreichs (Coleoptera). Bd. 2. In: Rote Listen gefaehrddeter Tiere Oesterreichs. [Red List of the endangered beetles of Austria (Coleoptera). Vol. 2. In: Red Lists of endangered animals of Austria.] Moser-Graz. p. 107–200.
- Jagemann E. 1955. Kovaříkovití [Click beetles]- Elateridae. Fauna ČSR. 4. Praha: Československá Akademie.
- Jansson N. 2009. Habitat requirements and preservation of the beetle assemblages associated with hollow oaks. [Doctoral thesis]. Linköping, Sweden: Linköping University.
- Jönsson N, Méndez M, Ranius T. 2004. Nutrient richness of wood mould in tree hollows with the Scarabaeid beetle *Osmoderma eremita*. Anim Biodivers Conserv. 27(2):79–82.
- Jurc M, Ogris N, Pavlin R, Borkovic D. 2008. Forest as a habitat of saproxylic beetles on Natura 2000 sites in Slovenia. Rev Ecol Terre Vie Suppl. 10:61–74.
- Kahlen M. 1987. Nachtrag zur Kaeferfauna Tirols. [Supplement to the beetle fauna of Tirol.] Innsbruck: Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum.
- Kappes H, Topp W. 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in managed broadleaved forest in central Europe. Biodivers Conserv. 13:1905–1924.
- Knoll T. 2009. Natura 2000 Managementplaene/ Beschreibung der Schutzgueter. [Natura 2000 Management plans/description of the protected assets.] <http://www.noel.gv.at>.
- Köhler F. 2001. Veilchenblauer Wurzelhalsschnellkäfer (*Limoniscus violaceus*). In: Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. [Violet Click Beetles (*Limoniscus violaceus*). In: Report responsibilities in Natura 2000 areas. Recommendations on the recording of the species in Appendix II and characterization of the habitat types in Appendix I of the Habitats Directive.] Bonn. p. 298–301.
- Kovács T, Magos G, Urbán L. 2010. Ritka és természetvédelmi szempontból jelentős rovarok (Insecta) a Mátra és Tarnavidék területéről II. [Conservation of rare and significant insects (Insecta) in the territory of Hungary and Tarnavidék II.] Folia Hist Nat Mus Matraensis. 34:221–222.
- Krauß H. 1905. Beitrage zur Koleopterenfauna der Fraenkischen Schweiz. [Articles on the Coleopteran fauna of the Franconian Switzerland (Germany).] Entomol Jahr. 1905:129–161.
- Krištín A. 1992. Elateridae, Cerambycidae a Lucanidae okolia Zvolena a poznámky k ich ekológii. [Elateridae, Cerambycidae and Lucanidae surroundings of Zvolen and notes on their ecology.] Práce Slov entomol spol. 9:51–62.
- Kukuła K, Okarma H, Pawłowski J, Perzanowski K, Ruzicka T, Sandor J, Stanova V, Tasenkevich L, Vlasin M. 2003. Carpathian list of endangered species. Vienna, Austria and Krakow, Poland: WWF International Danube-Carpathian Programme, Vienna, Austria and Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences, Krakow, Poland.
- Laczný M. 2003. Hutelandschaftspflege und Artenschutz mit großen Weidetieren im Naturpark Solling-Vogler. Faunistisch-oekologische Untersuchung der xylobionten Coleoptera. Bericht zum Untersuchungsjahr 2003 sowie 1999 bis 2002. Wissenschaftliche Begleitung zum E+E-

- Vorhaben. Förderprojekt des Bundesamtes für Naturschutz. Unveroeffentlicher Bericht. [Maintenance of pastures and protection of species with large grazing animals in the nature park Solling-Vogler. Faunistic-ecological study of xylobiotic Coleoptera. Report of the study year 2003 as well as 1999 to 2002. Scientific evaluation for the E+E project. Project subsidized by the Federal Agency for Nature Conservation (Germany). Unpublished report.]
- Laibner S. 2000. Elateridae of the Czech and Slovak Republics. Elateridae České a Slovenské republiky. Zlín: Kabourek.
- Lange F. 2005. Interessante Kaeferbeobachtungen in Baden-Württemberg und Suedhessen (2). [Interesting observations of beetles in Baden-Württemberg and South Hesse (2).] Mitt Entomol Ver Stuttg. 40:17–22.
- Leseigneur L. 1972. Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse. [Elaterids beetles of French mainland and Corsica.] Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon, suppl. février 1972.
- Lilleleht V. 1998. Red Data Book of Estonia. Threatened fungi, plants and animals. (Update in 2008). Tartu: Looduskaitse Komisjon.
- Löbl I, Smetana A editors. 2007. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4: Elateroidea, Derodontoidea, Bostrichoidea, Lymexyloidea, Cleroidea and Cucujoidea. Stenstrup: Apollo Books.
- Lucas R. 1919. Coleoptera für 1918 (Mit Nachträgen zu früheren Berichten). [Coleoptera of 1918 (with amendments to earlier reports).] Arch Naturgeschichte. 5:1–287.
- Luce JM. 1996. *Limoniscus violaceus* (Müller P.W., 1821). In: Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention Part I - Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. Strasbourg: Council of Europe. p. 49–52.
- Martin O. 1989. Smaeldere (Coleoptera, Elateridae) fra gammel lovskov i Danmark. [Click beetles (Coleoptera, Elateridae) from old deciduous forests in Denmark.] Entomol Medd. 57(1–2):1–107.
- Mendel H. 1992. *Limoniscus violaceus* (Elateridae) Muller at Bredon Hill N.N.R., Worcestershire. Coleopterist. 1(2):5.
- Mendel H, Owen JA. 1990. *Limoniscus violaceus* (Muller) (Col.: Elateridae), the violet click beetle in Britain. Entomologist. 109(1):43–46.
- Mequignon A. 1930a. Coléoptères de Touraine: Contribution à la faune du département d'Indre- et-Loire et des départements voisins. Annales de la Société entomologique de France. 85:19–36.
- Mequignon A. 1930b. Serricornia. In: Faune des coléoptères du bassin de la Seine. Société Entomologique de France.
- Merkli O, Mertlik J. 2005. Distributional notes and a checklist of click beetles (Coleoptera: Elateridae) from Hungary. Folia Entomologica Hungarica. 66:63–80.
- Mertlik J. 2007a. Faunistické mapy druhů čeledí Cerophytidae, Elateridae, Lissomidae, Melasidae a Throscidae (Coleoptera: Elateroidea) České republiky a Slovenska [The faunistic maps of the family Cerophytidae, Elateridae, Lissomidae, Melasidae and Throscidae (Coleoptera: Elateroidea) of Czech and Slovak Republics]. Permanent electronic publication available from: <http://www.elateridae.com/page.php?idcl=105> (Version: 1.1.2010).
- Mertlik J. 2007b. Result of search for click-beetles *Zorochois kourili* (Roubal, 1936) (Coleoptera: Elateridae). Elateridarium. 1:56–65.

- Mertlik J, Dušánek V. 2006. Description of five new species of click-beetles (Coleoptera, Elateridae) from the Palearctic region with remarks about the distributions 22 additional species. *Folia Heyrovskyana*. 13(4):145–162.
- Mertlik J, Samek H. 2009. First record of four click-beetles (Coleoptera: Elateridae) from Ukraine. *Elateridarium*. 3:30–34.
- Micó E, Quinto J, Briones R, Brustel H, Galante E. 2010. Nueva cita de *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821) (Coleoptera: Elateridae) para la región Mediterránea Ibérica [New record of *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821) (Coleoptera: Elateridae) to the iberian mediterranean region]. *Bol Asoc Esp Entomol*. 34:3–4.
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. 2010 http://www.mma.es/secciones/biodiversidad/rednatura2000/rednatura_espana/pdf/es1300001.pdf.
- Möller G. 2003. Der Veilchenblaue Wurzelhalsschnellkaefer *Limoniscus violaceus* im Norden des Landes Brandenburg und im Saarland. [The Violet Click Beetle *Limoniscus violaceus* in the northern part of the state of Brandenburg and in Saarland.] *Abh Delattinia*. 29:29–35.
- Moning C, Müller J. 2009. Critical forest age thresholds for diversity of lichens, molluscs and birds in temperate beech (*Fagus sylvatica* L.) plant communities. *Ecol Indic*. 9:922–932.
- Müller J, Bußler H, Bense U, Brustel H, Flechtner G, Fowles A, Kahlen M, Möller G, Mühle H, Schmidl J, et al. 2005. Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldoekologie Online*. 2:106–113.
- Müller J, Hothorn T, Pretzsch H. 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *For Ecol Manage*. 242(2–3):297–305.
- Müller PWJ. 1821. Neue Insecten. [New insects.] *Magazin der Entomologie*. 4:184–230.
- Murria F, Murria A. 2004. Presencia de *Limoniscus violaceus* (Muller, 1821) en Aragón (España) (Coleoptera, Elateridae). *Boletín de la SEA*. 35:293.
- Németh O, Merkl O. 2009. Rare saproxylic click beetles in Hungary, distributional records and notes on life history (Coleoptera: Elateridae). *Folia Entomol Hung*. 70(95):97–137.
- Nieto A, Alexander KNA. 2010. European Red List of saproxylic beetles. Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- Oleksa A, Ulrich W, Gawronski R. 2006. Occurrence of the marbled rose-chafer (*Protaetia lugubris* Herbst, Coleoptera, Cetoniidae) in rural avenues in northern Poland. *J Insect Conserv*. 10(3):241–247.
- Palm T. 1972. Die skandinavischen Elateriden-Larven (Coleoptera). [The Scandinavian elaterid larvae (Coleoptera).] *Entomol Scand. Supplement* 1–10:3–63.
- Paulian R. 1988. *Biologie des Coléoptères*. [Beetles biology.] Lechevalier ed. Paris.
- Pečírka J. 1923. Vzácní kovaříci. [Rare elaterids.] *Čas Čs Spol Ent*. 3:7–81.
- Pihl S, Sogaard B, Ejrnæs R, Aude E, Nielsen KE, Dahl K, Laursen JS. 2000. Habitat and species covered by the EEC Habitats Directive. A preliminary assessment of distribution and conservation status in Denmark. NERI Technical Report No. 365. Roskilde, Denmark: NERI.
- Platia G. 1994. *Fauna d'Italia*. Volume 33. Coleoptera Elateridae. Calderini ed. Bologna.
- Ponel P, Matteredne V, Coulthard N, Yvinec JH. 2000. La Tène and Gallo-Roman natural environments and human impact at the Touffréville rural settlement, reconstructed from coleoptera and plant macroremains (Calvados, France). *J Archaeol Sci*. 27:1055–1072.

- Porta A. 1929. Fauna Coleopterorum Italica. Volume III. *Diversicornia*. Familia Elateridae. Piacenza: Stabilimento Tipografico Piacentino.
- Ranius T. 2002. Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Anim Biodivers Conserv*. 25(1):53–68.
- Ranius T, Jansson N. 2002. A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks. *Biodivers Conserv*. 11:1759–1771.
- Rašomavičius V. 2007. Red Data Book of Lithuania. Vilnius: Ministry of the Environmental Protection. [Lietuvos Raudonoji Knyga. 2007. Vilnius: LRAM.].
- Recalde JI. 2010. Lista Roja europea de escarabajos saproxílicos (Coleoptera) presentes en la Península Ibérica: actualización y perspectivas. [Red List of Iberian saproxylic beetles.] *Heteropterus Rev Entomol*. 10(2):157–166.
- Recalde JI, San Martín AF. Saproxylics of Navarra (North Spain): chorology, faunistic and status of noticeable, protected and endangered beetles. Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles; 2003.
- Recalde JI, Sánchez-Ruiz A. 2002. Elateridae (Coleoptera) forestales de Navarra (II). Recaptura de *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821) en la Península Ibérica, y comentarios sobre su distribución, biología y “status”. *Bol SEA*. 30:161–163.
- Redtenbacher L. 1874. Fauna Austriaca. Die Käfer. [Austrian fauna. The beetles.] Wien: Carl Gerold's Sohn.
- Reitter E. 1870. Uebersicht der Käfer-Fauna von Mähren und Silesien. [Overview of the beetle fauna from Moravia and Silesien.] *Vehr. Naturf. Ver. Brünn*, 8, 2: III–VII, 1–195.
- Reitter E. 1905. Elateridae, 1: Elaterini, subtribus Athouina, aus der paläarktischen Fauna. Bestimmungstabelle der europäischen Coleopteren. [Elateridae, 1: Elaterini, subtribus Athouina, from the Palearctic fauna. Identification tables of the European Coleoptera.] 56:14–16.
- Roubal J. 1924. O význačných kovářících [On some rare elaterids]. *Čas čs spol ent*. 21:94–95
- Roubal J. 1936. Katalog Coleopter (Brouků) Slovenska a Podkarpatské Rusi II. [Catalogue of Coleoptera (beetles) of Slovakia and Ruthenia.] Nákladem Učené spol. Šafaříkovy v Bratislavě, 434 pp.
- Rózsay E. 1880. Enumeratio Coleopterorum Posoniensium. Adalék Pozsony rovar-faunájának ismeréthes čsszeállította. [List of beetles of Pozsony. Contribution to the knowledge of the insect fauna of Pozsony.] *Verhandlungen des Vereins für Natur- und Heilkunde zu Pressburg*, Neue folge. 3:26–54.
- Rubel S. 1958. Eesti NSV naksurlased. [Beetles fauna of Estonia.] *Abiks Loodusevaatlejale*. 38:1–40.
- Rudolph VK. 1974. Beitrag zur Kenntnis der Elateridenlarven der Fauna der DDR und der BRD. [Article on the knowledge on the elaterid larvae of the fauna of East Germany and West Germany.] *Zool Jb Syst*. 101:1–151.
- Růžička J, Jansson N, Coskun M. 2006. Complementary description of *Catops hanusi* (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae), with notes on its bionomy and occurrence in Turkey. *Entomol Probl*. 36(2):43–46.
- Schaffrath U. 2003. Erfassung der gesamthessischen Situation des Veilchenblauen Wurzelhalsschnellkäfers *Limoniscus violaceus* (MÜLLER, 1821) sowie die Bewertung der rezenten Vorkommen. [Compilation of the overall situation of the Violet Click Beetle *Limoniscus violaceus* (MÜLLER, 1821) in Hesse and the evaluation of the recent occurrences.] *Artensteckbrief*. www.hessen-forst.de.

- Schimmel R. 1999. Xylobionte Elateriden - Bioindikatoren für wertbestimmende Trophie- und Sukzessionsstrukturen im Biosphärenreservat Pfälzerwald (Coleoptera: Elateridae). [Xylobiotic elaterids. Bioindicators for valuable trophic level and successional structures in biosphere reservations of the Palatinate Forest.] Mitt Pollichia. 86:161–182.
- Serres E, Blanc M. 2010. Nouvelles données sur la biologie et la répartition de *Limoniscus violaceus* (P.W J. Müller, 1821) (Coleoptera, Elateridae) [New data on the biology and distribution of *Limoniscus violaceus*]. Rutilans. 13(1):16–19.
- Shirt DB editor 1987. British Red Data Books, 2. Insects. Peterborough: Nature Conservancy Council.
- Stiller V. 1918. Über Vorkommen und Fang kroatischer Ameisengäste und anderer Käfer (mit Beschreibung einer neuen *Agrilus*ioim). [On the occurrence and capture of Croatian ant-inquilines and other beetles (with a description of a new *Agrilus* species).] Entomol Bl. 14:126–136.
- Stoltze M, Pihl S. 1998. Rødliste 1997 over planter og dyr i Danmark [1997 Red List of plants and animals in Denmark]. Miljø- og Energiministeriet, Danmarks Miljøundersøgelser og Skov- og Naturstyrelsen.
- Svensson GP, Larsson MC, Hedin J. 2004. Attraction of the larval predator *Elater ferrugineus* to the sex pheromone of its prey, *Osmoderma eremita*, and its implication for conservation biology. J Chem Ecol. 30(2):353–363.
- Svensson GP, Oleksa A, Gawronski R, Lassance JM, Larsson MC. 2009. Enantiomeric conservation of the male-produced sex pheromone facilitates monitoring of threatened European hermit beetles (*Osmoderma* spp.). Entomol Exp Appl. 133(3):276–282.
- Sverdrup-Thygeson A, Skarpaas O, Odegaard F. 2010. Hollow oaks and beetle conservation: the significance of the surroundings. Biodivers Conserv. 19(3):837–852.
- Telnov D. 2004. Check-list of Latvian beetles (Insecta: Coleoptera). In: Compendium of Latvian Coleoptera. Riga. p. 1–140.
- Telnov D. 2010. Addenda to the check-list of Latvian beetles (Insecta: Coleoptera). <http://leb.daba.lv/Coleoptera.htm>.
- Tsinkevich VA, Aleksandrowicz OR, Lukashenya MA. 2005. Addition to the checklist of beetles (Coleoptera) for the Belarusian part of the Bialowieza Primeval Forest. Balt J Coleopterol. 5(2):147–160.
- Van Edmen FL. 1945. Larvae of British beetles. V. Elateridae. Entomol Mon Mag. 81:13–37.
- Vrezec A, Pirnat A, Kapla A, Šalamun A. 2007. Zasnova spremljanja stanja populacij izbranih ciljnih vrst hroščev vključno z dopolnitvijo predloga območij za vključitev v omrežje NATURA 2000 (prvo delno poročilo). [Design of the monitoring of populations of target species of beetles, including the completion of proposed sites for inclusion in NATURA 2000 (first part of the report).]
- Wagner A. 1986. Funde seltener Käferarten aus dem noerdlichen Burgenland und dem angrenzenden Gebiet von Niederoesterreich. [Findings of rare beetles in the northern Burgenland and the bordering area of Lower Austria.] Entomol Bl. 82(3):179–184.
- Whitehead PF. 1998. Compost bins and other artificially created biotopes as biological conservation agents for xylophilous Coleoptera. Entomol Gaz. 49:257–260.
- Whitehead PF. 2003. Current knowledge of the Violet Click Beetle *Limoniscus violaceus* (P. W. J. Müller. 1821) (Col., Elateridae) in Britain. In: Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles. Royal Holloway: University of London: Peoples' Trust for Endangered Species. p. 57–65.

- Wikars LO, Sahlin E, Ranius T. 2005. A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway Spruce. *Can Entomol.* 137:304–324.
- Zabransky P. 1998. Der Lainzer Tiergarten als Refugium für gefährdete xylobionte Käfer (Coleoptera). [The zoo of Lainz as a refuge for endangered xylobiotic beetles (Coleoptera).] *Z Arbeitsgem Osterr Entomol.* 50(3–4):95–117.
- Zach P. 2003. The occurrence and conservation status of *Limoniscus violaceus* and *Ampedus quadrisignatus* (Coleoptera, Elateridae) in Central Slovakia. In: Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles. Royal Holloway, University of London: Peoples' Trust for Endangered Species. p. 12–16.
- Zach P, Holecová M. 1998. Saproxylické chrobáky (Coleoptera) v prírodnom a hospodárskom lese: odchyt do nárazových lapačov. [Saproxylic beetles (Coleoptera) in natural and commercial forest: Capturing in barrier insect trap.] *Folia Faun Slovaca.* 3:97–106

Appendix 1: Localities with findings of *L. violaceus* with year and author of the record.

Austria :

Lower Austria: AT1220000: Laxenburg (Laxenburger Park im FFH-Gebiet) (A. Wagner 1959) - AT1211A00: Purkersdorf b. Wien (C. Rogenhofer 1874) - AT1207A00: Surroundings of Senftenberg a. d. Krems (P. Zabransky 1988, 2010) - AT1205A00: Wachau, Maria Langegg a. d. Donau (P. Zabransky 1988) - **Tirol:** noSCI: Reutte (H. Knabl 1920) - **Vienna:** AT1302000: Lainzer Tiergarten (M. Egger 1992, 1998; R. Schönmann Unknown)

Bulgaria :

Sandanski : noSCI : Lebnitsa village env., Lebnitsa Valley (P. Kyliès 2006)

Croatia:

noSCI: Zagreb (Unknown 1918)

Czech Republic:

Data were compiled with help of Karel Chobot (Agency for Nature Conservation and Landscape Protection of the Czech Republic, Praha, Czech Republic).

Jihočeský kraj: CZ0314126: Baba hill (J. Mertlik 2009), Malý Kameník (S. Bílý 1984), Velký Kameník (E. Kučera 1990; J. Mertlik 2009) – **Jihomoravský kraj:** CZ0624095: Podmolí, Kozí hřbet (J. Mertlik 2009), U Doutné skály (Anonymus 1999), Bílý kříž (M. Škorpík 2000), Bitov (K. Zdeněk 2001; J. Hron 1988, 1993; M. Škorpík 1988; Z. Kraus 1988) - CZ0624096: Braitava (Anonymus 1997; D. Vacík 1999; J. Smolík 1989; M. Škorpík 1988, 1989; Z. Kraus 1989, 1997, 1999) - CZ0624130: Horní rybník -Svitavy (Unknown 1953) - CZ0624132: Jelení skok (J. Mertlik 2004, 2005, 2006), Nový Hrad (J. Mertlik 2001, 2003, 2004), Starý Hrad (J. Mertlik 2003), Adamov (J. Mertlik 2000, 2006 ; S. Radovan 2004) – noSCI: Kančí obora (A. Krása 2006, Š. Vodka 2006), Sokolí - Heroltice (J. Mertlik 2003), Výří skály, Veverská Bítýška (L. Forch and J. Mertlik 2003), Boskovice (J. Mertlik 2006), Břeclav- Pohansko (M. Hoskovec 2002), Buchlovice, Holý kopec hill (M. Škorpík 2006) – **Středočeský kraj:** CZ0214008: Lánská obora (K. Rébl 1982, 1988, 1995), Myší díra (J. Mertlik 1982, 1988, 1995), V Hrozném (J. Mertlik 2006), Vlčina hill (J. Mertlik 2009) - CZ021401: NPR Týřov (I. Jeniš 1988; J. Januš, J. Velc, P. Horsák, Z. Chalupa and P. Štěpánek 2009), Oupořský potok (Anonymus 1989; J. Mertlik 1989; M. Nikodým 1989, 1994), Průhoněk - Týřov (J. Mertlik 1989), Týřovické skály (J. Pavlíček 1987; K. Rébl 1988, 1990; M. Nikodým 1988; P. Pouzner 1987, 1988; S. Bílý 1986), Týřovické skály (J. Mertlik 1986, 1987, 1988, 1990, 1998, 1999, 2009), Vápenný vrch (Týřovice) (J. Mertlik 1989), Velká Pleš (Týřovice) (L. Forch and J. Mertlik 1998), Úpoř (Broumy) (J. Mertlik 1989) - noSCI: Zbraslav - Závist (R. Rous 1953) **Ústecký kraj:** CZ0424127: Černice - Jezeří (J. Mertlik 2008), Jezerka (L. Forch and J. Mertlik 2003; J. Mertlik

2003,2008,2009) - **Kraj Vysočina**: CZ0613816: Náměšť nad Oslavou - Obora (J. Vávra 1987, 1999, 2000; M. Hruška 1988; M. Škorpík 1992; T. Sitek 1991), Náměšťská obora (J. Mertlik 1987,1988,1991,1992,1999,2000,2003,2009; M. Hruška and L. Pechová 1987) - noSCI: Mohelno Velká Skála (V. Dušánek and B. Zbuzek 2004, J. Mertlik 2006)

Denmark

Roskilde Fjord: noSCI Bognae Storskov (Unknown 1924)

France

Auvergne (Allier): FR8301021: Forêt de Tronçais (J. Chassain 1967, 1971 ; L. Velle 2009 ; M. Blanc 2010) - FR8301015: Châtel-de Neuve (L. Velle 2009) - **Centre (Indre-et-Loire)**: noSCI : Forêt de Loches (E. Rivalier 1936 ; Mequignon 1906; A. Ville 2007) - **Centre (Loir-et-Cher)** : FR2402001: Forêt de Boulogne, Marchais aulneux (A.K. Iablokoff 1938) - **Ile de France (Seine-et Marne)** : FR110079 : Massif de Fontainebleau (D. Belin 1995, 1996 ; M. Bonnaire 1904 ; N. Gouix 2008 R. De Boubers 1937, 1943 ; A.K. Iablokoff 1936 ; J. Chassain 1968 ; L. Casset 1993 ; L. Bedel 1922) - **Midi-Pyrénées (Aveyron)** : FR7302001 : Bertholène - Château des Bourines (H. Brustel 2003 ; Gouix 2008), Bertholène - Devèze du Tourriol (H. Brustel 2007 ; Gouix 2008) - **Midi-Pyrénées (Gers)** : FR7300897: Simorre (B. Calmont 2009) - **Midi-Pyrénées (Lot)** : FR7300905 Vieux Chênes de Cantegrel (F. Burle 1991, 1993) - FR7300906 : Vieux Chênes de la Pannonie (F. Burle 1991 ; N. Gouix and H. Brustel 2007) - FR7300907 : Vieux Chênes des Imbards (D. Delpy 1989, 1991, 1992, 1993, 1999 ; N. Gouix and H. Brustel 2007) - **Midi-Pyrénées (Tarn)**: FR7300951 : Forêt de la Grésigne (H. Brustel 1997, 1998, 2000, 2005; J. Delnatte 2004 ; J. Rabil 1973, 1974, 1975; N. Gouix 2007, 2008) - **Picardie (Oise)** - FR2200382 : Massif forestier de Compiègne (P. Francois 1906 ; A.K. Iablokoff 1936 ; H. Brustel 2008 ; N. Gouix 2008) - FR2200377 : Massif forestier de Hez Froidmont et Mont César (Clermont 1934) - **Provence-Alpes-Côte d'Azur (Alpes-Maritimes)** : noSCI: La pia (Tende) (Levasseur 1969) - **Provence-Alpes-Côte d'Azur (Var)** - FR9301606 : Massif de la Sainte Baume (G. Condillier 1937 ; H. Brustel 2008 ; N. Gouix 2008) - FR9301622 : Massif des maures, la Garde Freinet (C. Alonzo, C. Morin, P. Bonnaud and E. Serres 2009)

Germany

Bavaria: DE7934302: Eichelgarten im Forstenrieder Park (C. Wurst 1994) - noSCI: Egloffstein, Fränkische Schweiz (Hammon 1905), Fasanerie, Aschaffenburg (Dr. Flach and Döbner 1897), Surroundings of Munich (Unknown 1851), Surroundings of Regensburg (Unknown 1953) – **Brandenburg**: DE2849302: Melzower Forst, Faule Ort (G. Möller 2003) - DE2948304: Schorfheide Chorin, Poratzer Moränenlandschaft, Angermünde, Joachimsthal (H. Müller-Pankow and Schallehn 1925), Chorin (Höhne 1923; J. Neresheimer 1925), Glambeck (J. Neresheimer and Wagner 1934), Melzow (J. Neresheimer 1940) - noSCI: Eberswalde (Quedenfeldt 1884), Neustadt-Eberswalde (Fischer and Habelmann 1857) – **Hesse**: DE4720304: Edersee-Steilhänge, Waldeck (Unknown 1996, 2002, 2003)- DE6017304: Mönchbruch von Mörfelden u.Rüsselsheim u.Gundwiesen von Mörfelden,

Frankfurter Wald (C. v. Heyden 1850), Groß-Gerau (F. Lange 2004; F. Lange, A. Jarzabek-Müller, T. Tolasch, H. Bussler and J. Müller 2005; M. Niehuis 1979), Mörfeldener Forest (Unknown 1977) - DE6018305: Kranichsteiner Forst (Unknown 1956, 2001) - DE6417350: Reliktwald Lampertheim und Sandrasen untere Wildbahn (Unknown 1996) – noSCI: Ortenberg-Lißberg am Vogelsberg (Bose 1862), Speierskopf, Wiesbaden (Fuchs 1904), Wiesbaden-Neroberg (Herber 1850, 1885; Unknown 1906) - **Lower Saxony**: DE4222331: Wälder im südlichen Solling, Naturpark Solling-Vogler, Northeim district (M. Laczny 2001, Unknown 1994) - **Rhineland-Palatinate**: DE6405303: Urwald von Taben, Taben-Rodt - Steilhangwäldern an der Unteren Saar (F. Köhler 1995; G. Möller 2003) – **Saarland**: DE6405302: Saarhölzbachtal - Zunkelsbruch, Wollscheidkopf (G. Möller 2003) - DE6505301: Steilhänge der Saar, Vogelfelsen (G. Möller 2003) - **Saxony-Anhalt**: DE3635302: Colbitzer Lindenwald (C. Bayer 1998)

Great Britain

Gloucestershire: UK0030135: Dixon Wood (P. Whitehead 1998) – **Windsor**: UK0012586: Windsor Forest, Highstanding Hill (A.A. Allen 1937, 1981; A.A. Allen and B.A. Cooper 1947; A.A. Allen and G. Shephard 1972; A.B. Drane 1985; A.B. Drane and P.J. Hodge 1987; D.A. Porter 1986; H. Mendel and J.A. Owen 1984, 1989; J.A. Owen 1983, 1988; P. Cook 1972, 1986, 1987, 1988; H. Mendel and D. Harvey 2010) - **Worcestershire**: UK0012587: Bredon Hill (H. Mendel 1989, 1991; P. Whitehead 1999, 2000, 2001)

Greece

Larissa – noSCI: Stomio - Mont Ossa (M. Egger 1994) - **Peloponnese** – noSCI: 16 Km South-West of Megalópi, Paradísia env. (T. Kopecký and J. Mertlik 1995) - **Trikala** - Meteores – noSCI: Vlahava (H. Brustel 2010)

Hungary

Budapest: HUDI20009: Sötét-vágás (L. Illiczky, T. Németh and N. Rhamé 2009) - **Fejér**: HUDI30001: Gánt, Cseresznyés-völgy (A. Kotán, T. Németh, G. Seres and N. Rhamé 2010), Gánt, Fáni-völgy (L. Illiczky and T. Németh and N. Rhamé 2008) - **Győr-Moson-Sopron**: HUFH20001: Rőjtökmuzsaj, Nagyerdő (B. Szelenczey 2008) - **Heves**: HUBN20047: Parád, Disznó-tető (T. Kovács and G. Magos 2010) - HUBN20048: Gyöngyöstarján, Ezerháztető (T. Kovács and L. Urbán 2009), Gyöngyöstarján, Világos-hegy (G. Magos and L. Urbán 2010) - HUBN20049: Mátrászentimre, Csóka-kő (T. Kovács, G. Magos and L. Urbán 2010), Mátrászentimre, Som-bükk (T. Kovács, G. Magos and L. Urbán 2009) - noSCI: HU10 _ Kismána, Sánc-bérc (T. Kovács, G. Magos and L. Urbán 2009), Markaz, Cseres-bérc (T. Kovács, G. Magos and L. Urbán 2009), Parád, Som-hegy (T. Kovács and G. Magos 2010), Recsk, Cserepes-tető (T. Kovács, G. Magos and L. Urbán 2009; T. Kovács, G. Magos, O. Merkl and T. Németh 2010), Gyöngyössolymos, Eremény-tető (T. Kovács 2009), Nagy-Tölgyes-bérc (T. Kovács 2008), Vérc-verés (T. Kovács, G. Magos and L. Urbán 2010) - **Komárom-Esztergom**: HUDI20020: Bajót, Péliföldszentkereszt (A. Grabant, Z György, O. Merkl and T. Németh 2008) - **Pest**: HUDI20008: Márianosztra, Nagy-vadálló (A. Kotán and T. Németh 2009), Nagymaros, Rigó-hegy (A. Kotán, O. Merkl and T. Németh 2008),

Nagymaros, Szt. Mihály-hegy (A. Kotán and T. Németh 2008; Mertlik 1996) - HUDI20023: Gödöllő, Faház-tető (A. Grabant, Z. György, O. Merkl and T. Németh 2008), Juharos (S. Illiczky, O. Merkl, T. Németh and V. Szénási 2008; A. Kotán, L. Náday, T. Németh and V. Szénási 2010), Isaszeg, Mártonberki-erdő (A. Kotán and V. Szénási 2009), Isaszeg, Sikló-völgy (Zs. Fáni, A. Kotán, T. Németh and V. Szénási 2008), Valkó, Erzsébet-pihenő (A. Kotán and V. Szénási 2009), Valkó, Szent Pál-hegy (A. Grabant, Z. György, O. Merkl and T. Németh 2008) - HUDI20038: Vác, Naszály (A. Kotán and T. Németh 2008) - HUDI20039: Leányfalu, Kis-Hortoba (A. Kotán and T. Németh 2007; A. Kotán, O. Merkl, T. Németh and N. Rahmé 2007; Gy. Németh, T. Németh, N. Rahmé and B. Szelenczey 2007; S. Illiczky, A. Kotán, T. Németh and K. Székely 2007; Z. György, A. Grabant, O. Merkl and T. Németh 2008), Szentendre, Király-völgy (P. Bartha 1990)

Poland/ Belarus

West Pomeranian Voivodeship: noSCI: Bielinek on the Odra River (Zumpt 1920) - **Podlasie/ Grodno:** noSCI: Białowieża Forest (E. Wroblewski 1870)

Romania

Mures: noSCI: Mociar Forest - Solovastru (I. Petru 2008), Vanători (Unknown 1932) – **Banat:** noSCI: Băile Herculane (Unknown 1953)

Slovakia

Slovakia centr.: noSCI: Babiná village env., Mäsiarsky bok reservation (J. Mertlik 1984), Krupinská planina (plateau), Čabrad' castle env., Kováčovo hill (M. Samek 2003), Krupinská planina (plateau), Čebovce village env., Pri kaplnke (L. Kašovský 2003), Krupinská planina (plateau), Modrý Kameň env. (castle) (I. Jeniš 1990), Pohronský Inovec Mts., Nová Baňa city env., Dievčia skala (rock) (J. Mertlik 1993), Pohronský Inovec Mts., Nová Baňa city env., Dievčia skala (rock) (V. Dušánek 1998), Poľana Mts., Detva city env., Kalamárka hill (J. Lakota 1998), Rimavská Sobota city env. (I. Jeniš and R. Fornůšek 1987), Rimavská Sobota city env., near Malé Teriakovce village (R. Rous 1955), Štiavnické vrchy Mts., 3 km N of Krupiná city, Nová hora (J. Mertlik 1984, 1986, 1988, 1993, 1998, 2001), Gemer (J. Roubal 1930), Štiavnické vrchy Mts., Hodruša-Hámre village env., Kašivárová hill (J. Mertlik 2002), Tekovská Breznica village env. (O. Šauša 2004), Teplý Vrch village, near ruin of Blh castle (V. Dušánek 1999), Vtáčnik Mts., Nová Baňa city env., Gupňa hill (J. Mertlik 2001, 2002), Zvolen env. (A. Olexa 1993; M. Kuboň 1962; A. Olexa 1951, 1952, 1953, 1954, 1955; Hála 1986; P. Čechovský 1986), Cerová vrchovina (highlands), Hajnáčka village env. (I. Smatana 1994; T. Lackner 2000), Cerová vrchovina (highlands), Hajnáčka village env., Zaboda hill (A. Sedláček 2003; J. Mertlik 2002), Javorie Mts., Zvolen city env. (Hála and Antonín Trmal 1986; Vít. Kubáň 1986), Mts., Zvolen city env., Veľký vrch hill, (J. Mertlik 2001), Kremnické vrchy Mts., Budča village env., forest west of Budča village (J. Vávra 1987) - SKUEV0245: Kremnické vrchy Mts., Hronská Dúbrava railway station env., Boky reservation (J. Vávra 1992; J. Mertlik 1988, 1999, 2003) - SKUEV0263: Štiavnické vrchy Mts., Hodruša-Hámre village env., Richnava hill (J. Mertlik 2001) - SKUEV0357: Cerová vrchovina (highlands), Hajnáčka village env.,

Ragáč hill (J. Vávra 1993), Cerová vrchovina (highlands), Hajnáčka village env., Šaština – Ostrá skala (rock) (D. Vacík 2003; L. Kašovský 2003) - **Slovakia mer.:** noSCI: Šahy, Tešmak villege env. (V. Dušánek 1996) - SKUEV0184: Kamenica nad Hronom village env., Kováčovské Kopce hills (J. Mertlik 1984; J. Vávra 1988) - **Slovakia occ.** – noSCI: _ SK28 _ Bratislava city env. (P. Hlavenka and A. Trmal 1992), Malé Karpaty Mts., Bratislava city env., Kamzík hill (O. Šauša 2000), Malé Karpaty Mts., Častá village env., Červený Kameň hill (Habarta 2002), Malé Karpaty Mts., Plavecké Podhradie village env., Pohanská (hill) (J. Mertlik 2003), Malé Karpaty Mts., Svätý Jur village env. (Unknown Unknown), Považský Inovec Mts., Nová Lehota village env., Dubový vršok hill (J. Mertlik 2003), Považský Inovec Mts., Nová Lehota village env., Švihov hill (J. Mertlik 2003), Štiavnické vrchy Mts., Žemberovce env., Husárka hill (V. Kubáň 1996), Strážovské vrchy Mts., Ľutov village env. (Bradlo Mt. env.) (O. Šauša 2006), Tríbeč Mts., Jelenec village env., Gýmeš hill, Studený hrad (J. Mertlik 1997), Tríbeč Mts., Nitra city, Zobor hill (J. Vávra 1992) - SKUEV0104: Jurský Šúr village env. (M. Hruška 1986) - SKUEV0174: _ SK30 _ Dubová env., easterly of road Modra village – Častá village (V. Kubáň 1988, 1994, 1995), Pezinok city, Dubová (O. Nakládal 2002) - SKUEV0279: Bratislava city env., Svätý Jur village, Panónsky háj reservation (V. Kubáň 1987) - **Slovakia or.** – noSCI: Košice city env. (Unknown 1936), Petrovce village env. (Lohaj leg. 1992; I. Smatana 1992), Remetské Hámre village env. (A. Olexa 1957), Šivetice village, Muteň hill. (J. Lahoda 2009), Slanské vrchy Mts., Kokošovce village env., Sigort hill (J. Mertlik 2007), Slanské vrchy Mts., Podhradík village env., Dubová hora hill (J. Mertlik 2003), Slovenský kras (karst plateau), Vihorlat Mts., Vinné village env., Vinianský hradný vrch (hill) (P. Holický 2007) - SKUEV0225: Muránska planina (plateau), Muráň city env., Poludnica reservation (M. Škorpík 2002)

Slovenia

Štajerska: noSCI: Lenart v slovenskih Goricah near Maribor (leg. J. N. Spitzky, before 1871 1871)

Spain

Aragon (Huesca): noSCI: Atós (Murria and Murria 2004) - **Asturias :** ES1300001 ?: Picos de Europa Province de Cantabria, Liebana (L. Gaudin 1930) - **Castilla-La Mancha (Ciudad Real) :** noSCI: Parque Nacional de Cabañeros (Micó, Quinto y Briones 2009) - **Castilla-Leon (Soria):** ES4170138: Puerto del Madero (J.I. Recalde and A. F. San Martín 2010) – **Navarra:** ES2200021: Sierra de Andía (Lezaun) (J. I. Recalde and A. Sánchez-Ruiz 2001) – noSCI: Valle de Goñi (J. I. Recalde and A. Sánchez-Ruiz 1999)

Turkey

Erdemli noSCI: Derbent. 30 km N Erdemli. (N. Jansson and M. Coskun 2005), İçel, Erdemli env.8 Km au Nord Ouest de Arslanli (J. Mertlik 1995), Kizilen. 50 km N from Erdemli (N. Jansson and M. Coskun 2005) - **Isparta** noSCI: 50 km south of Egirdir, Kovada golu (lake) (C. Wurst 1991), Davraz Dağı, Yukarigökdere env. (J. Mertlik 2001) - **Manisa** noSCI: 40 km South of Balıkesir (J. Mertlik 2002)

Ukraine

Zakarpattia: noSCI: Perechyn - Vorochevo, Plishka Mt. (J. Mertlik 2009)

Section III. MÉTHODES POUR LE SUIVI DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Chapitre I. UTILISATION DU PIÈGE À EMERGENCE POUR LE SUIVI

DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Use of emergence traps to survey *Limoniscus violaceus* (Coleoptera: Elateridae) from hollow trees.

Goux Nicolas ^{a,b} Brustel Hervé ^b

^a Conservatoire Régional des Espaces Naturels de Midi Pyrénées, 75 voie du Toec, 31076 Toulouse, Cedex 03, France; ^b Ecole d'ingénieurs de Purpan, Université de Toulouse, 75 voie du Toec, 31076 Toulouse, Cedex 03, France

Abstract: The study of insects inhabiting basal hollow trees presents a methodological challenge inducing the fact that there is very little research done on fauna of this habitat. Yet, many endangered saproxylic species only develop in cavities located at ground level. The most emblematic species of the kind is the Violet Click Beetle (*Limoniscus violaceus*), included in Annex II of the EU "Habitats" Directive. Surveys have been conducted in 5 Natura 2000 areas using emergence traps. A total of 377 beetle species, including 231 saproxylics, have been identified. Five are considered threatened and are registered on the European red list of saproxylic beetles and three are included in Annex II of the "Habitats" Directive. Among 191 trees studied, 33 revealed presence *Limoniscus violaceus*. Sampling efforts required to detect at least one specimen have been evaluated. Based on results of our activity, we recommend sampling a minimum of 20 hollow trees in April and May by means of emergence traps to obtain a meaningful survey on the presence of the Violet Click Beetle.

Keywords: *Limoniscus violaceus*; Emergence traps; Basal cavity; Monitoring; Saproxylic beetles; Natura 2000.

Résumé: L'étude des insectes dépendants des cavités basses d'arbres représente un challenge méthodologique expliquant le peu d'études disponibles sur la faune de cet habitat. Pourtant, plusieurs espèces menacées se développent spécifiquement dans ce type de cavité. La plus emblématique d'entre elles est le taupin violacé (*Limoniscus violaceus*), inscrite en annexe II de la directive « Habitats ». Une recherche des cavités habitées par l'espèce a été effectuée dans 5 sites Natura 2000 français à l'aide de pièges à émergence. Un total de 377 coléoptères dont 231 saproxyliques a été identifié. Cinq d'entre eux sont considérés menacés en Europe et 3 sont inscrits en Annexe II de la directive « Habitats ». Parmi 191 arbres échantillonnés, 33 ont révélé la présence de *Limoniscus violaceus*. L'effort d'échantillonnage requis pour détecter au moins un individu a été évalué. Sur la base des résultats obtenus, nous recommandons l'étude d'au moins 20 arbres à cavité par piégeage à émergence en avril et mai pour détecter *Limoniscus violaceus*.

Mots-clés: *Limoniscus violaceus*; Piège à émergence; Cavités basses; Suivi; Coléoptères saproxyliques; Natura 2000.

1. INTRODUCTION

The Violet Click Beetle *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821)(Coleoptera, Elateridae) is an endangered saproxylic species (Nieto & Alexander, 2010) and a high priority in biodiversity conservation of European woodland. It is considered a flagship species amongst saproxylic fauna of basal hollow trees. Although the species is listed in Annex II of the “Habitats” Directive (Council of the European Community, 1992) very few studies have been conducted mainly due to the difficulty in locating and monitoring its populations. Despite its habitat requirements being still poorly known, authors agree on the importance of the quality (dampness, organic composition, compactness) of the substrate necessary to the species’ conservation (Goux *et al.*, 2009; Zach, 2003; Whitehead, 2003; Mendel & Owen, 1990).

Currently, commonly used methods to study basal hollow tree saproxylic beetles and especially *Limoniscus violaceus* are sifting or examination of wood mould (Table 1). These inexpensive methods allow direct assessment of the species presence (Köhler, 2001). Unlike bigger coleopteran species (Dubois, 2009; Jönsson *et al.*, 2004; Oleksa *et al.*, 2006), frass of *Limoniscus violaceus* are unidentifiable. The larva is well described (Whitehead, 2003) but due to its cryptic way of life, these methods involve highly experienced entomologists (Müller *et al.*, 2007) and good accessibility to wood-mould. In common with the use of vacuum cleaning (Bußler & Müller, 2009), sifting and examination of the wood-mould give a picture of the species assemblage at a given moment. Many larvae or fragments are unidentifiable and small species are underestimated (Ranius & Jansson, 2002). Consequently, these methods are not considered as best suited to study species assemblages and will be preferred for searching for focal species. The major disadvantage is their intrusiveness resulting inducing partial destruction of the habitat. Some authors recommend to ensure each stratum is separated during the sampling to avoid the risk of mixing layers of different composition (Zach, 2003).

To study species assemblages, the flight interception trap is usually preferred. First designed to study flying beetles, especially scolytids (Chapman & Kinghorn, 1955), the use of unbaited flight interception traps, installed in front of the opening of a cavity (Jansson, 2009; Ranius, 2002; Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010), could be effective even for cryptic species (Bußler & Müller, 2009). The main drawback is its lack of selectivity in catching species inhabiting the cavity (Ranius & Jansson, 2002). Furthermore, the possibility of setting up flight interception traps depends on the position of the entrance to the cavity. In case of an entrance located at ground level, this method is less convenient because many beetles leave the cavity walking on the ground or up the trunk. Attractive compounds such as pheromone or fermented liquid may increase the probability of detecting species (Larsson & Svensson, 2009; Svensson *et al.*, 2004; Bouget *et al.*, 2009). Unfortunately, no such compound has yet been identified to attract *Limoniscus violaceus*. Consequently, an important sampling effort is required to increase chances of detecting a specimen of *L. violaceus* with this kind of trap, due to its low dispersive behaviour (Köhler, 2001). Flight Interception traps are often combined with pitfalls (Jansson, 2009; Ranius, 2002). A pitfall trap is more selective but cannot be used in numerous cavities with a narrow opening or inaccessible wood-mould (Ranius & Jansson, 2002). Moreover, as basal cavities are frequently visited by small mammals, pitfalls are often excavated or filled with woody debris (Köhler, 2001). For these reasons, it was judged unsuitable for research (Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010).

Table1: Features of different methods used to record *Limoniscus violaceus*.

Method	Intrusivness	Selectivity	Probability to detect a specimen in a <i>L. violaceus</i> occupied cavity	Interest in studies of species' assemblages	Effective duration	Possibility to studied all kind of basal cavities	Sensitivity to damagers
Examination of wood mould	Important Require to manipulate the wood-mould habitat	Important Only specimens living inside the cavity are recorded.	Important Required an highly experienced entomologist: Larvae, body debris or imago could be identified	Very low Only imagoes, big beetles' body corps and few larvae are identifiable at a point time. Little species are underestimates.	Point time	Medium Only cavities with important opening and accessible wood-mould could be studied	Nonexistent
Interception flight trap	Nonexistent Indirect interaction with the wood-mould habitat	Low All specimens flying around the cavity could be recorded.	Medium Specimens walk on ground or trunk before to flight.	Medium Does not inform about ecological provenance of specimens	Continuously during a season	Low All kind of cavities could be studied but it is difficult to setup the trap at ground level	Important At ground level, sensitive to boar and others mammals
Pitfall trap	Low Only a little wood-mould manipulation is required for the trap setup	Important Only specimens living inside the cavity are recorded.	Important Due to chance that a specimen fall into the trap	Important Only specimens living inside the cavity are recorded.	Continuously during a season	Medium Only cavities with important opening and accessible wood-mould could be studied	Important Often filled with wood-mould or removed due to vertebrate activity.
Emergence trap	Nonexistent Indirect interaction with the wood-mould habitat	Important Only specimens leaving the cavity are recorded	Important All specimens leaving the cavity are recorded	Important All specimens leaving the cavity are recorded	Continuously during a season	Important All kind of cavities could be studied.	Medium Need a protection against boar.
Beating	Non existent	Low	---	No	Point time	---	Non existent
Sweep net	Non existent	Low	---	No	Point time	---	Non existent

Bibliographic resources about *Limoniscus violaceus* records: Examination of wood-mould: (Allen 1937; Iablokoff 1943; Husler and Husler 1940; Mequignon 1930; Merkl and Mertlik 2005; Mertlik 2007; Mertlik and Dušánek 2006; Mertlik and Platia 2008; Mertlik and Samek 2009; Murria and Murria 2004; Németh and Merkl 2009; Serres and Blanc 2010; Whitehead 2003; Zach 2003; Köhler 2001; Brustel and Clary 2000; Brustel *et al.* 2004; Mendel and Owen 1990; Bedel 1906) **Interception flight trap:** (Köhler 2001) **Pitfall trap:** (Růžicka *et al.* 2006) **Emergence trap:**(Gouix *et al.* 2009; Köhler 2001) **Beating:** (Delpy and Burle 1992; Mendel and Owen 1990; Recalde and Sánchez-Ruiz 2002) **Sweep net:**(Condrillier 1939-1940)

As scientists need standardized and replicable methods (Bouget *et al.*, 2008a) and in order to lower intrusiveness and provide high selectivity, emergence traps were developed and tested in several Natura 2000 sites in France. The main objectives of the study were to detect *L. violaceus* in a way increasing knowledge of their habitat requirements and helping identify species assemblages in basal cavities. This paper presents and assesses the efficiency of the method in the area of conservation monitoring of *Limoniscus violaceus*.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 STUDY AREA

Our study took place in five Natura 2000 areas in France. Four of them are managed by the National Forest Office: “Forêt de la Grésigne” (FR7300951), “Massif de Fontainebleau” (FR1100795), “Massif forestier de Compiègne, Laigue” (FR2200382) and “Massif de la Sainte Baume” (FR9301606). One is a private pasture woodland : “Vieux arbres de la haute vallée de l'Aveyron et des abords du Causse Comtal” (FR7302001). All these sites are subject to the EU “Habitats” Directive due to the presence of *Limoniscus violaceus*.

2.2 METHODS

The cavity emergence trap consists of a white nylon mesh covering the opening of the cavity, a plastic tube and a container (Figure 1). The mesh opening is 500 * 600 µm. A white net is preferred to a black net as to minimize our influence on shading of the cavity. A plastic collector tube (7*3.5 cm) is fastened to the net with sticky tape. A plastic clamp collar is setup above the tape to avoid it coming unstuck due to dampness. The collector tube and container are assembled. The trap is stapled to the bark with 6 mm high clamps. At ground level, the net is buried 20 cm deep. Traps have been set up from early April to end of August and checked weekly during April, biweekly in May and June and monthly for the rest of the period. The sampling may be considered without the use of a conservative agent in the collector if the goal is only to detect *Limoniscus violaceus*. The species’ mobility does not permit specimens to leave the collector (*personal observation*). As we also project to study species assemblages living inside cavities in order to identify indicator species for *Limoniscus violaceus*, the use of a conservative agent is preferred due to many species able to leave the collector and risk of attract a predator (*e.g.* Cleridae) that damage collected specimens.

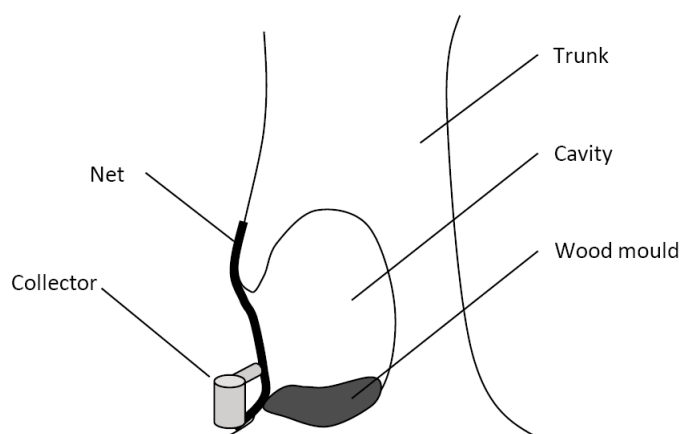


Figure 1: Cavity emergence trap

Sampling was undertaken in 2007 and 2008. A total of 200 hollow trees (153 *Quercus*; 27 *Fagus sylvatica*; 3 *Carpinus betulus*; 4 *Acer sp.*; 3 *Tilia sp.*) were sampled (Table 2). Only hollows located at the base of trunks, at ground level and containing wood mould, were studied. Cavities were chosen randomly in order to be unaffected by the experience of the person conducting the sampling. Identification of the beetles was realized by entomologist colleagues. Validated names and species' biology are per the Frisbee data-base (Bouget *et al.* 2008b).

2.3 ANALYSES

As general results, beetle and saproxylic beetle richness were described within each site and cavity. Remarkable species are highlighted according to the Red List of Saproxylic beetles (Nieto & Alexander, 2010) and Urwald relict species list (Müller *et al.*, 2005)

Captures of *Limoniscus violaceus* were examined per sampling period. In order to study how to minimize influence of the trapping method on populations, we simulated results based on unsettling the trap upon detection of the first *L. violaceus* at locality and cavity scale, in accordance with the objectives of the study: confirm presence of the species in a site or detect cavities inhabited by the species.

The relationship between the sampling effort and the probability to detect *Limoniscus violaceus* within a site was assessed under probability theory derived from the binomial distribution (McArdle, 1990; Wintle *et al.*, 2005). The expected probability P of detecting at least one specimen of the species in n cavities is:

$$P = 1 - (1 - p)^n$$

and the number of traps required to find at least one specimen with a probability superior to α is:

$$N = \frac{\log(1 - \alpha)}{\log(1 - p)}$$

where p is the mean probability that a cavity is occupied by the species (McArdle, 1990). This probability was inferred from empirical data by the ratio between the number of occupied and unoccupied cavities for a particular study area. Confidence intervals of the probability p were calculated as described by Wilson (1927) following recommendations of Agresti and Coull (1998). Analyses were performed using the function "dbinom" and "binconf" (Harrell, 2010). The function "prop.test" was used for testing the null that the proportions (probabilities of success) among sites are the same (Crawley, 2005). All analyses were carried out with the R software (R Development Core Team, 2009).

3. RESULTS

A total of 200 cavities were trapped all over France. Nine of them were excluded from the analysis due to boar and rodent damage. In the 191 remaining cavities, 377 beetle species, including 231 saproxylics, have been identified (Table 2). Three of them are concerned by the EU “Habitats” Directive: *Limoniscus violaceus*, *Cerambyx cerdo* and *Lucanus cervus*. On average, 10.4 ± 0.5 saproxylic beetles species were observed per cavity among 15.1 ± 0.7 coleopteran species (Table 2). According to the Red List of Saproxylic beetles (Nieto & Alexander, 2010) and Urwald relict species list (Müller *et al.*, 2005), 19 of them are threatened or relicts of ancient woodland (Table 3). The presence of *Limoniscus violaceus* was confirmed in all the sites studied.

Table 2: Capture of *Limoniscus violaceus* and beetles species.

Site		All	AV	CP	FT	GR	SB
Number of trap analysed		191	11	15	7	141	17
Abundance of <i>L.v.</i>		98	23	26	1	47	1
Number of <i>L.v.</i> inhabited trees		33	4	6	1	21	1
Proportion of presence of <i>L.v</i>		0.17	0.36	0.4	0.142	0.149	0.058
Equality of proportions with the mean (<i>P- value</i>)			0.23	0.07	1.00	0.66	0.38
Mean Number (se) of <i>L. v.</i> per tree		2.97 (0.56)	5.75 (3.47)	4.33 (1.54)	1	2.24 (0.35)	1
Period of capture of the first <i>L.v.</i>		06/04-12/04	14/04-02/05	10-27/04	08/05-03/06	06/04-12/04	28/04-21/05
Species richness	All	377	107	101	64	265	64
	Saproxyltic	231	63	71	51	173	50
Mean Species richness (se) per cavity	All	15.09 (0.7)	22 (3.7)	17.7 (1.6)	14.1 (3.5)	14.8(0.9)	11.1 (1.4)
	Saproxyltic	10.37 (0.5)	13.4 (2.4)	11.5 (1.5)	11.3 (2.8)	10.2 (0.6)	8.8 (1.2)

AV: “Vieux arbres de la haute vallée de l’Aveyron et des abords du Causse Comtal (FR7302001) ” ; CP: “Massif forestier de Compiègne, Laigue” (FR2200382) ; FT: “Massif de Fontainebleau” (FR1100795) , GR: “Forêt de la Grésigne” (FR7300951), SB: “Massif de la Sainte Baume” (FR9301606).

3.1 LIMONISCUS VIOLACEUS CAPTURES

A total of 98 specimens in 33 trees were observed with an abundance of 2.97 ± 0.56 (Table 2) individuals per occupied cavity. Thus, 17.3 % of studied trees revealed the presence of the species. *L. violaceus* catches range from 06-12 April to 02-29 of July (Figure 2).

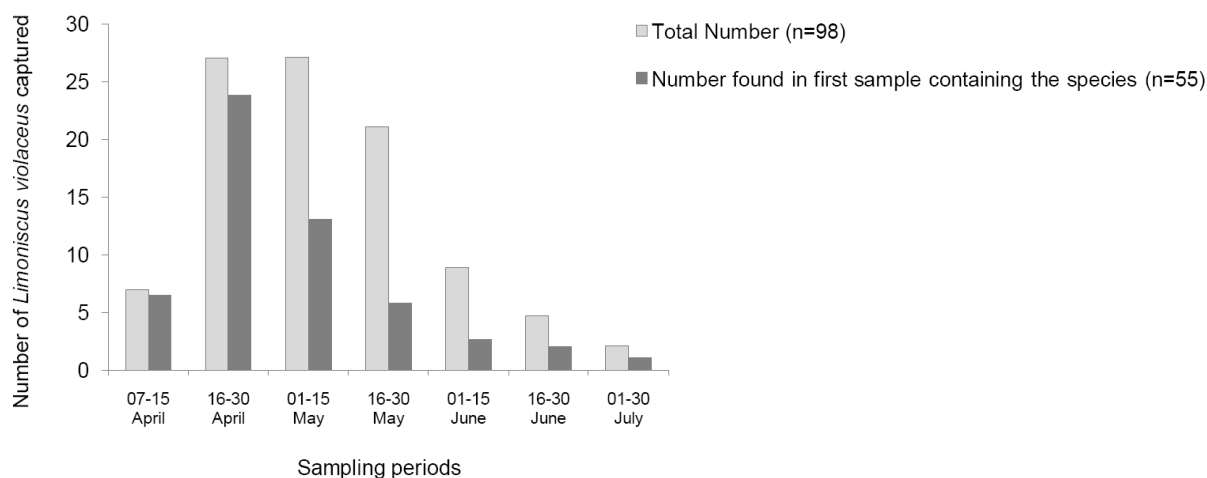


Figure 2: For all trees, Number of *Limoniscus* captured and Number of *Limoniscus* captured in first sample of cavities.

First record occurred for a cavity mainly before the end of May (80%) and 50 % before the end of April (Figure 3). If traps are being removed once the first specimen is found on a site, 25 of the 98 specimens will be captured and 14 of the 33 inhabited cavities will be discovered. During the first sample period containing the species, 4 ± 1.86 *L. violaceus* specimens were found on average for a location and 18.5 ± 1.51 specimens during the next sampling periods. At cavity scale, if traps are being removed once the first specimen is found, 55 of the 98 specimens will be captured (Figure 2). An average of 1.57 ± 0.14 *L. violaceus* specimens were found per cavity in the first sample containing the species and 1.22 ± 0.46 specimens in the next ones.

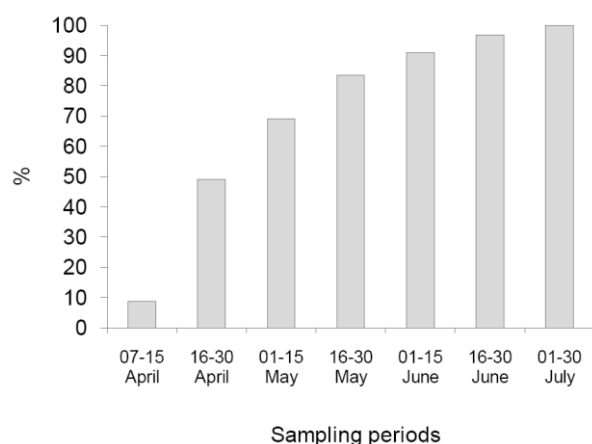


Figure 3: Cumulative percentage of new discovered inhabited cavities per sampling period.

3.2 SAMPLING EFFORT REQUIRED TO SURVEY *LIMONISCUS VIOLACEUS*

The probability to detect *Limoniscus violaceus* within each site does not significantly differ compared with the mean probability including cavities from all sites (Table 2). Considering all forests, *L. violaceus* could be observed with a probability superior to 0.95 for 16 (CI= [11;22]) studied hollow trees (Figure 4). In the Gresigne Forest, 19 (CI=[12;29]) emergence traps were required to reach this probability. To the opposite, studying of only 6 (CI=[3 ;14]) tree cavities in the Compiègne woodland and 7 (CI=[3;18]) tree cavities in the Aveyron pasture woodland proved to be sufficient. We highlight the great uncertainty of our result in the case of Fontainebleau (19 emergence traps were required, CI=[4 ;100]) and Sainte Baume woodlands (49 emergence traps were required, CI=[10;100]), where only a single specimen was recorded (Table 2 and Figure 4).

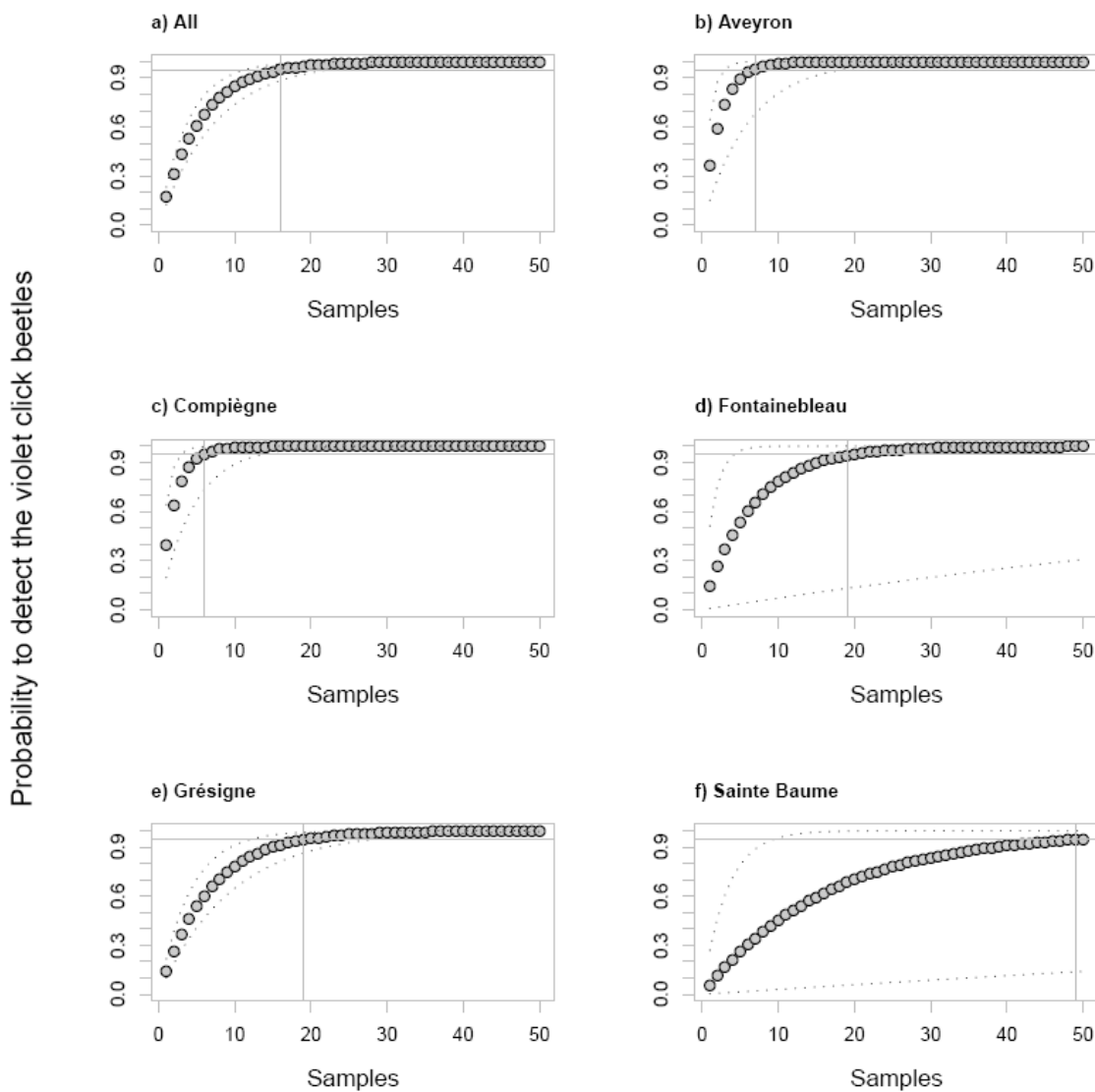


Figure 4: Probability to detect *Limoniscus violaceus* related to sampling effort in each locality.

4. DISCUSSION

Fauna inhabiting basal hollow trees has been poorly studied due to methodological challenges. Moreover, the very few available studies focus on *Limoniscus violaceus* only, because of its status. Yet, our results demonstrate this habitat is valuable for many others species. These are partly endangered or relict of ancient woodland (Table 3).

Table 3: Records of remarkable beetles' species in emergence traps samples in 5 French Natura 2000 areas

Family	Beetle species	ERL ²	UWR ³	Records	Tree species				
					Oak	Beech	Hornbeam	Maple	Lime
<u>Bothrideridae</u>	<i>Oxyaemus variolosus</i> (Dufour, 1843)		UWR	2	2				
<u>Buprestidae</u>	<i>Eurythrea quercus</i> (Herbst, 1784)		UWR	6	6				
<u>Cerambycidae</u>	<i>Akimerus schaefferi</i> (Laicharting, 1784)		UWR	3	3				
	<i>Cerambyx cerdo</i> Linnaeus, 1758		UWR	1	1				
	<i>Necydalis ulmi</i> Chevrolat, 1838		UWR	1		1			
<u>Cerophytidae</u>	<i>Cerophytum elateroides</i> (Latreille, 1804)	VU		1	1				
<u>Curculionidae</u>	<i>Camptorhinus statua</i> (Rossi, 1790)		UWR	5	5				
<u>Elateridae</u>	<i>Ampedus brunnicornis</i> Germar, 1844	VU	UWR	5		4	1		
	<i>Ampedus cardinalis</i> (Schiödt, 1865)		UWR	1	1				
	<i>Brachygonus ruficeps</i> (Mulsant & Guillebeau, 1855)		UWR	12	94	8			
	<i>Elater ferrugineus</i> Linnaeus, 1758		UWR	2	2				
	<i>Ischnodes sanguinicollis</i> (Panzer, 1793)	VU	UWR	128	115	12			1
	<i>Lacon querceus</i> (Herbst, 1784)		UWR	8	7	1			
	<i>Limoniscus violaceus</i> (P. W. J. Müller, 1821)	EN	UWR	98	70	28			
	<i>Megapenthes lugens</i> (L. Redtenbacher, 1842)		UWR	16	14	1		1	
	<i>Podeonius acuticornis</i> (Germar, 1824)	EN	UWR	53	53				
	<i>Mycetophagus decempunctatus</i> Fabricius, 1801		UWR	1	1				
<u>Tenebrionidae</u>	<i>Allecula sp. (rhenana+morio)</i> ¹		UWR	1008	784	168		51	5
	<i>Hypophloeus bicoloroides</i> (Roubal, 1933)		UWR	2		2			

¹ *Allecula rhenana* and *morio* are count together due to impossibility to identify them at species level in many samples but the two species have been well identified. Only *A. rhenana* is an UWR; ²Threatened categories in the European Red List of Saproxylic Beetles (ERL): CR: Critically Endangered, Vu=Vulnerable, EN=Endangered; ³ UWR=listed as Urwald Relict Species

These results highlight the importance of basal hollow trees for the diversity of beetles' faunas and the need to take it into account in conservation planning. Among the many species concerned, *Limoniscus violaceus* is known to be especially difficult to detect. The main reason being its cryptic way of life and the hypothetical low dispersive behaviour of imagoes (Köhler, 2001). Our results allow debate with this second point considering they show less than 3 specimens on average trying to disperse per cavity. This result is consistent with data known for other hollow tree beetles for which only few individuals per cavity are known to disperse (Ranius & Hedin, 2001; Larsson & Svensson, 2009) for a mean population size of around 10 adults tree⁻¹ year⁻¹ (Ranius 2001). They estimate that only 15 % of a population leaves the cavity (Ranius & Hedin, 2001, Hedin *et al.*, 2008). A sedentary

behaviour could explain why very few *Limoniscus violaceus* captures are made with flight interception traps in traditional beetles monitoring. Additionally, Köhler (2001) emphasized the weakness of this type of trap to survey *L. violaceus* due to the fact that this species often walk along the trunk before flying.

The presence of *Limoniscus violaceus* was confirmed in all the sites studied. More than 17 % of potentially suitable trees for the species revealed its presence. In a Slovakian study, examination of wood-mould of 1072 trees hollowed at the base of the trunk resulted in 5.7 % cavities inhabited by *L. violaceus* (Zach, 2003). These results illustrate the efficiency of emergence traps, even if the context might not be comparable. Record captures of the species occurred mainly in April and May (Figure 3). Usually, traps to survey hollow tree fauna remain active between May and August (Ranius & Jansson 2002; Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010). The figures highlight the importance of the month of April in the case of *Limoniscus violaceus* under our field conditions. We therefore strongly recommend to setup traps before the start of this month.

The sampling effort required to detect *Limoniscus violaceus* is 16 traps, when pooling all sites, for a probability superior to 95%. In Fontainebleau and Sainte Baume woodland, we observed a great uncertainty in our results. Only a single specimen was observed in each of these sites (Table 2). In Fontainebleau woodland, only 7 traps were set up. As a consequence, catching of only one specimen is consistent with our global results of 16 traps are sufficient to detect the species, as in the Sainte Baume Forest. But on these sites, the limited number of traps did not allow us to effectively carry out our analysis. Very few emergence traps are required in Compiègne woodland and the Aveyron pasture woodland to obtain satisfying results. One explanation could be related to forestry practice. The Aveyron site is an open woodland grazed by cows where trees are pollarded and the study area in Compiègne is an ancient castle's park. As a result, all hollow trees are old and very big with many decades old cavities (Beech over 200 years old of 3 ± 0.26 meter circumference and Oaks over 300 years old of 2.8 ± 0.11 meter circumference). In the case of Gresigne woodland, the sampling effort required to detect *Limoniscus violaceus* is more intensive. Related to the conversion of old coppice to high forest, cavity density could reach 68 cavities per hectare (*personal observation*). But many of them are still under development (Oaks under 200 years old of 1.44 ± 0.02 meter circumference) unlike in the two previous sites, where they have been mature for some decades. Then, 19 traps are required in the dense woodland of Grésigne Forest. Thus, we strongly recommend using at least 20 traps to detect the species if possible. This recommendation is near to the higher confidence interval value of 22 traps to detect the presence of *Limoniscus violaceus* with a probability superior to 95% when considering all sites studied. Such sampling effort corresponds to one or two days of setup work depending on the structure of the cavities.

As other trapping techniques show weaknesses, emergence trap is an efficient alternative to capture specimens. But as mentioned by Bußler & Müller (2009), a method can only be accepted for use in nature conservation if that method does not negatively affect the habitat and the population of the target species. In order to minimize the influence of the method on the population of *Limoniscus violaceus*, we propose to remove the trap once the first specimen is found. Thus, only four captures of specimens among the 18 are required to assess the needed presence of *Limoniscus* in a localtion. If the objective is to assess the presence of the species inside each cavity, two of the three specimens dispersing from a cavity will be captured. Since *L. violaceus* requires at least two years to complete larval development in wood-mould, it is important to consider that only a part of the population (50

% maximum) corresponding to imagoes is targeted by the method. Moreover, it has been proved that only a few adults disperse in the case of hollow tree beetles (Ranius & Hedin, 2001; Larsson & Svensson, 2009). We assume *L. violaceus* follows this model for two reasons. The number of dispersing specimens seems to follow this pattern. Moreover, it is known that an isolated population can persist in a single tree during many decades (Whitehead, 2003). Since only dispersing imagoes are caught by emergence traps, impact on population is negligible assuming a low dispersal rate (e.g. 85 % of the adults population and 100 % of larvae are unaffected by the method for a dispersal rate of 15 % as mentioned for *Osmoderma eremita*). However, scientists should prohibit the use of emergence traps two consecutive years for a particular cavity, and should not study all cavities of a stand the same year, to avoid disturbing the dispersive and colonisation process between populations.

The great advantage of this method from a conservation point of view is the fact it does not require manipulating the substrate of the cavity, opposed to sieving, the mainly used method to find the species (Iablokoff, 1943; Zach, 2003). Even if *L. violaceus* habitat requirements are still poorly known, authors agree that the species is sensitive to dampness, compactness and organic composition of wood-mould necessary to complete its biological development (Gouix *et al.*, 2009; Zach, 2003; Whitehead, 2003). The main drawback of sieving is that wood-mould manipulation results in destructuring and mixing wood-mould layers of different composition. This interferes with compactness and dampness built by many decades' processes and consequently with the suitability of the cavity for an entire population of *Limoniscus violaceus*. Moreover, as imagoes hibernate inside cavities in a pupal chamber made of a compact nodule or a compact layer of wood-mould, winter is the most favorable period to find it by sieving (Iablokoff, 1943). It's also the time when they are especially sensitive to disturbance (e.g. predator, microclimate variation). As sieving needs manipulation of the wood mould, it induces destruction of the pupal chamber and then waking up the beetles. Regarding to other hibernating organisms, we could consider that adults of *Limoniscus violaceus* have only energy resources needed to emerge and disperse during the spring. In this way, adults do not seem to feed (Iablokoff, 1943). They mainly depend on the reserves they stocked during larval development. Additionally, the pupal chamber where *Limoniscus violaceus* imago hibernates is made at larval stage. Then, a released adult is incapable to do a new pupal chamber to finish its hibernation in order to survive until the spring. So, finding of an imago of *Limoniscus violaceus* during the winter induces unambiguously the death of the specimen discovered. With emergence traps, only a limited part of the population is targeted (larva and imago that stay into the cavities are not captured) and habitat is not threatened by the method. Moreover, a discovered specimen could be released if no conservative agent is used in the collector. If a conservative agent is used, we consider the impact less important than sieving because of the habitat's preservation and the possibility to uninstall the trap as soon as the first *Limoniscus violaceus* is found. Therefore, the emergence trap provides a robust diagnosis of the hollow tree fauna and the less intrusive method to currently monitor *Limoniscus violaceus*.

5. CONCLUSION

The use of emergence traps offers new perspectives to survey *Limoniscus violaceus* and beetles inhabiting cavities. This unintrusive method could easily be applied by inexperienced entomologists. Consequently, it is strongly recommended for studies requiring standardized and replicable methods. To detect *Limoniscus violaceus*, we recommend using at least 20 traps from the beginning of April. Depending on the objective of the study, we propose removing traps once the first *Limoniscus violaceus* is detected. The method could also be used to follow the effects of conservation management in a woodland and evolution of species assemblages in a cavity over time. In this paper, characteristics of trees and cavities are not considered since the goal is to estimate the sampling effort required when cavities are chosen randomly. Since the method is a robust way to assess the presence of *Limoniscus violaceus* within a cavity, it allows us to develop indirect indicators of presence of *Limoniscus violaceus* based on tree characteristics (Goux, *in preparation*). These kinds of indicators will reduce the sampling effort needed to confirm the presence of *Limoniscus violaceus* by indicating which cavities must be studied in priority.

6. ACKNOWLEDGEMENTS

We thank S. Danflous and A. Guy for reviewing language. For identification of specimens we thank R. Allemand (Byrrhidae, Ptinidae), P. Berger (Elateridae), C. Bouget (Monotomidae), A. Brin (Carabidae), L. Chekir (Latridiidae, Corylophilyidae, Scydmaenidae), J.P. Coutanceau (Coccinellidae), E. Dupré (Leiodidae), E. de Lacroix (Anobiidae), P. Leblanc (Anaspidae-Scaptidae), G. Liberti (Cantharidae, Malachidae, Melyridae), T. Noblecourt (Scolytidae), O. Rose (Ciidae), F. Soldati (Tenebrionidae), M. Tronquet (Staphylinidae), L. Valladares (Curculionidae). We are grateful to L. Valladares, G. Parmain, C. Salvan, A. Bogetto, R. Minetti, J.H. Yvineck, C. Vacquié, B. Meriguet, P. Zagatti for assistance in the field. This study was supported by the National Forest Office, the ANRT and the European Commission.

7. REFERENCES

- Agresti, A. & Coull, B.A. (1998) Approximate is better than "exact" for interval estimation of binomial proportions. *American Statistician*, **52**, 119-126.
- Allen, A.A. (1937) *Limoniscus violaceus* Müll. (Elateridae), a genus and species of Coleoptera new to Britain. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, **49**, 110-111.
- Bedel, L. (1906) Captures de coléoptères dans la forêt de Compiègne. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 1906, 215-216.
- Bouget, C., Brustel, H. & Brin, A., Noblecourt, T. (2008a) Sampling saproxylic beetles with window flight traps: methodological insights. *Revue d'écologie - La Terre et La Vie*, **Suppl. 10**, 21-32.
- Bouget, C., Brustel, H., Brin, A. & Valladares, L. (2009) Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: the effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. *Agricultural and Forest Entomology*, **11**, 143-152.
- Bouget, C., Brustel, H. & Zagatti, P. (2008b) The French Information System on Saproxylic Beetle Ecology (Frisbee): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Revue d'écologie - La Terre et La Vie*, **Suppl. 10**, 33-36.

- Brustel, H. & Clary, J. (2000) Oh, cette Grésigne! Acquisitions remarquables pour cette forêt et le Sud-Ouest de la France: données faunistiques et perspectives de conservation; supplément au catalogue de Jean Rabil, 1992, 1995 (Coleoptera). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **105**, 357-374
- Brustel, H., Valladares, L. & Van Meer, C. (2004) Contribution à la connaissance de Coléoptères saproxyliques remarquables des Pyrénées et des régions voisines. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **109**, 413-424.
- Bußler, H. & Müller, J. (2009) Vacuum cleaning for conservationists: a new method for inventory of *Osmoderma eremita* (Scop., 1763) (Coleoptera: Scarabaeidae) and other inhabitants of hollow trees in Natura 2000 areas. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 355-359.
- Chapman, A.J. & Kinghorn, J.M. (1955) Window flight traps for insects. *The Canadian Entomologist*, **37**, 46-47.
- Condrillier, G. (1939-1940) Sur la capture de *Limoniscus violaceus* Müll. à la Sainte-Baume (Var) (Col. Elateridae). *Annales de la Société d'Histoire Naturelle de Toulon*, **23**, 77.
- Council of the European Community (1992) Directive 92/43 on the conservation of habitats and of wild fauna and flora. European Community, Brussels.
- Crawley, M. J. (2005). *Statistics, an introduction using R*. Wiley, Chichester, England. 333 p.
- Delpy, D. & Burle, F. (1992) Contribution à la connaissance des Coléoptères du Lot et des causses du Quercy. III. Elateridae. *L'entomologiste*, **48**, 93-98.
- Dubois, G. (2009) Ecologie des coléoptères saproxyliques : Biologie des populations et conservation d'*Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae). Doctoral thesis, Université de Rennes 1, Rennes
- Goux, N., Zagatti, P. & Brustel, H. (2009) Emergence of beetles from hollow trees - habitat requirements for *Limoniscus violaceus* (PWJ Muller, 1821) (Elateridae). In: Buse J, Alexander KNA, Ranius T, Assmann T (eds) Saproxylic Beetles: Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats - *Proceedings of the 5th Symposium and Workshop* (Lüneburg, 2008). *Pensoft Series Faunistica* **89**, 133-148.
- Harrell, F.E. (2010). Hmisc: Harrell Miscellaneous. *R package version 3.8*. <http://cran.r-project.org/web/packages/Hmisc/index.html>.
- Hedin, J., Ranius, T., Nilsson, S.G. & Smith, H.G. (2008) Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 675-684.
- Husler, F. & Husler, J. (1940) Studien über die Biologie der Elateriden (Schnellkäfer). *Mitteilungen Münchener Entomologischen Gesellschaft*, **30**, 343-397.
- Iablokoff, A.K. (1943) Ethologie de quelques élaterides du massif de Fontainebleau. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **18**, 83-160.
- Jansson, N. (2009) Habitat requirements and preservation of the beetle assemblages associated with hollow oaks. Doctoral thesis, Linköping University, Linköping, Sweden.
- Jönsson, N., Méndez, M., Ranius, T. (2004) Nutrient richness of wood mould in tree hollows with the Scarabaeid beetle *Osmoderma eremita*. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**, 79-82.
- Köhler, F. (2001) Veilchenblauer Wurzelhalsschnellkäfer (*Limoniscus violaceus*) In: Fartman et al. (eds): Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. Angewandte Landschaftsökologie (Bonn) **42**, 298-301.

- Larsson, M.C. & Svensson, G.P. (2009) Pheromone monitoring of rare and threatened insects: Exploiting a pheromone-kairomone system to estimate prey and predator abundance. *Conservation Biology*, **23**, 1516-1525.
- McArdle, B.H. (1990) When are rare species not there. *Oikos*, **57**, 276-277.
- Mendel, H. & Owen, J.A. (1990) *Limoniscus violaceus* (Muller) (Col.: Elateridae), the violet click beetle in Britain. *Entomologist*, **109**, 43-46.
- Mequignon, A. (1930) Coléoptères de Touraine: Contribution à la faune du département d'Indre- et- Loire et des départements voisins. *Annales de la Société entomologique de France*, **85**, 19-36.
- Merkli, O. & Mertlik, J. (2005) Distributional notes and a checklist of click beetles (Coleoptera: Elateridae) from Hungary. *Folia Entomologica Hungarica*, **66**, 63-80.
- Mertlik, J. (2007) Result of search for click-beetles *Zorochois kourili* (Roubal, 1936) (Coleoptera: Elateridae). *Elateridarium*, **1**, 56-65.
- Mertlik, J. & Dušánek, V. (2006) Description of five new species of click-beetles (Coleoptera, Elateridae) from the Palaearctic region with remarks about the distributions 22 additional species. *Folia Heyrovskyana*, **13**, 145-162.
- Mertlik, J. & Platia, G. (2008) Catalogue of the family Cebrionidae, Elateridae, Lissomidae, Malsidae and Throscidae (Coleoptera) from Turkey. *Elateridarium*, **2**, 1-40.
- Mertlik, J. & Samek, H. (2009) First record of four click-beetles (Coleoptera: Elateridae) from Ukraine. *Elateridium*, **3**, 30-34.
- Müller, J., Bußler, H., Bense, U., Brustel, H., Flechtner, G., Fowles, A., Kahlen, M., Möller, G., Mühle, H., Schmidl, J. & Zabransky, P. (2005) Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldoekologie Online*, **2**, 106-113.
- Müller, J., Hothorn, T. & Pretzsch, H. (2007) Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management*, **242**, 297-305.
- Murria, F. & Murria, A. (2004) Presencia de *Limoniscus violaceus* (Muller, 1821) en Aragon (España) (Coleoptera, Elateridae). *Boletín de la SEA*, **35**, 293.
- Németh, O. & Merkl, O. (2009) Rare saproxylic click beetles in Hungary. Distributional records and notes on life history (Coleoptera: Elateridae). *Folia Entomologica Hungarica*, **70**, 97-137.
- Nieto, A. & Alexander, K.N.A. (2010) European Red List of Saproxylic Beetles. Publications Office of the European Union, Luxembourg
- Oleksa, A., Ulrich, W. & Gawronski, R. (2006) Occurrence of the marbled rose-chafer (*Protaetia lugubris* Herbst, Coleoptera, Cetoniidae) in rural avenues in northern Poland. *Journal of Insect Conservation*, **10**, 241-247.
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Ranius, T. (2001) Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia*, **126**, 208-215.
- Ranius, T. (2002) Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Animal Biodiversity and Conservation*, **25**, 53-68.
- Ranius, T. & Hedin, J. (2001) The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia*, **126**, 363-370.
- Ranius, T. & Jansson, N. (2002) A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks. *Biodiversity and conservation*, **11**, 1759-1771.

- Recalde, J.I. & Sánchez-Ruiz, A. (2002) Elateridae (Coleoptera) forestales de Navarra (II). Recaptura de *Limoniscus violaceus* (Müller, 1821) en la Península Ibérica, y comentarios sobre su distribución, biología y "status". *Boletín de la SEA*, **30**, 161-163.
- Růžička, J., Jansson, N. & Coskun, M. (2006) Complementary description of *Catops hanusi* (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae), with notes on its bionomy and occurrence in Turkey. *Entomological Problems*, **36**, 43-46.
- Serres, E. & Blanc, M. (2010) Nouvelles données sur la biologie et la répartition de *Limoniscus violaceus* (P.W J. Müller, 1821) (Coleoptera, Elateridae). *Rutilans*, **13**, 16-19.
- Svensson, G.P., Larsson, M.C. & Hedin, J. (2004) Attraction of the larval predator *Elater ferrugineus* to the sex pheromone of its prey, *Osmoderma eremita*, and its implication for conservation biology. *Journal of Chemical Ecology*, **30**, 353-363.
- Sverdrup-Thygeson, A., Skarpaas, O., Odegaard, F. (2010) Hollow oaks and beetle conservation: the significance of the surroundings. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 837-852.
- Wintle, B.A., Kavanagh, R.P., McCarthy, M.A. & Burgman M.A. (2005). Estimating and dealing with detectability in occupancy surveys for forest owls and arboreal marsupials. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 905-917.
- Whitehead, P.F. (2003) Current knowledge of the Violet Click Beetle *Limoniscus violaceus* (P. W. J. Müller. 1821) (Col., Elateridae) in Britain. *In*: Bowen, C. (ed) Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles. Peoples' Trust for Endangered Species, Royal Holloway: University of London, pp 57-65.
- Wilson, E.B. (1927) Probable inference, the law of succession, and statistical inference. *Journal of the American Statistical Association*, **22**, 209-212.
- Zach, P. (2003) The occurrence and conservation status of *Limoniscus violaceus* and *Ampedus quadrisignatus* (Coleoptera, Elateridae) in Central Slovakia. *In*: Bowen, C. (ed) Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles. Peoples' Trust for Endangered Species, Royal Holloway, University of London, pp 12-16.

Chapitre II. INDICATEURS DE PRÉSENCE D'UN COLÉOPTÈRE

MENACÉ EN EUROPE, *LIMONISCUS VIOLACEUS*.

RÉSUMÉ:

Limoniscus violaceus est une espèce discrète menacée en Europe. Sa présence implique une obligation de prise en compte visant au maintien de son état de conservation par les gestionnaires. Les difficultés liées à sa détection ont cependant été limitantes pour l'élaboration de règles de gestion et d'une méthodologie visant au maintien de ses habitats. L'analyse des caractéristiques mésologiques pouvant prédire la présence de *Limoniscus violaceus* est conduite à partir des données acquises dans 5 sites majeurs pour l'espèce en France. Seize modèles différents dont l'objectif est de prédire la présence ou l'absence de *Limoniscus violaceus* au sein d'une cavité sont testés par l'utilisation de la régression logistique binaire. La qualité prédictive est considérée satisfaisante pour le modèle intégrant les variables « Circonférence de l'arbre à 30 cm du sol » et « État d'avancement de la cavité ». L'étude des valeurs seuils et de leurs intervalles de confiance par partitionnement récursif pour chacune de ces variables conduit à l'élaboration d'une règle de décision visant à simplifier le suivi des habitats favorables pour *Limoniscus violaceus*. Les cavités favorables pour *Limoniscus violaceus* sont les cavités dont l'état d'avancement est supérieur au stade 3 et dont la circonférence à 30 cm du sol est supérieure à 235 cm.

1. INTRODUCTION

Les coléoptères saproxyliques constituent un ensemble fonctionnel d'espèces dépendantes du bois mort et dépourissant (Speight, 1989). La récente liste rouge européenne dédiée à ce taxon met en évidence un déficit de connaissances ne permettant pas l'évaluation, selon les critères IUCN¹¹, pour plus du quart des espèces considérées (Nieto & Alexander, 2010).

Les enjeux liés à la conservation des coléoptères saproxyliques ont conduit les États membres européens à protéger l'habitat et les populations de certains représentants emblématiques de leur diversité (Conseil des Communautés Européennes, 2004). Seules quelques unes d'entre elles ont pour autant fait l'objet d'études scientifiques visant à la caractérisation de leur habitat et/ou l'identification de facteurs mésologiques indicateurs d'un habitat favorable pour l'espèce (Buse *et al.*, 2007; Horak *et al.*, 2010; Matern *et al.*, 2007; Ranius & Nilsson, 1997; Thomaes *et al.*, 2008). Ce déficit de connaissances s'applique plus particulièrement aux espèces dont la détection est difficile. Les gestionnaires de sites où l'une de ces espèces est présente ont cependant l'obligation de veiller au bon maintien de leurs populations et de leurs habitats (Conseil des Communautés Européennes, 2004).

La présente étude s'intéresse à l'une de ces espèces, *Limoniscus violaceus*, inscrite en Annexe II de la directive « Habitats ». Les difficultés et le manque de fiabilité des méthodes de détection usuelles de l'espèce ont limité le développement des connaissances nécessaires à la bonne prise en considération de sa préservation.

Le chapitre précédent expose une méthode de piégeage résolvant en partie ces difficultés. Les efforts nécessaires à son application ne permettent cependant pas une évaluation simple et rapide de la potentialité d'accueil d'une cavité par le gestionnaire.

La mise en évidence de caractéristiques mésologiques indicatrices (indicateur indirect) constitue une alternative intéressante à la détection directe de l'espèce si cette dernière est plus simple et moins coûteuse à mettre en place (Noss, 1990). Cette recherche se justifie particulièrement pour les espèces rares nécessitant à la fois une qualité d'expertise (Hedgren & Weslien, 2008) et d'importants moyens d'échantillonnage pour être détectées (Martikainen & Kouki, 2003). De plus, elle présente l'avantage de pouvoir élaborer une stratégie de suivi non impactante pour les populations et ses habitats.

Le but du présent chapitre est d'identifier de potentiels indicateurs de présence du *Limoniscus violaceus* et d'évaluer leur capacité prédictive en vue d'élaborer une règle de décision simple pour le suivi des habitats de l'espèce.

¹¹ IUCN: International Union for Conservation of Nature

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 JEU DE DONNÉES ÉTUDIÉ

La conduite des analyses s'appuie sur la présence avérée de *Limoniscus violaceus* au sein d'une cavité, évaluée à l'aide de pièges à émergence, sur 5 sites d'étude en France (cf. Section I - Chapitre II). Sur les 223 cavités d'arbres étudiées, 209 sont retenues pour les analyses de ce chapitre. Sont exclues de l'analyse les cavités ayant subi des dommages au cours de la saison (e.g. dégâts liés aux sangliers) et les cavités d'ifs peu comparables avec les essences feuillues et pour lesquelles aucun *Limoniscus violaceus* n'a été observé.

2.2 DESCRIPTION DE L'ENVIRONNEMENT DE L'HABITAT DU *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Pour chacune des cavités, un ensemble de 27 descripteurs mésologiques est relevé et mesuré (cf. Section I – Chapitre II). L'échelle du paysage est prise en compte par le type de milieu et l'isolement de la cavité (considérée en termes de distance à la cavité la plus proche et distance à la cavité colonisée par *Limoniscus violaceus* la plus proche). A une échelle plus locale, la pente en pourcentage est mesurée. A l'échelle de l'arbre, sont évalués : son état sanitaire (vitalité), le nombre de troncs portés par la souche et son essence. La circonférence à 1m30 et à 30 cm du sol est mesurée. Les autres descripteurs portent sur les caractéristiques de la cavité. Un ensemble de mesures morphométriques sont conduites : nombre d'entrées, surface de l'entrée, hauteur à la base de l'entrée de la cavité, profondeur, largeur et hauteur intérieure de la cavité. Un ensemble de variables qualitatives en relation avec les connaissances bibliographiques visant à refléter les conditions de vie de l'espèce a été également évalué.

2.3 LA RÉGRESSION LOGISTIQUE : CONSTRUCTION D'UN MODÈLE PRÉDICTIF

La régression logistique prédit au travers d'un modèle une variable réponse binaire ou dichotomique en fonction d'un ensemble de variables prédictives indépendantes (appelées également « covariables ») (Hosmer & Lemeshow, 2000). Elle est communément employée en biologie de la conservation afin d'estimer à partir de variables environnementales les probabilités d'occurrence d'une espèce (Guisan & Zimmermann, 2000). Mac Nally (2000) distingue deux finalités principales à son utilisation : construire le meilleur modèle pour de futures prédictions ; utiliser les résultats de la méthode pour « expliquer » par inférence l'influence des prédicteurs sur la variable réponse.

Cette technique, est dite à apprentissage supervisé. Ses paramètres sont estimés afin de maximiser la vraisemblance ou de minimiser la déviance. La sélection des variables prédictives utilisées dans le modèle est définie par l'opérateur. Un des pré-requis à la régression logistique est l'indépendance de ces prédicteurs (Hosmer & Lemeshow, 2000). Leur colinéarité est étudiée via la matrice des corrélations de Spearman (Best & Roberts, 1975). Elle peut être affectée par notre jeu de données et n'est donc pas forcément le reflet d'une relation biologique et/ou écologique entre deux facteurs (Mac Nally, 2000). En cas d'une importante colinéarité, la sélection de variables indépendantes prédictrices implique donc des choix arbitraires selon les objectifs sous-jacents à l'utilisation du

modèle (Matern *et al.*, 2007). Ainsi, seize modèles dits « *complets* » différents ont été testés (Tableau I).

Afin d'optimiser un modèle, les variables indépendantes retenues sont sélectionnées afin de minimiser le critère AIC (*Akaike's Information Criterion*). La sélection peut s'effectuer par l'ajout (dite « forward ») ou le retrait (dite « backward ») d'une variable une à une dans le modèle. Le processus s'arrête lorsque le critère AIC cesse de décroître, c'est-à-dire lorsque le compromis entre complexité du modèle et qualité de l'ajustement atteint son maximum (Akaike, 1978). Seul le meilleur résultat fourni parmi les deux méthodes est retenu.

Une fois le modèle construit, celui-ci doit être évalué. Une première approche consiste à étudier le succès prédictif du modèle (% de prédiction correcte), sa spécificité (% d'absences correctement prédites) et sa sensibilité (% de présences correctement prédites). Ces valeurs sont cependant très sensibles à la prévalence de la variable réponse (Manel *et al.*, 2001). La prévalence (% de cavités occupées par *Limoniscus violaceus*) va notamment influencer sur la valeur critique P_{crit} à partir de laquelle on considère l'espèce présente ou non.

L'aire sous la courbe (AUC : *Area Under Curve*) ROC (*Receiver Operating Characteristic*) est une valeur, indépendante de la prévalence, largement utilisée dans l'évaluation de la qualité prédictive d'un modèle logistique (Fielding & Bell, 1997). La courbe ROC met en relation la spécificité et la sensibilité pour tous les seuils critiques P_{crit} entre 0 et 1 dans un graphique « nuage de points ». Une prédiction suivant l'hypothèse « null » produira ainsi une courbe ROC droite de 45 ° d'origine $x ; y = 0 ; 0$. L'AUC exprime la probabilité de placer un individu positif devant un négatif. Elle est donc égale à 0.5 dans le cas d'une hypothèse « null ». La discrimination du modèle est considérée acceptable lorsque la valeur AUC est supérieure à 0.7 et excellente pour un AUC supérieure à 0.8. Des valeurs supérieures à 0.9 sont quant à elles exceptionnelles (Swets, 1988).

Une autre valeur communément utilisée afin d'évaluer la qualité prédictive du modèle est la statistique Cohen's Kappa. C'est une mesure de la proportion de l'ensemble des cas possibles de présence ou d'absence prédits correctement en tenant compte des effets du hasard (Manel *et al.*, 2001). Autrement dit, le modèle est-il plus performant que la chance ? La qualité prédictive du modèle est considérée pour une valeur Kappa entre 0.4 et 0.6 comme modérée, entre 0.6 et 0.8 comme substantielle et pratiquement parfaite lorsque supérieure à 0.8 (Manel *et al.*, 2001). Dans la présente étude, nous considérons un modèle acceptable uniquement si à la fois les valeurs d'évaluations AUC et Cohen's Kappa sont satisfaisantes.

L'évaluation peut être réalisée sur les mêmes données que celles utilisées pour la création du modèle. On parle alors de méthode de « *resubstitution* ». Ce mode d'évaluation tend cependant à l'obtention d'un succès prédictif « optimiste » (Fielding & Bell, 1997). Aussi, il est préférable d'évaluer le modèle sur un jeu de données indépendant de celui utilisé lors de la calibration. Plusieurs approches peuvent alors être considérées (Fielding & Bell, 1997). L'une d'entre elles consiste à calibrer le modèle avec les données recueillies sur un site et/ou une année puis à évaluer son efficacité sur un nouveau site et/ou une nouvelle année (Buse *et al.*, 2007; Matern *et al.*, 2007). Une autre approche consiste à calibrer le modèle sur une partie du jeu de données et à l'évaluer sur les données restantes (Thomaes *et al.*, 2008). La seconde approche présente l'intérêt d'intégrer la variance pouvant être liée aux différents sites d'étude lors de la calibration. De plus, elle permet d'étudier la variabilité de notre évaluation via un processus itératif en créant n sous-échantillons

calibration-évaluation. Plusieurs méthodes sont possibles (*Bootstrapping*, *leaveone-out*, *Hold-out*...)(Fielding & Bell, 1997). Dans notre cas, nous sélectionnons aléatoirement 70 % des cavités étudiées pour constituer le jeu de données de calibration, les 30 % restantes sont utilisées pour la validation. La procédure est répétée 500 fois.

La conduite de la régression logistique permet la sélection de variables « pertinentes » afin de prédire une variable réponse (présence/absence de *Limoniscus violaceus*). Le calcul du Pseudo- R^2 permet de quantifier la contribution de ces descripteurs dans l'explication de la variable dépendante (Nagelkerke, 1991). L'étude complémentaire de la contribution indépendante de chacune de ces variables sur la réponse du modèle est conduite via une procédure de partitionnement hiérarchique (Chevan & Sutherland, 1991). Cette procédure permet l'étude des effets indépendants et joints des variables prédictives dans la réponse du modèle (Mac Nally, 2000).

2.4 NOTION DE SEUIL : RÉGRESSION LOGISTIQUE ET PARTITIONNEMENT RÉCURSIF

L'identification de seuil écologique permet l'approche objective d'une stratégie de conservation et l'élaboration de règles de décisions simplifiées pour les gestionnaires (Ficetola & Denoel, 2009; Groffman *et al.*, 2006; Müller & Bütler, 2010). Leur application est de plus en plus recherchée, notamment dans le cadre d'une gestion dite « adaptative » (Groffman *et al.*, 2006). Un seuil écologique est défini comme le « point » ou la « zone » pour lequel un changement brutal ou une légère modification peut produire une importante réponse dans l'écosystème (Groffman *et al.*, 2006). Différentes approches existent pour identifier cette valeur (Andersen *et al.*, 2009; Ficetola & Denoel, 2009; Groffman *et al.*, 2006).

Une approche simplifiée est de considérer une probabilité de présence de l'espèce égale à 0.5 et de dériver de notre modèle logistique la valeur seuil de la variable considérée. Ces résultats sont cependant fortement altérés par la prévalence (Manel *et al.*, 2001). Une alternative basée sur l'utilisation des paramètres d'évaluation de la régression logistique est de dériver la probabilité optimum maximisant les performances du modèle (Ficetola & Denoel, 2009). Dans le cadre de la procédure ROC, cela correspond à la valeur P_{fair} maximisant la somme de la sensibilité et de la spécificité. La même approche peut être utilisée afin d'estimer la valeur P_{Kappa} maximisant la valeur Cohen's Kappa. Manel (2001) alerte cependant sur les effets de la prévalence qui peut conduire à surestimer l'occurrence des organismes rares, notamment dans le cas de la procédure ROC. Une autre approche est fondée sur l'utilisation d'un arbre d'inférence conditionnelle, méthode de partitionnement récursif basée sur la maximisation du rang statistique (Hothorn *et al.*, 2006; Müller & Bütler, 2010). Elle consiste à sélectionner parmi un ensemble de variables indépendantes celles dont l'association avec la variable réponse est la plus importante. Une subdivision binaire (valeur seuil) est appliquée sur la variable sélectionnée créant deux sous-jeux de données. Ce calcul est répété récursivement sur chaque sous-jeu de données créé par la subdivision (Hothorn *et al.*, 2006). Cette méthodologie est appliquée sur le modèle final retenu à l'issue de la procédure de validation de la régression logistique. Müller et Bütler (2010) insistent également sur l'importance d'étudier l'intervalle de confiance des valeurs seuils identifiées. Au lieu d'une valeur unique, il est suggéré de considérer une relation non linéaire à trois intervalles : pour des valeurs en dessous de l'intervalle de confiance, la ressource est insuffisante ; entre les bornes de l'intervalle de confiance, elle est potentiellement satisfaisante et au dessus, elle assure avec certitude la présence de l'espèce.

L'intervalle de confiance est calculé pour trois méthodes différentes : la valeur P_{fair} résultante de l'optimisation par la procédure ROC, la valeur P_{Kappa} optimisant la valeur Cohen's Kappa et le seuil de subdivision binaire produit par la méthode de partitionnement récursif. L'intervalle de confiance autour du P_{fair} et du P_{Kappa} est issu des 500 itérations de la procédure de validation du modèle. Pour la valeur seuil identifiée par partitionnement récursif, une procédure de bootstrap décrite par Müller et Bütler (2010) est utilisée.

2.5 RÉSUMÉ DU PLAN ANALYTIQUE

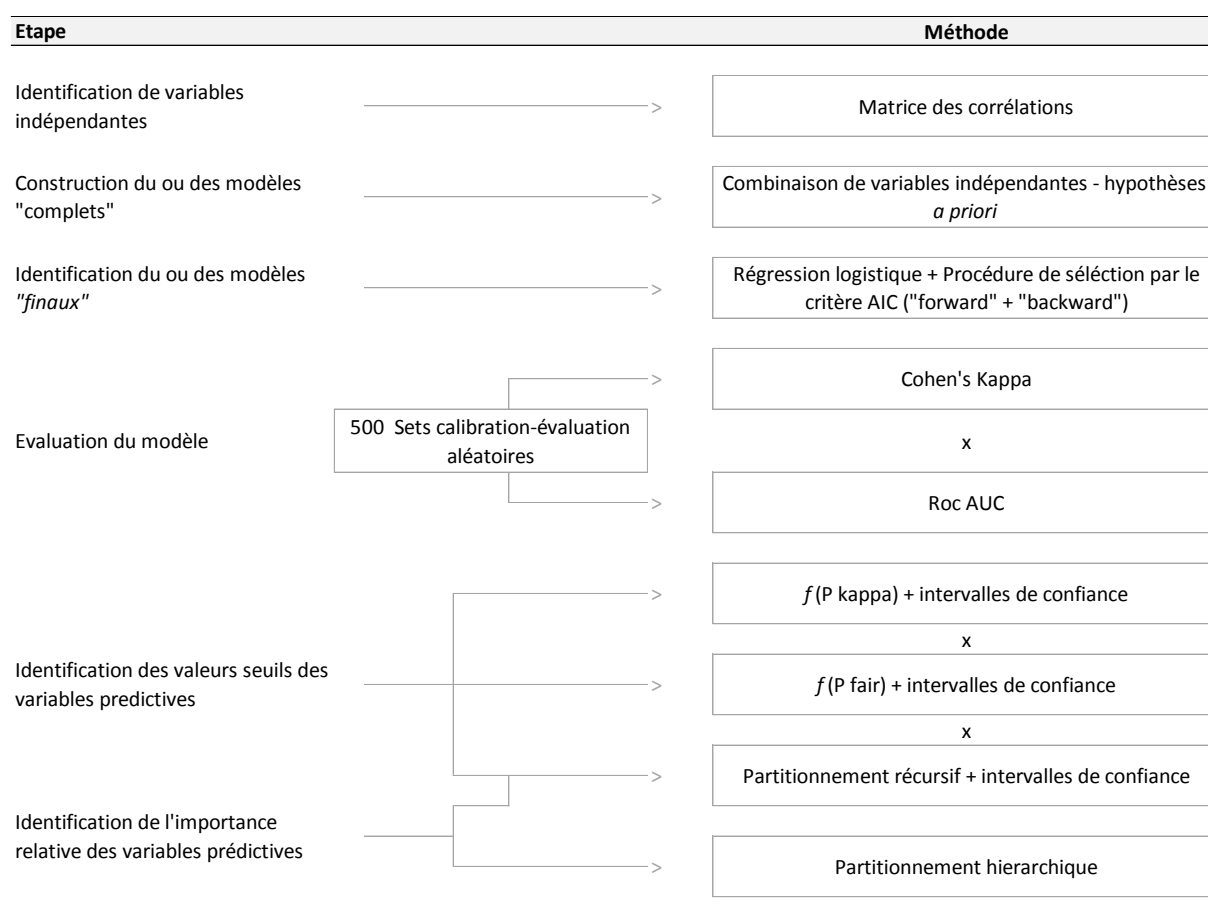


Figure 1 : Schéma analytique.

Les analyses ont été réalisées avec les librairies « fsmb » (Nakazawa, 2010) pour le calcul du Pseudo- R^2 (Nagelkerke's R square) ; « hier.part » (Walsh & Mac Nally, 2008) pour la réalisation du partitionnement hiérarchique ; « psych » (Revelle, 2011) pour le calcul des valeurs Cohen's Kappa ; « ROCR » (Sing *et al.*, 2009) pour les calculs de la courbe AUC, spécificité et sensibilité ; « party » (Hothorn *et al.*, 2010) pour la réalisation du partitionnement récursif ; « boot » (Ripley, 2010) pour le calcul des intervalles de confiance par procédure bootstrap. Ces librairies ont été utilisées avec le logiciel R (R Development Core Team, 2009).

3. RÉSULTATS

3.1 ÉTUDE PAR VARIABLES

La relation entre chaque variable et la présence de *Limoniscus violaceus* au sein d'une cavité est explorée une à une (Annexe I). Une relation significative est identifiée pour l'état d'avancement de la cavité et son origine, ainsi que pour les mesures morpho-métriques de la cavité (largeur, profondeur, nombre d'entrées, circonférence à 30 cm du sol), la circonférence à 130 cm et la distance à un chemin de tire. Une colinéarité significative est identifiée entre certaines de ces variables (Annexe II). Cette colinéarité conduit à l'élaboration de 16 modèles dont les variables prédictrices sont indépendantes (Tableau I).

3.2 LA RÉGRESSION LOGISTIQUE

La procédure d'optimisation par le critère AIC pour chacun des seize modèles « *complets* » étudiés, conduit à 10 modèles, appelés modèles « *finaux* » (Tableau I).

Tableau I: Résultat du processus de sélection sur les 16 modèles initiaux étudiés.

Modèle complet	Modèle final
Mod1<-Limo~Circ030 + Essence + Avct + OrPente + HtbCav	Limo ~ Circ030 + Avct + HtbCav
Mod2<-Limo~Circ030 + Essence + Hum + HtbCav + Avct + OrPente	Limo ~ Circ030 + HtbCav + Avct
Mod3<-Limo~Circ030 + DistNext + Hum + Avct + OrPente	Limo ~ Circ030 + Avct
Mod4<-Limo~Circ030 + DistNext + Pente + Avct + OrPente	Limo ~ Circ030 + Avct
Mod5<-Limo~Circ030 + DistCav + Hum + Avct + OrPente	Limo ~ Circ030 + Avct
Mod6<-Limo~TailleEntr + HtbCav + Avct + Hum + OrPente + Essence	Limo ~ HtbCav + Avct + OrPente
Mod7<-Limo~TailleEntr + Avct + Hum + OrPente + QualBois + DistCav	Limo ~ Avct + OrPente + QualBois
Mod8<-Limo~TailleEntr + Ens + Hum + OrPente + QualBois + DistCav	Limo ~ TailleEntr + Ens + OrPente
Mod9<-Limo~Circ030 + Ens + Vit + Rg + DistCav	Limo ~ Circ030 + Ens
Mod10<-Limo~Circ130 + Pente + NbEntr + OrPente	Limo ~ Circ130 + NbEntr
Mod11<-Limo~Circ130 + Ens + OrPente + DistNext	Limo ~ Circ130 + Ens
Mod12<-Limo ~ Circ130 + Avct + OrPente + DistCav	Limo ~ Circ130 + Avct
Mod13<-Limo~Orgn + Hum + HtbCav + OrPente + Ens	Limo ~Orgn + OrPente + Ens
Mod14<-Limo~Orgn + Hum + QualBois + OrPente + Ens	Limo ~Orgn + OrPente + Ens
Mod15<-Limo~Orgn + Pente + QualBois + OrPente	Limo ~Orgn + OrPente
Mod16<-Limo~Orgn + Pente + HtbCav + OrPente	Limo ~Orgn + OrPente

Le seul modèle final dont les résultats d'évaluations soient suffisants pour être considérés acceptables (AUC>0.7 et Cohen's Kappa>0.4) est le modèle intégrant les variables : Circonférence à 30 cm du sol et État d'Avancement de la cavité (Tableau II et III).

Tableau II: Paramètres du modèle final *Limo~Circ030+Avct*.

	Variable	Coefficient de régression	SE	p
β_1	Circ030	0.0077	0.0019	<0.001
β_2	Avct	1.1314	0.3415	<0.001
β_0	Intercept	-8.6983	1.7026	<0.001

Deviance null=182.32 (df=208); deviance résiduelle=148.8 (df=206)

Ce modèle est caractérisé par un succès prédictif supérieur à 80 % et une meilleure capacité à détecter les absences (spécificité de 0.93) que les présences (sensitivité de 0.67). Il explique environ 25 % de la variance de la variable réponse ($R^2=0.25$) (Tableau III).

Tableau III: Évaluation de la qualité prédictive de chaque modèle final issue du processus de sélection.

Modèle	AUC	sd	%Pred	sd	Spé	sd	Sens	sd	Kappa	sd	R ²	sd
1 Limo ~ Circ030 + Avct	0.785	0.062	0.819	0.048	0.930	0.027	0.675	0.139	0.447	0.120	0.251	0.048
2 Limo ~ Circ030 + HtbCav + Avct	0.670	0.079	0.671	0.080	0.890	0.039	0.480	0.202	0.346	0.103	0.165	0.049
3 Limo ~ HtbCav + Avct + OrPente	0.688	0.085	0.801	0.103	0.890	0.040	0.439	0.191	0.309	0.120	0.179	0.052
4 Limo ~ Avct + OrPente + QualBois	0.702	0.006	0.727	0.124	0.921	0.052	0.619	0.271	0.278	0.092	0.219	0.041
5 Limo ~ TailleEntr + Ens + OrPente	0.639	0.074	0.753	0.135	0.890	0.037	0.459	0.180	0.342	0.086	0.122	0.038
6 Limo ~ Circ030 + Ens	0.732	0.083	0.812	0.077	0.904	0.034	0.535	0.192	0.398	0.122	0.188	0.049
7 Limo ~ Circ130 + NbEntr	0.695	0.070	0.789	0.079	0.910	0.041	0.573	0.199	0.310	0.092	0.133	0.040
8 Limo ~ Circ130 + Avct	0.718	0.072	0.799	0.062	0.909	0.036	0.582	0.185	0.379	0.104	0.191	0.045
9 Limo ~ Orgn + OrPente + Ens	0.689	0.084	0.733	0.102	0.921	0.040	0.632	0.221	0.277	0.087	0.243	0.038
10 Limo ~ Orgn + OrPente	0.668	0.085	0.671	0.105	0.917	0.037	0.682	0.189	0.232	0.083	0.210	0.045

N: nombre de cavités habitées; AUC: Aire sous la courbe ROC; % Pred: Succès prédictif; Spé: Spécificité; Sens: Sensitivité; Kappa: Valeur Cohen's Kappa; R²: Nagelkerke R²N

L'étude de la contribution indépendante des variables du modèle final montre une influence légèrement plus importante de la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol (Figure 2a). L'ajout de la variable Hauteur de la base de l'entrée de la cavité (modèle final alternatif 2) par exemple, dont la contribution indépendante est faible, réduit la qualité prédictive (Tableau III et Annexe III).

L'évolution de la probabilité qu'une cavité soit occupée par *Limoniscus violaceus* augmente avec l'état d'avancement de la cavité et la circonférence à 30 cm du sol (Figure 2b). Ce résultat corrobore nos connaissances sur les exigences écologiques de *Limoniscus violaceus* décrit comme habitant les cavités évoluées des vieux arbres, lesquels se révèlent souvent de diamètre important (Ranius *et al.*, 2009b). L'interprétation par inférence d'une causalité peut cependant mener à une mécompréhension de phénomènes écologiques sous-jacents (Mac Nally, 2002). Ce résultat peut être interprété de différentes manières ; *e.g.* une cavité de grand volume fortement évoluée propose une diversité de niches écologiques permettant la présence indifférenciée des espèces. Notre modèle prédictif est donc testé sur les autres espèces d'élatéridés saproxyliques qui occupent plus de 15 cavités dans notre jeu de données afin d'appréhender son pouvoir discriminant envers *Limoniscus violaceus*. La qualité prédictive n'est satisfaisante (AUC>0.7 et Kappa>0.4) pour aucune des 8 espèces étudiées (Tableau IV).

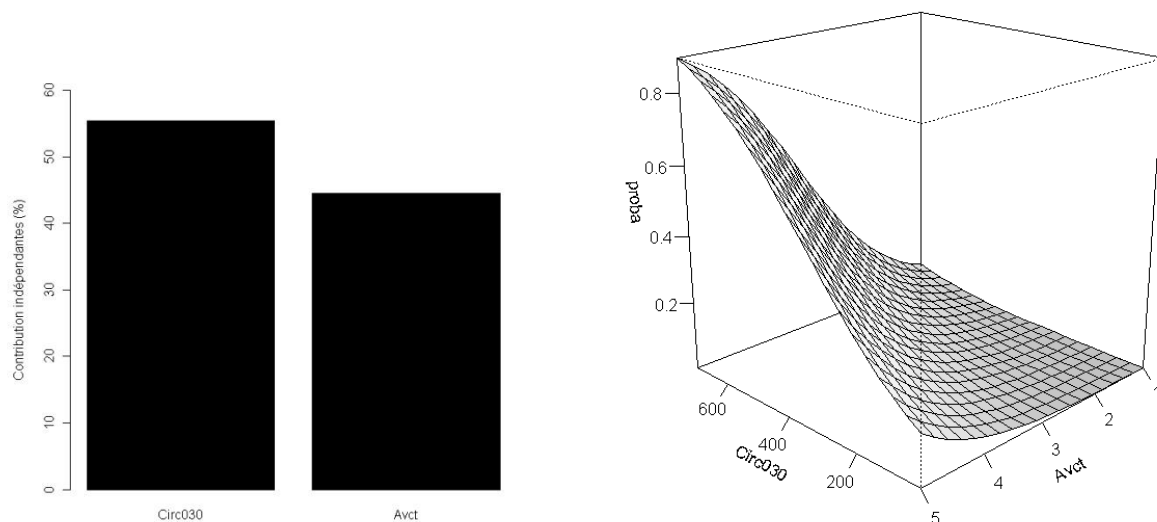


Figure 2: a) Contribution indépendantes de la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol et de l'état d'avancement de la cavité dans le modèle final b) Probabilité d'occurrence de *Limoniscus violaceus* fonction ces deux variables.

La relation de chacune de ces espèces avec les deux variables du modèle final retenues pour prédire la présence de *Limoniscus violaceus* est visualisée sur la Figure 3. Les courbes affichent une allure générale similaire à celle observée pour *L. violaceus* dans le cas d'*Ischnodes sanguinicollis* et de *Cardiophorus gramineus* (Figure 3). La courbe concernant *I. sanguinicollis* suggère toutefois que l'espèce est moins exigeante que *Limoniscus violaceus* à l'état d'avancement de la cavité. En revanche, des courbes très différentes apparaissent pour les autres espèces étudiées (Figure 3).

Tableau IV : Évaluation de la qualité prédictive du modèle $Esp\grave{e}ce \sim Circ030 + Avct$ sur 8 espèces d'élatéridés saproxyliques.

Espèce	N	AUC	sd	%Pred	sd	Spé	sd	Sens	sd	Kappa	sd	R ²	sd
<i>Podeonius acuticornis</i>	17	0.436	0.103	0.529	0.290	0.956	0.042	0.629	0.339	0.082	0.102	0.018	0.018
<i>Ampedus rufipennis</i>	18	0.477	0.165	0.666	0.267	0.947	0.037	0.520	0.314	0.127	0.101	0.026	0.026
<i>Cardiophorus gramineus</i>	18	0.751	0.080	0.832	0.087	0.955	0.024	0.597	0.223	0.332	0.110	0.164	0.051
<i>Megapenthes lugens</i>	18	0.558	0.134	0.755	0.247	0.948	0.033	0.457	0.281	0.211	0.148	0.050	0.032
<i>Procræus tibialis</i>	19	0.635	0.106	0.724	0.156	0.941	0.039	0.569	0.256	0.182	0.099	0.091	0.043
<i>Ampedus glycerus</i>	25	0.512	0.113	0.721	0.248	0.920	0.049	0.449	0.313	0.178	0.136	0.020	0.020
<i>Ischnodes sanguinicollis</i>	62	0.689	0.061	0.702	0.067	0.841	0.053	0.617	0.205	0.320	0.085	0.143	0.033
<i>Melanotus villosus</i>	70	0.562	0.071	0.698	0.061	0.740	0.055	0.362	0.137	0.238	0.112	0.052	0.026

N: nombre de cavités habitées; AUC: Aire sous la courbe ROC; % Pred: Succès prédictif; Spé: Spécificité; Sens: Sensitivité; Kappa: Valeur Cohen's Kappa; R²: Nagelkerke R²N

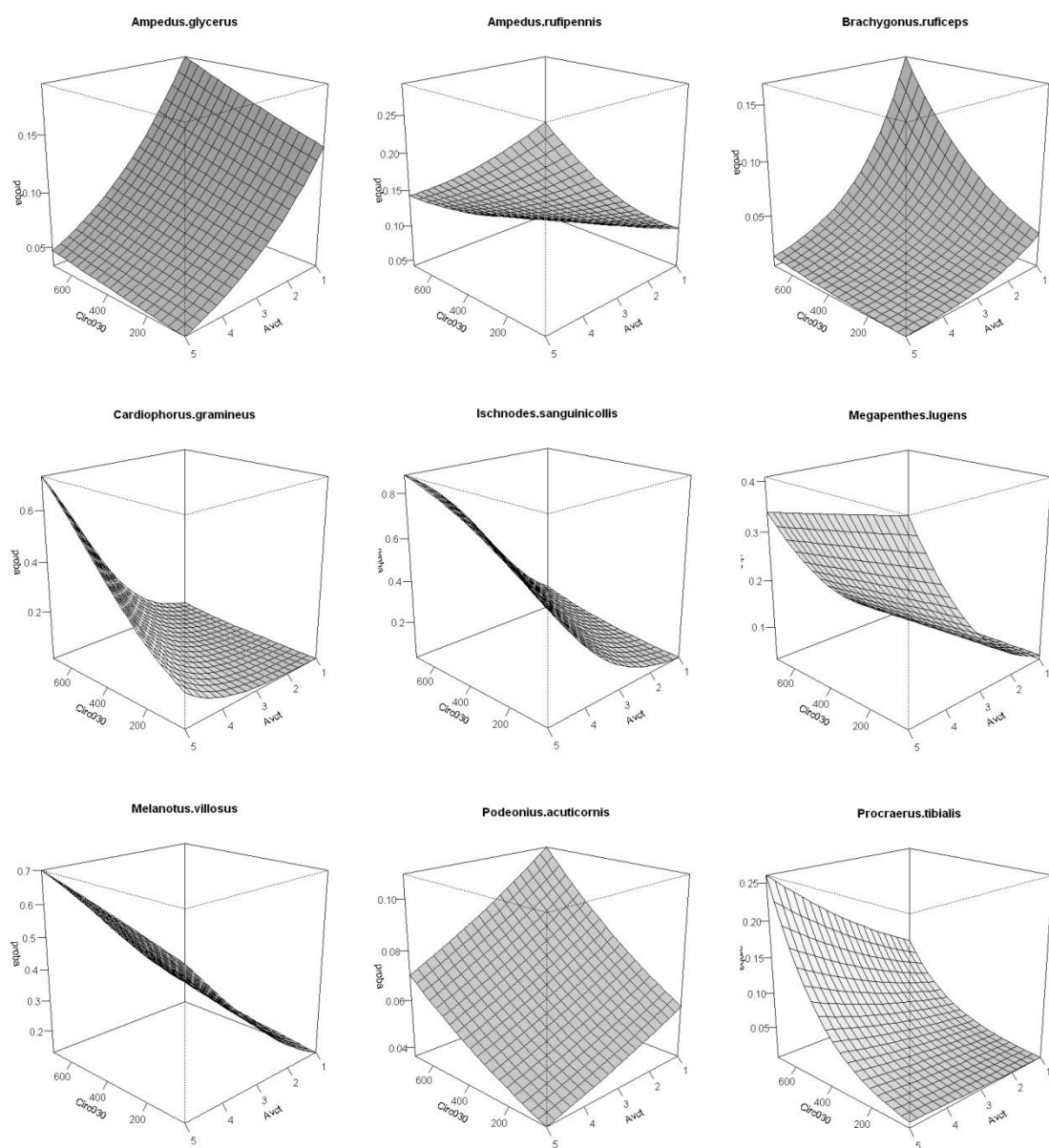


Figure 3: Probabilité d'occurrence de différentes espèces d'élatéridés saproxyliques en fonction de l'état d'avancement de la cavité et la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol.

3.3 IDENTIFICATION DE SEUILS

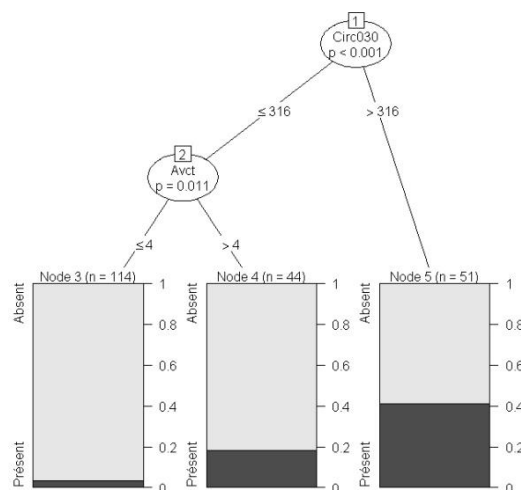


Figure 4: Partitionnement récursif conduit sur le modèle final $Limo \sim Avct + Circ030$.

la procédure ROC produit un P_{fair} égale à 0.388 ($CI_{95\%}=0.378-0.400$) correspondant à une valeur seuil de 433 cm ($CI_{95\%}=427-439$) pour la circonférence à 30 cm du sol. Suivant la même méthodologie, la valeur seuil concernant l'état d'avancement de la cavité est de 4 avec un intervalle de confiance compris entre 3 et 4.

La procédure de partitionnement récursif met en exergue l'influence de la circonférence à 30 cm du sol prédominante sur l'état d'avancement de la cavité (Figure 4).

L'analyse de l'intervalle de confiance de la valeur seuil générée par l'arbre d'inférence conditionnelle démontre que la capacité d'accueil d'une cavité pour *Limoniscus violaceus* est favorable pour des valeurs supérieures à 360 cm de circonférence à 30 cm du sol et incertaine entre 235 et 360 cm. Elle est en revanche très peu probable pour des valeurs inférieures à 235 cm de circonférence. L'intervalle de confiance dérivé de l'optimisation de la valeur P_{Kappa} est plus réduit mais reste compris dans cet intervalle (Figure 5). En revanche, l'optimisation via

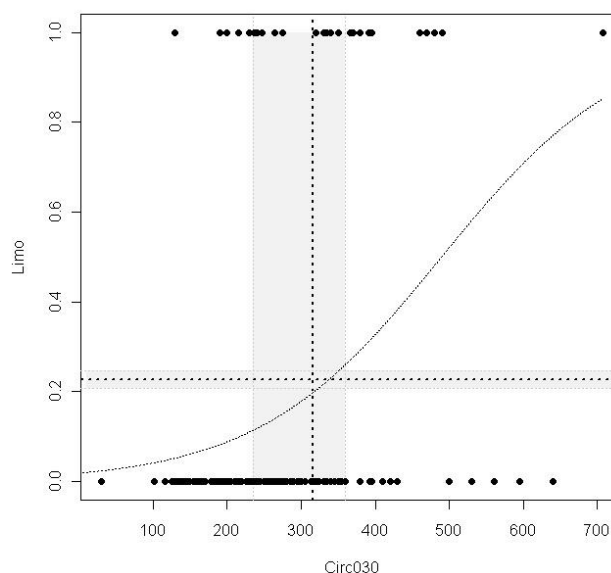


Figure 5 : Évaluation du seuil de potentialité d'accueil d'une cavité en fonction de la circonférence à 30 cm du sol. La ligne pointillée horizontale correspond à la valeur P_{Kappa} (et son intervalle de confiance : aire grise) maximisant la statistique Cohen's Kappa ; La ligne pointillée verticale correspond à la valeur seuil (et son intervalle de confiance: aire grise) identifiée par l'arbre d'inférence conditionnelle, la courbe correspond à la prédiction de la régression logistique.

4. DISCUSSION

4.1 VARIABLES INDICATRICES DE L'OCCURRENCE DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Une forte colinéarité entre nos variables descriptives est identifiée. Il est important de considérer que le degré de colinéarité entre deux variables n'est pas forcément témoin d'une relation causale biologique et/ou écologique et peut dépendre du jeu de données sur lequel est effectué l'étude (Mac Nally, 2000).

La sélection des variables indépendantes conduit à l'élaboration de seize modèles complets. Dix modèles finaux sont identifiés à l'issue de la procédure de sélection via le critère AIC. Uniquement l'un d'entre eux prédit de manière satisfaisante la présence de *Limoniscus violaceus* - en considérant à la fois la valeur AUC et la valeur Cohen's Kappa - au sein d'une cavité. Ce modèle est constitué de 2 variables descriptives : la circonférence à 30 cm du sol et l'état d'avancement de la cavité.

Comme le souligne Mac Nally (2000) un modèle minimisant le nombre de variables prédictives est souvent recherché pour 4 raisons majeures : 1) Il est toujours possible d'obtenir un meilleur ajustement aux données prédites en augmentant le nombre de descripteurs ; 2) La confiance dans les prédictions futures est amoindrie par l'ajout de descripteurs (l'erreur de prédiction étant une fonction du nombre de descripteurs retenus) ; 3) Un modèle minimaliste permet plus souvent d'obtenir des indications concernant une relation de causalité entre les descripteurs et la variable réponse ; 4) Un modèle minimisant les mesures pour l'acquisition des descripteurs sera plus facile et économique à mettre en place. Ce dernier point est important car on ne peut pas considérer l'utilisation d'indicateurs dont l'acquisition serait plus difficile que la détermination directe de la présence de l'espèce (Noss, 1990).

D'un point de vue écologique, le modèle Limo~Circonférence à 30 cm + État d'avancement de la cavité corroborent nos connaissances actuelles. Son utilisation n'explique toutefois que 25 % de la variance liée à l'occurrence de *Limoniscus violaceus* au sein de notre jeu de données. Aussi, il ne doit pas être considéré comme explicatif des facteurs écologiques qui permettent le développement de l'espèce (Mac Nally, 2000).

L'espèce est décrite comme hôte des cavités basses très évoluées (Gouix *et al.*, 2009). Il est reconnu que sa présence au sein d'une cavité dépend moins de l'essence de l'arbre que de la qualité du substrat dans lequel elle se développe (Gouix *et al.*, 2009; Zach, 2003). Le travail mené sur sa répartition paléarctique montre que l'espèce est présente au sein d'une variété de types de milieux (forêt fermée, système agropastoral, forêt de ravins...). Le développement des larves s'effectue dans un terreau supposé riche en matière organique (enrichie au cours de sa formation par l'activité et les cadavres de vertébrés et d'invertébrés), en mélange avec la terre. Les conditions micro-climatiques, notamment l'humidité du substrat, jouent un rôle prépondérant (Iablokoff, 1943; Zach, 2003). La capacité de la larve à s'enfouir jusqu'à un mètre de profondeur pour trouver un substrat favorable à son développement et l'hétérogénéité importante présente au sein d'une cavité constituent cependant une difficulté pour appréhender ces facteurs sans procéder à un examen intrusif du substrat (non réalisé afin de ne pas perturber les imagos hivernant (*cf.* Section III - Chapitre I). Cela

peut expliquer que l'humidité relevée en surface du terreau dans nos données ne soit pas sélectionnée dans un de nos modèles finaux.

Aucune étude sur *Limoniscus violaceus* n'évoque la taille des arbres comme facteur écologique discriminant pour l'espèce. On sait que la probabilité d'occurrence des cavités augmente avec l'âge et le diamètre de l'arbre (Ranius *et al.*, 2009b). Dans notre cas, la circonférence de l'arbre est déterminante à 30 cm du sol et non à la hauteur classique de mesure située à 1m30 (Tableau IV et Figure 2). Ce phénomène est à mettre en relation avec les conditions de création de cavité. Elles apparaissent généralement sur des arbres âgés qui entament leur phase de sénescence. Le processus peut cependant être initié de manière plus précoce dans le cas de blessure produite au pied de l'arbre. Il a été identifié en forêt de Grésigne l'importance de la conversion des anciens taillis en futaie sur souche comme déterminante dans la présence actuelle des cavités habitées par *L. violaceus* (Ducasse & Brustel, 2008). Les arbres issus de ce processus sont relativement récents pour des chênes (<200 ans). De par leur histoire, la souche qui les porte est cependant bien plus âgée. Ce phénomène induit des arbres dont la circonférence à 1m30 du sol est faible, car en relation avec l'âge de la tige, alors que la circonférence à 30 cm du sol est beaucoup plus importante puisque liée à l'âge de la souche.

La qualité prédictive du modèle n'est pas suffisante pour prédire l'occurrence des autres espèces d'élatéridés considérées. Certaines d'entre elles ne sont pas cavicoles et sont présentes au sein des cavités basses étudiées uniquement car ces dernières contiennent une variété de micro-habitats liés au bois. C'est par exemple le cas d'*Ampedus glycerus* ou *Ampedus rufipennis* dont la larve se développe dans le bois en cours de décomposition. L'espèce cavicole *Podeonius acuticornis* est quant à elle inféodée aux blocs de carie rouge sèche contenus dans les cavités en cours d'évolution (Goux *et al.*, 2008). La Figure 2 montre que l'espèce a de plus fortes probabilités d'occurrence dans des cavités moins évoluées. C'est également le cas de *Brachygonus ruficeps*, espèce non spécifiquement associée aux cavités. Les deux seules espèces dont la réponse présente des similitudes avec *Limoniscus violaceus* sont *Ischnodes sanguinicollis* et *Cardiophorus gramineus*. Toutes deux inféodées au terreau de cavité basse, elles sont considérées comme co-occurentes avec *Limoniscus violaceus*. *Ischnodes sanguinicollis* est décrit moins exigeant que *Limoniscus violaceus* (Brustel, 2001a; Iablokoff, 1943).

Concernant ces deux espèces, les facteurs de taille et d'état d'avancement de la cavité seraient moins discriminants d'où une moins bonne qualité prédictive du modèle. *Ischnodes sanguinicollis* serait moins exigeante envers l'état d'avancement de la cavité ($\chi^2 = 25.42$, $df = 1$, $P = 4.58e-07$). *Cardiophorus gramineus* préférerait un terreau plus sec pour son développement que les précédentes. Les cavités étant un milieu hétérogène contenant une variété de types de terreau (parfois très sec jusqu'à la présence de dendrotelmes (Vaillant, 1978) dans différentes chambres de la même cavité), il n'est pas surprenant de retrouver ensemble des espèces dont les exigences écologiques diffèrent sensiblement. La circonférence moyenne des cavités contenant *Limoniscus violaceus* (332 cm $sd=110$) est similaire à celle de *Cardiophorus gramineus* (340 cm $sd=122$). La distribution des deux espèces, au sein de notre jeu de données, diffère cependant selon le type d'avancement de la cavité ($\chi^2 = 6.12$, $df = 1$, $P = 0.01$). *C. gramineus* serait ainsi moins exigeant envers le stade le plus évolué des cavités basses. Avec uniquement 18 cavités hébergeant l'espèce (contre 33 pour *L. violaceus*), il est évident que cette interprétation reste cependant hypothétique.

4.2 IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

L'identification de variables indicatrices, d'acquisition simple et peu coûteuse, et de leur valeur seuil peut conduire à l'élaboration de règles de décision pour le suivi des habitats favorables d'une espèce (Müller & Bütler, 2010; Noss, 1990). La constitution d'un modèle prédictif satisfaisant avec seulement deux variables répond pour partie à ces objectifs. De plus, l'acquisition de ces variables (Circonférence à 30 cm du sol et état d'avancement de la cavité) sur le terrain est simple et objective permettant leur utilisation indépendamment des compétences des gestionnaires.

L'étude des valeurs seuils et de leurs intervalles de confiance est de grand intérêt pour l'élaboration de règles de décisions. Sur les trois méthodologies utilisées, deux d'entre elles fournissent des résultats corroboratifs. L'optimisation par la procédure ROC détermine une valeur seuil plus élevée. Elle est donc moins conservatrice pour la préservation des habitats de *Limoniscus violaceus*. Pour cette raison et au regard des mises en garde de Manel (2001) concernant la sensibilité de cette méthode à la prévalence, il est décidé de ne pas considérer ce dernier résultat pour l'élaboration d'une règle de décision.

Une hiérarchisation des enjeux pour la conservation du *Limoniscus violaceus* est induite par nos résultats:

- Les cavités dont l'état d'avancement est inférieur à 3 et/ou la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol est inférieure à 235 cm n'hébergent probablement pas *Limoniscus violaceus* : enjeux faibles.
- Les cavités dont l'état d'avancement est de 3 ou 4 et/ou la circonférence à 30 cm du sol est comprise entre 235 et 360 cm sont potentiellement favorables pour *Limoniscus violaceus* : enjeux forts.
- Les cavités dont l'état d'avancement est égal à 5 et la circonférence à 30 cm du sol est supérieure à 360 cm doivent être considérées comme hébergeant actuellement *Limoniscus violaceus* : enjeux très forts.

Cette hiérarchisation à 3 niveaux répond à une modération du concept binaire de seuil écologique selon lequel une légère modification conduit à un changement brutal (Groffman *et al.*, 2006; Müller & Bütler, 2010).

Il est tout de même important de ne pas considérer ces valeurs comme absolues. L'étude a été réalisée sur 209 cavités dont 33 sont habitées par *Limoniscus violaceus*. Les résultats traduisent les conditions de 5 sites sur une année d'étude pour la majeure partie d'entre elles. Même si chacun de ces sites dispose de caractéristiques très différentes, il n'est pas improbable que l'étude des cavités basses présentes dans un nouveau site modifie ces valeurs ou leur intervalle de confiance. Il serait donc intéressant de procéder à des études complémentaires visant à tester la transférabilité de nos résultats dans le temps et dans l'espace (Strauss & Biedermann, 2007).

De plus, la capacité du modèle à correctement prédire les présences est de 67.5 %. Ainsi, 4 cavités habitées par l'espèce ont une circonférence à 30 cm du sol inférieure à 30 cm du sol au sein de nos

données. En revanche, aucune cavité de stade précoce (inférieur à 3) n'héberge l'espèce. Ces observations nous amènent à adapter notre règle de décision (Tableau VII). Quatre niveaux sont considérés :

- -- : la cavité n'héberge pas *Limoniscus violaceus*
- - : la présence de *Limoniscus violaceus* est peu probable
- + : la présence de *Limoniscus violaceus* est probable
- ++ : la cavité est habitée par *Limoniscus violaceus*.

Nous proposons l'utilisation de cette règle pour les sites où l'espèce est actuellement connue. Elles doivent permettre au gestionnaire de suivre l'évolution de la ressource en habitat pour *Limoniscus violaceus*.

Tableau VII: Règle de décision pour évaluer la potentialité d'accueil d'une cavité pour *Limoniscus violaceus*.

		Etat d'avancement de la cavité		
		<3	3 ou 4	5
Circonférence de l'arbre à 30 cm du sol (cm)	<235	--	-	-
	235-360	--	+	+
	>360	--	+	++

(--): présence improbable; (-): présence peu probable; (+): présence probable;

(++): présence

Pour les sites où l'espèce n'est pas connue, ces informations permettent l'évaluation de la présence d'un habitat qui serait favorable pour l'espèce. Elles peuvent conduire le gestionnaire à envisager la mise en place d'une étude par piégeage à émergence (cf. Section III - Chapitre I).

L'utilisation de cette typologie permet de rationaliser l'effort de piégeage en fonction de la potentialité d'accueil des cavités (Figure 6). Ainsi, pour confirmer la présence de *Limoniscus violaceus* dans un site (avec une probabilité supérieure à 95 %), seules 3 cavités « ++ » et 11 cavités « + » nécessitent d'être équipées contre 50 cavités « - ». Aucune cavité « -- » ne permet en revanche la découverte d'un individu de *Limoniscus violaceus*.

Au delà de la quantification d'une relation entre variables mésologiques prédictrices et présence de *Limoniscus violaceus*, les méthodes de modélisation peuvent permettre d'offrir plus qu'une simple indication probabiliste d'occurrence au sein d'une cavité (Guisan & Thuiller, 2005). Elles peuvent également être envisagées afin de déterminer une carte de distribution potentielle (Thomaes *et al.*, 2008) ou l'effet de différents scénarios sur la présence d'une espèce (Guisan & Thuiller, 2005; Zurell *et al.*, 2010). L'identification d'indicateurs peut constituer un point de départ afin d'augmenter notre connaissance sur la distribution et la dynamique des habitats de l'espèce. Le gain relatif à l'effort nécessaire pour l'acquisition de données sur la présence de cavités favorables à l'espèce (*versus* mise en place d'un piège à émergence) permet d'envisager plus aisément l'étude des effets du paysage

par exemple (Dubois *et al.*, 2009b). De même, l'intégration de ces données au sein des fiches de relevés pratiquées pour le suivi forestier - afin d'engranger d'importantes données dans une large variété de contextes (âge, structures des peuplements, condition pédoclimatiques...) - est nécessaire pour évaluer les impacts à l'échelle des plans d'aménagements sur les habitats favorables à l'espèce.

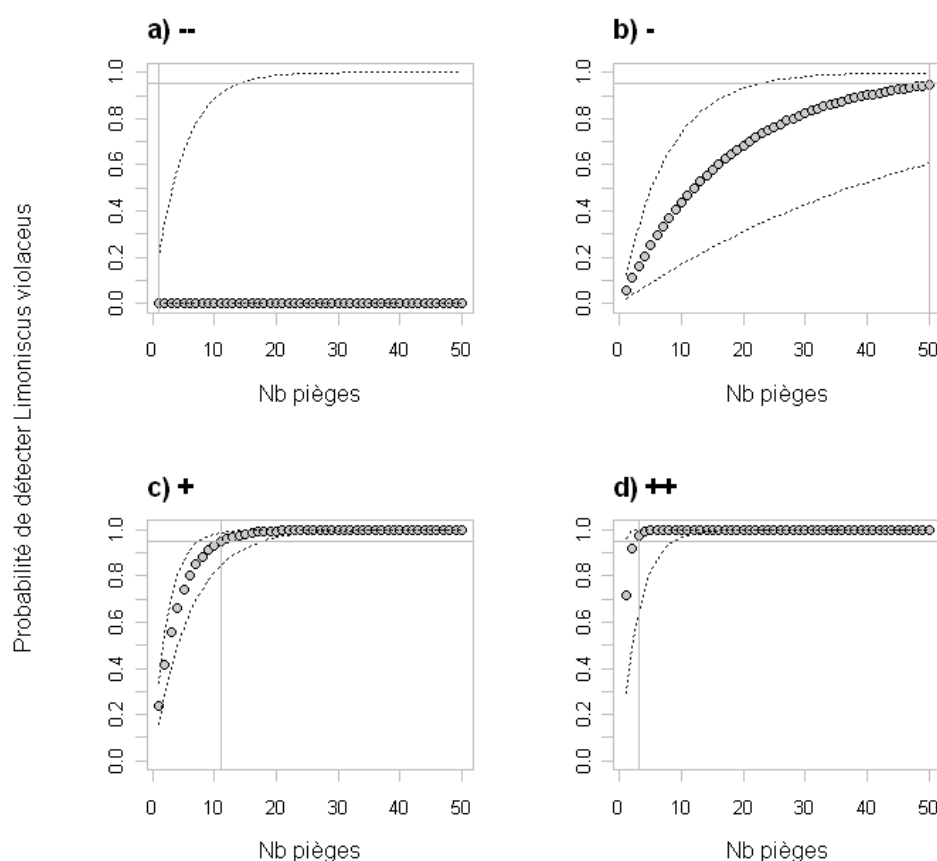


Figure 6 : Probabilité de détecter un individu de *Limoniscus violaceus* en fonction de l'effort d'échantillonnage selon la potentialité d'accueil des cavités.

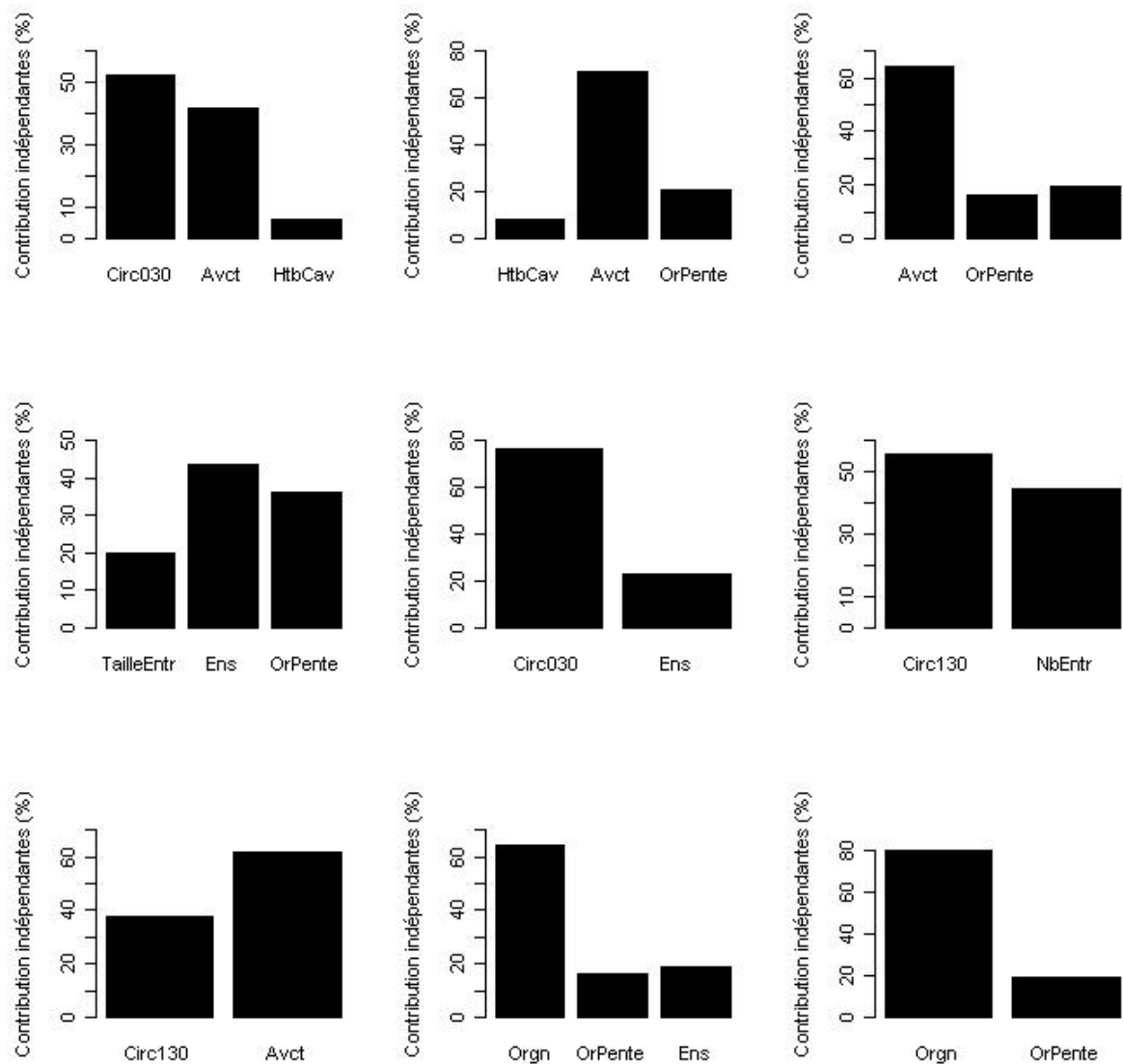
L'isolement des cavités n'est pas apparu déterminant dans notre analyse. Il est pourtant un facteur clé dans le maintien des (méta)populations des espèces cavicoles saproxyliques (Ranius, 2007). Dans le cas de *Limoniscus violaceus*, certaines cavités habitées sont totalement isolées. Le fait qu'un habitat soit occupé ne veut pas pour autant dire qu'il est favorable au maintien de ses (méta)populations. La réponse d'une métapopulation à la destruction des habitats est parfois soumise à un délai temporel nommé « *extinction debt* » (Tilman *et al.*, 1994). L'espèce peut alors persister durant plusieurs décennies dans un environnement devenu non favorable pour ses populations. Ce phénomène met en exergue les limites de notre modèle pour la gestion des populations de *Limoniscus violaceus*. L'étude des capacités de dispersion de l'espèce (Ranius, 2006) et des paramètres régissant ses métapopulations (Hanski, 1998; Hanski *et al.*, 1996) reste donc un enjeu majeur. Ces connaissances associées aux indicateurs d'habitats favorables mis en évidence dans ce chapitre permettront alors la réalisation de scénarios théoriques (Zurell *et al.*, 2010) ou fonction des conditions de sites (Snäll *et al.*, 2005), visant au bon maintien de l'état de conservation de l'espèce.

Abréviation	Variable		df	Présence (n=33)	Absence (n=210)	P-Value	Test
	Qualitative	Classes		Nombre de cas	Nombre de cas		
Site	Site	a=Aveyron; b= Compiègne; c= Fontainebleau; d=Grésigne; e=Sainte Baume	4	a=4; b=6; c=1; d=21; e=1	a=7; b=9; c=7; d=136; e=18	0.014	Khi deux
Milieu	Milieu	a=forestier; b=pâturage	1	a=29; b=4	a=170; b=7	0.095	
Essence	Essence	a=Acer sp.; b=Carpinus sp.; c=Fagus sp.; d=Quercus sp.; f=Tilia sp.	4	a=0; b=0; c=8; d=25; e=3	a=4; b=4; c=21; d=145; e=3	0.261	
QualBois	Qualité du bois interne	a=Carie rouge; b=Carie blanche; c= Bois dur	2	a=17; b=9; c=7	a=73; b=42; c=62	0.218	
Ens	Ensoleillement	a=NE; b=N ou E; c=NW ou SE; d=W ou S; e=SW	4	a=4; b=4; c=6; d=6; e=13	a=28; b=34; c=44; d=38; e=33	0.095	
Avct	État d'avancement de la cavité	a=Stade 1; b=Stade 2; c=Stade 3; d=Stade 4; e=Stade 5	4	a=0; b=0; c=2; d=11; e=20	a=5; b=12; c=27; d=87; e=46	0.002	
Orgn	Origine de la cavité	a=Blessure anthropique; b=Futaie sur souche; c=Jumelle arachée; d=Coupe ; e=Autre; f=Têtard	5	a=2; b=11; c=6; d=1; e=10; f=3	a=57; b=57; c=21; d=12; e=26; f=4	0.003	
OrPente	Orientation vis-à-vis de la pente	a=Face à la pente; b=Dos à la pente; c=Perpendiculaire à la Pente	2	a=4; b=18; c=11	a=40; b=69; c=68	0.133	
Vert	Présence avérées de vertébrés	a=non; b=oui	1	a=6; b=27	a=59; b=118	0.061	
Vit	Vitalité de l'arbre	a=Vivant; b=Dépérissant; c=Mort	2	a=25; b=8; c=0	a=142; b=31; c=4	0.354	
Hum	Humidité	a=Sec; b=Humide; c=Mouillé; d=Dendrothèlme	3	a=12; b=19; c=2; d=0	a=39; b=131; c=16; d=1	0.407	
Inv	Présence d'Invertébrés	a=non; b=oui	2	a=25; b=31	a=25; b=152	0.146	
Vgtx	Présence de débris Végétaux	a=non; b=oui	2	a=5; b=28	a=41; b=134	0.243	
Rg	Présence de Rognons	a=non; b=oui	2	a=19; b=14	a=109; b=68	0.8	
	Continue			Moyenne (sd)	Moyenne (sd)		
Pente	Pente (%)		1	12.05 (12.8)	12.71 (10.61)	0.542	Wilcoxon
Circ130	Circonférence à 130 cm du sol (cm)		1	212.12 (98.71)	161.40 (69.75)	0.002	
Circ030	Circonférence à 30 cm du sol (cm)		1	332.48 (109.92)	244.50 (88.85)	0	
DistTire	Distance à un chemin de débardage (m)		1	11.21 (10.47)	7.01 (8.55)	0.029	
NbTronc	Nombre de tronc		1	0.82 (0.39)	0.71 (0.56)	0.279	
HtbCav	Hauteur à la base de la cavité (cm)		1	6.70 (16.07)	9.26 (18.06)	0.373	
TailleEntr	Surface de l'entrée (cm2)		1	1093.67 (1628.7)	657.68 (1148)	0.124	
Haut	Hauteur de la cavité (cm)		1	217.58 (240.69)	139.45 (226.30)	0.117	
NbEntr	Nombre d'entrées		1	1.88 (1.02)	1.41 (0.73)	0.006	
Larg	Largeur de la cavité (cm)		1	74.76 (36.16)	47.19 (20.83)	0	
Prof	Profondeur de la cavité (cm)		1	68.42 (27.68)	46.89 (24.62)	0	
DistCav	Distance à la cavité la plus proche (m)		1	28.06 (22.05)	24.61 (20.84)	0.29	
DistNext	Distance à la cavité habitée par <i>Limoniscus violaceus</i> la plus proche (m)		1	60.75 (47.73)	144.46 (149.2)	0.005	

Annexe I: Relation entre chaque variable descriptive et la présence de *Limoniscus violaceus*. L'homogénéité de la distribution des relevés concernant les variables catégoriques est étudiée via un test de Khi deux. La comparaison des moyennes des variables continues est effectuée via un test non paramétrique de Wilcoxon.

	Site	Essence	DistNext	DistCav	Pente	Circ130	Circ030	DistTire	NbTronc	HtbCav	TailleEntr	Haut	NbEntr	Milieu	QualBois	Ens	Avct	Orgn	OrPente	Vert	Vit	Hum	Inv	Vgt	Rg	Larg	Prof
Site	0.000	0.269	0.580	0.007	0.092	0.000	0.000	0.000	0.188	0.449	0.642	0.000	0.184	0.000	0.250	0.903	0.015	0.000	0.267	0.347	0.014	0.153	0.367	0.189	0.054	0.076	0.000
Essence	0.269	0.000	0.007	0.000	0.012	0.001	0.187	0.833	0.000	0.815	0.062	0.012	0.009	0.162	0.041	0.916	0.717	0.000	0.944	0.000	0.065	0.923	0.022	0.001	0.045	0.694	0.789
DistNext	0.580	0.007	0.000	0.000	0.095	0.139	0.851	0.099	0.949	0.005	0.232	0.008	0.921	0.038	0.120	0.139	0.082	0.567	0.080	0.006	0.398	0.124	0.023	0.987	0.022	0.190	0.138
DistCav	0.007	0.000	0.000	0.000	0.021	0.004	0.148	0.378	0.804	0.034	0.847	0.000	0.297	0.002	0.266	0.096	0.207	0.001	0.179	0.202	0.388	0.715	0.002	0.240	0.259	0.451	0.142
Pente	0.092	0.012	0.095	0.021	0.000	0.934	0.913	0.093	0.390	0.053	0.030	0.799	0.845	0.382	0.119	0.034	0.205	0.133	0.471	0.893	0.437	0.011	0.228	0.051	0.291	0.508	0.173
Circ130	0.000	0.001	0.139	0.004	0.934	0.000	0.000	0.000	0.003	0.153	0.003	0.000	0.216	0.000	0.039	0.754	0.723	0.000	0.523	0.728	0.510	0.004	0.041	0.011	0.963	0.000	0.000
Circ030	0.000	0.187	0.851	0.148	0.913	0.000	0.000	0.000	0.000	0.060	0.000	0.000	0.001	0.001	0.000	0.388	0.099	0.000	0.597	0.176	0.247	0.058	0.000	0.049	0.627	0.000	0.000
DistTire	0.000	0.833	0.099	0.378	0.093	0.000	0.000	0.000	0.000	0.843	0.063	0.000	0.503	0.000	0.087	0.712	0.000	0.000	0.044	0.027	0.055	0.094	0.002	0.167	0.032	0.000	0.000
NbTronc	0.188	0.000	0.949	0.804	0.390	0.003	0.000	0.000	0.000	0.764	0.045	0.000	0.037	0.061	0.098	0.417	0.862	0.000	0.007	0.085	0.009	0.298	0.002	0.001	0.038	0.000	0.000
HtbCav	0.449	0.815	0.005	0.034	0.053	0.153	0.060	0.843	0.764	0.000	0.707	0.091	0.170	0.467	0.002	0.523	0.611	0.230	0.213	0.096	0.477	0.059	0.280	0.126	0.048	0.066	0.935
TailleEntr	0.642	0.062	0.232	0.847	0.030	0.003	0.000	0.063	0.045	0.707	0.000	0.000	0.000	0.872	0.397	0.567	0.116	0.000	0.219	0.443	0.012	0.464	0.012	0.634	0.252	0.000	0.001
Haut	0.000	0.012	0.008	0.000	0.799	0.000	0.000	0.000	0.000	0.091	0.000	0.000	0.001	0.000	0.006	0.255	0.003	0.000	0.207	0.332	0.000	0.021	0.000	0.159	0.182	0.000	0.000
NbEntr	0.184	0.009	0.921	0.297	0.845	0.216	0.001	0.503	0.037	0.170	0.000	0.001	0.000	0.126	0.004	0.000	0.000	0.005	0.620	0.390	0.000	0.185	0.029	0.334	0.692	0.000	0.000
Milieu	0.000	0.162	0.038	0.002	0.382	0.000	0.001	0.000	0.061	0.467	0.872	0.000	0.126	0.000	0.154	0.233	0.082	0.000	0.001	0.024	0.038	0.002	0.191	0.071	0.288	0.000	0.000
QualBois	0.250	0.041	0.120	0.266	0.119	0.039	0.000	0.087	0.098	0.002	0.397	0.006	0.004	0.154	0.000	0.214	0.948	0.142	0.211	0.771	0.078	0.495	0.048	0.637	0.548	0.016	0.213
Ens	0.903	0.916	0.139	0.096	0.034	0.754	0.388	0.712	0.417	0.523	0.567	0.255	0.000	0.233	0.214	0.000	0.041	0.442	0.141	0.012	0.463	0.342	0.771	0.170	0.685	0.150	0.045
Avct	0.015	0.717	0.082	0.207	0.205	0.723	0.099	0.000	0.862	0.611	0.116	0.003	0.000	0.082	0.948	0.041	0.000	0.001	0.269	0.044	0.002	0.198	0.133	0.010	0.000	0.000	0.000
Orgn	0.000	0.000	0.567	0.001	0.133	0.000	0.000	0.000	0.000	0.230	0.000	0.000	0.005	0.000	0.142	0.442	0.001	0.000	0.151	0.298	0.005	0.541	0.005	0.095	0.806	0.000	0.000
OrPente	0.267	0.944	0.080	0.179	0.471	0.523	0.597	0.044	0.007	0.213	0.219	0.207	0.620	0.001	0.211	0.141	0.269	0.151	0.000	0.614	0.039	0.787	0.971	0.879	0.031	0.268	0.465
Vert	0.347	0.000	0.006	0.202	0.893	0.728	0.176	0.027	0.085	0.096	0.443	0.332	0.390	0.024	0.771	0.012	0.044	0.298	0.614	0.000	0.741	0.011	0.573	0.000	0.208	0.005	0.001
Vit	0.014	0.065	0.398	0.388	0.437	0.510	0.247	0.055	0.009	0.477	0.012	0.000	0.000	0.038	0.078	0.463	0.002	0.005	0.039	0.741	0.000	0.144	0.022	0.929	0.214	0.062	0.000
Hum	0.153	0.923	0.124	0.715	0.011	0.004	0.058	0.094	0.298	0.059	0.464	0.021	0.185	0.002	0.495	0.342	0.198	0.541	0.787	0.011	0.144	0.000	0.026	0.153	0.034	0.001	0.001
Inv	0.367	0.022	0.023	0.002	0.228	0.041	0.000	0.002	0.002	0.280	0.012	0.000	0.029	0.191	0.048	0.771	0.133	0.005	0.971	0.573	0.022	0.026	0.000	0.641	0.130	0.001	0.000
Vgt	0.189	0.001	0.987	0.240	0.051	0.011	0.049	0.167	0.001	0.126	0.634	0.159	0.334	0.071	0.637	0.170	0.010	0.095	0.879	0.000	0.929	0.153	0.641	0.000	0.300	0.386	0.236
Rg	0.054	0.045	0.022	0.259	0.291	0.963	0.627	0.032	0.038	0.048	0.252	0.182	0.692	0.288	0.548	0.685	0.000	0.806	0.031	0.208	0.214	0.034	0.130	0.300	0.000	0.016	0.038
Larg	0.076	0.694	0.190	0.451	0.508	0.000	0.000	0.000	0.000	0.066	0.000	0.000	0.000	0.000	0.016	0.150	0.000	0.000	0.268	0.005	0.062	0.001	0.001	0.386	0.016	0.000	0.000
Prof	0.000	0.789	0.138	0.142	0.173	0.000	0.000	0.000	0.000	0.935	0.001	0.000	0.000	0.000	0.213	0.045	0.000	0.000	0.465	0.001	0.000	0.001	0.000	0.236	0.038	0.000	0.000

Annexe II: Matrices des corrélations ((valeur P) : les corrélations significatives sont indiquées en gras).



Annexe III: Contribution indépendante de chaque variable des 9 modèles finaux invalidés.

Section IV. *LIMONISCUS VIOLACEUS*, SON HABITAT ET LES ESPÈCES ASSOCIÉES

RÉSUMÉ:

Limoniscus violaceus est intégré aux politiques européennes de gestion des milieux naturels pour son fort potentiel à constituer une espèce parapluie. L'étude de la richesse et de la composition spécifiques des assemblages d'espèces échantillonnées par piégeage à émergence démontre que les cavités qu'il habite ne sont pas plus riches, elles ont néanmoins la capacité d'accueillir majorité des espèces identifiées. De même, les cavités qui lui sont favorables, selon la typologie élaborée dans le chapitre précédent, ont le potentiel pour héberger la quasi-totalité des espèces saproxyliques rencontrées dans les cavités basses. Les analyses produites démontrent que les assemblages d'espèces sont sensibles à la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol. En revanche, elles mettent en évidence un emboîtement des assemblages d'espèces le long du gradient de maturation des cavités basses. L'étude des espèces caractéristiques et indicatrices des assemblages identifiés conduit à l'élaboration d'une liste d'espèces pouvant être utilisée afin d'identifier les secteurs qui devront être prospectées en priorité pour la recherche de nouvelles localités habitées par *Limoniscus violaceus*.

1. INTRODUCTION

La directive “Habitats” a pour vocation la préservation des habitats et des habitats d’espèces. Un site relevant des enjeux de cette directive est ainsi désigné sur la présence d’habitats ou d’espèces qualifiés d’intérêts communautaires.

L’utilisation d’espèces dites focales pour la préservation et la gestion des milieux est largement répandue (Lindenmayer *et al.*, 2002; Simberloff, 1998). Lambeck (1997) suggère que si les espèces les plus exigeantes sont sélectionnées, alors une stratégie de gestion répondant à leur besoin permet la préservation de l’ensemble des autres espèces. Ainsi, l’approche par espèce focale est une voie attirante en vue de préserver des ensembles d’espèces, afin de réduire les efforts pour la conservation par la définition d’objectifs spécifiques (Lindenmayer *et al.*, 2002).

Plusieurs types d’espèces focales sont décrits (Noss, 1999; Simberloff, 1998). *Limoniscus violaceus* est considéré comme une espèce parapluie et une espèce porte drapeau. La préservation de son habitat doit profiter à un large cortège d’espèces saproxyliques (dépendant de son habitat ainsi que des facteurs qui conduisent son habitat à lui devenir favorable) et elle est la représentante emblématique des cavités situées au pied de vieux arbres feuillus.

Le but de cette section est d’étudier si des assemblages d’espèces sont associés à *Limoniscus violaceus* et/ou à son habitat.

Pour la conservation de l’espèce, les analyses sur la composition des assemblages peuvent conduire à l’identification d’espèces associées et ou indicatrices de la présence de *L. violaceus* ou d’un habitat favorable pour l’espèce (De Caceres & Legendre, 2009). La présence d’un habitat structurellement favorable n’est en effet pas toujours suffisante. Par exemple, la disparition temporaire de son habitat peut conduire à la disparition irréversible d’une espèce, même si cet habitat réapparaît quelques années plus tard sur le site (Huxel & Hastings, 1999; Ranius, 2007; Ranius & Kindvall, 2006; Tilman *et al.*, 1994). L’approche croisée entre la présence de l’habitat et la présence des espèces qui lui sont associées peut ainsi permettre d’évaluer la fonction de performance dans le maintien de la biodiversité - ou « intégrité écologique » (Sarhou, *comm. pers*) - d’un habitat (Castella & Speight, 1996; Speight & Castella, 2001). De même, la détection d’espèces indicatrices de l’espèce ou de son habitat au sein d’un site pourra inciter un gestionnaire à réaliser des prospections de *L. violaceus*. A une échelle plus importante (*e.g.* une région administrative ou un pays), ces informations permettent de prioriser les sites où une espèce doit être recherchée.

Un autre aspect essentiel pour la conservation de l’espèce est la prise en compte des processus de formation des cavités. La gestion forestière s’inscrit dans une démarche dynamique. L’état actuel résulte des actions et des événements qui se sont produits à l’échelle des peuplements et durant la vie de chaque arbre. De même, la mise en place de nouveaux principes de gestion entraîne toujours une incertitude liée au fait qu’aucun des gestionnaires en activité ne verra les résultats, à termes, de la stratégie de gestion qu’il a élaboré (Dubourdieu, 1997). La compréhension des processus de formation des cavités est donc indispensable afin d’assurer le recrutement de nouveaux habitats qui assureront l’avenir des populations de *Limoniscus violaceus*.

Plus fondamentalement, l'étude des assemblages et des espèces associés à *Limoniscus violaceus*, à son habitat et aux processus de formation des cavités permet de considérer les effets d'une stratégie de gestion focalisée envers l'espèce sur la biodiversité (Noss, 1999) et de discuter sa pertinence en tant qu'espèce parapluie. Branton & Richardson (2010) soulignent que le manque d'études empiriques a conduit certains gestionnaires à mettre en doute la pertinence du concept « d'espèce parapluie » comme outil de gestion.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1 JEU DE DONNÉES ÉTUDIÉ

La conduite des analyses de cette section s'appuie sur les résultats de piégeages à émergence contenus dans le jeu de données « émergence » (cf. Section I – Chapitre II).

Sur les 223 cavités d'arbres étudiées, 209 sont retenues pour les analyses de cette section. Sont exclues de l'analyse les cavités ayant subi des dommages importants au cours de la saison (e.g. dégâts liés aux sangliers) et les cavités d'If peu comparables avec les essences feuillues.

Seules les espèces appartenant à des familles dont le taux de détermination est supérieur à 80 % sont incluses dans l'analyse (Annexe I). La principale raison expliquant un taux de détermination incomplet est le mauvais état de conservation de certains spécimens.

L'effet de l'abondance de deux taxons abondants (fourmis, araignées) sur la richesse en coléoptères au sein des cavités a été étudié afin d'exclure d'éventuelles cavités dont les résultats d'émergence auraient été influencés par la prédation et/ou la compétition. Aucune corrélation négative étant identifiée, l'impact de ces taxons sur nos résultats est considéré négligeable (Annexe II).

2.2 DÉFINITION DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ÉTUDIÉS

La conduite de cette section est scindée en trois parties analytiques:

La première se focalise sur l'analyse des assemblages d'espèces en relation avec la présence de *Limoniscus violaceus* au sein d'une cavité. La seconde ne considère pas l'espèce mais son habitat tel que défini dans la section précédente (Chapitre II). Ce chapitre répond à l'essence même de la directive « Habitats » qui considère avant tout les habitats d'espèces. Enfin, la troisième s'intéresse aux processus et cherche à comprendre l'évolution de la saproxylofaune au cours de la formation des cavités. L'objectif est d'acquérir une vision dynamique de la biodiversité inféodée aux cavités pour appréhender les phénomènes, au regard de la faune, qui conduisent une cavité à devenir favorable pour *Limoniscus violaceus*. Ces phénomènes induisent différentes trajectoires d'évolution aboutissant à une cavité évoluée favorable pour *Limoniscus violaceus* (Ducasse & Brustel, 2008).

Le facteur environnemental retenu en première partie est binaire et correspond à la présence avérée ou non de *Limoniscus violaceus* au sein d'une cavité.

La seconde partie renvoie aux résultats de la section précédente qui établit une typologie pour évaluer la potentialité d'accueil d'une cavité envers *Limoniscus violaceus*. Cette typologie est

composée de 4 classes : --) présence improbable, -) présence peu probable, +) présence probable, ++) présence certaine. Elle est issue d'un modèle à 2 facteurs : l'état d'avancement de la cavité et la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol.

Enfin, la troisième partie se focalise sur l'état d'avancement des cavités, lequel est composé de 5 stades élaborés afin de retracer les processus de formation des cavités basses. La vision du processus de formation des cavités se veut simplifiée à ces stades d'avancement car une relation claire est identifiée entre *Limoniscus violaceus* et les stades avancés (cf. Section III). De plus, par sa simplicité d'appréhension, le facteur état d'avancement est facilement utilisable par les gestionnaires. On peut aisément imaginer son intégration aux relevés forestiers pratiqués au cours des martelages ou des descriptions de placettes, unités d'analyses ou toute autre entité visant à l'étude des micro-habitats en milieux forestiers.

Une série d'analyses est menée sur l'ensemble des coléoptères saproxyliques, une seconde série s'intéresse uniquement aux coléoptères saproxyliques strictement cavicoles. En effet, les coléoptères cavicoles sont les espèces qui seront le plus fortement impactées par les décisions relatives à la gestion des cavités. Les autres espèces, par leurs exigences écologiques, ont la possibilité de réaliser leur cycle de développement en dehors des cavités, dans du bois mort au sol par exemple. Leur préservation n'est donc pas strictement dépendante du maintien des cavités basses. L'importance de ces espèces ne doit pas pour autant être négligée car leur action contribue aux processus de formation des cavités. Elles sont donc indispensables pour la survie des populations de *Limoniscus violaceus*.

2.3 MÉTHODES D'ANALYSES

2.3.1 EFFET D'UN FACTEUR SUR LA RICHESSE SPÉCIFIQUE

La richesse spécifique est une mesure simple de la biodiversité (Magurran, 1988). La méthode la plus courante pour évaluer l'influence d'un facteur sur la richesse spécifique est de comparer le nombre d'espèces moyen observé dans chacune des modalités. Toutefois, cette mesure est influencée par l'effort d'échantillonnage et la densité d'espèces présentes au sein de chacune des modalités. Aussi, l'utilisation de courbes de raréfaction est recommandée (Gotelli & Colwell, 2001).

Deux types de courbes sont envisageables. Les courbes « *sites-basés* » étudient l'accumulation des espèces en fonction de l'unité d'échantillonnage (e.g. Nombre d'espèces fonction du nombre de pièges à émergence). L'étude par interpolation de leur intervalle de confiance permet de comparer la richesse spécifique en termes de densité à effort d'échantillonnage égal (Colwell *et al.*, 2004; Gotelli & Colwell, 2001; Kindt *et al.*, 2006; Willott, 2001).

Les courbes « *individus-basés* » étudient la richesse spécifique pour un nombre d'individus observés équivalent. Elles sont construites à partir des résultats « *sites-basés* », lesquels sont réordonnés selon le nombre d'individus échantillonnés. Elles sont préférées pour les études comparatives de la richesse spécifique « réelle », notamment car elles sont moins influencées par l'exhaustivité de l'échantillonnage, la densité d'espèces ou les différences d'efficacité par unité d'échantillonnage (Gotelli & Colwell, 2001; Willott, 2001).

Selon les objectifs de l'étude, on considérera donc l'une ou l'autre des méthodes. Les courbes *sites-basés* permettent d'étudier la densité d'espèces au sein d'une cavité alors que les courbes *individus-basés* permettent l'évaluation de l'effet d'une modalité sur la richesse spécifique à l'échelle des cavités prises dans leur ensemble.

La comparaison des courbes d'accumulation est réalisée par étude de leur intervalle de confiance. Deux courbes dont les intervalles de confiance à 95 % se chevauchent au point d'interpolation sont considérées non significativement différentes au seuil 0.05 (Colwell *et al.*, 2004).

Les analyses concernant la richesse spécifique ont été réalisées avec la librairie « *Biodiversity R* » (Kindt, 2011; Kindt & Coe, 2005) et « *vegan* » (Oksanen *et al.*, 2010) développées pour le logiciel R (R Development Core Team, 2009).

2.3.2 EFFET DES FACTEURS SUR LA COMPOSITION EN ESPÈCES

Les méthodes d'ordination sont largement utilisées dans l'étude de l'influence de facteurs environnementaux sur la composition des assemblages d'espèces. Deux types de procédures peuvent être conduites : les ordinations non-contraintes (*méthode indirecte*) ou les ordinations contraintes (*méthode directe*).

Les ordinations non contraintes n'utilisent pas d'hypothèse *a priori*. La matrice « *relevés-espèces* » est ordonnée dans un espace réduit sans prise en compte des variables environnementales. L'interprétation écologique des variables latentes exprimées par les axes principaux se fait *a posteriori*. Les ordinations non contraintes sont généralement pratiquées afin de dégager une tendance générale au sein du nuage représentant l'ensemble des données (Anderson & Willis, 2003). Toutefois, certains « patrons » de dispersion générale peuvent parfois masquer des différences de « patrons » parmi les groupes de sites (Anderson & Willis, 2003).

Les ordinations contraintes se basent sur une hypothèse *a priori*. L'ordination de la matrice *relevés-espèces* est contrainte par une ou plusieurs données environnementales choisies. Ainsi, on ne cherche pas à expliquer toute la variation présente au sein de notre matrice *relevés-espèces* mais uniquement celle expliquée par les variables environnementales choisies.

Le choix des méthodes d'ordination utilisées dépend donc de la nature des questions posées mais également de la nature des données disponibles. Les jeux de données en écologie sont caractérisés par la présence de nombreuses espèces singletons ou doubletons et une forte dispersion des variables espèces qui se traduisent par des matrices *relevés-espèces* avec de nombreux zéros. Ces caractéristiques ont pour effet de limiter les choix de mesures de dissimilarité (Legendre & Legendre, 1998). L'interprétation de la valeur « zéro » dans une matrice *relevés-espèces* est souvent difficile en écologie. L'absence d'une espèce dans un relevé peut être due à des conditions de milieux défavorables, une répartition irrégulière de l'espèce sur la zone d'étude, un fonctionnement du piège différent selon les milieux ... L'utilisation d'un indice de dissimilarité « symétrique » qui considère le double zéro comme une ressemblance peut ainsi conduire à une mauvaise interprétation. Les écologistes des communautés considèrent ainsi la distance euclidienne (utilisée dans l'ACP et la RDA) comme inappropriée pour les jeux de données d'espèces incluant des valeurs nulles (Legendre & Gallagher, 2001). De même, la distance du Khi-deux utilisée dans les Analyses Factorielles des Correspondances ou les Analyses Canoniques des Correspondances est excessivement influencée par la présence d'espèces rares (Legendre & Legendre, 1998). Legendre & Gallagher (2001) proposent de

retirer les espèces rares ou de leur imputer un poids inférieur pour continuer d'utiliser ces techniques, mais soulignent le fait que cette métrique est controversée parmi les écologues et considérée comme l'une des plus mauvaises pour les données de composition de communautés selon une étude sur données simulées (Faith *et al.*, 1987). Les mesures de dissimilarité « asymétrique » ignorant les doubles zéros sont aussi préférées.

Dans notre cas, l'utilisation du piège à émergence ne permet pas une vision exhaustive de toutes les espèces vivant dans une cavité. Seules les espèces cherchant à sortir de la cavité sont observées. Les larves présentes dans le terreau ou dans les parois de la cavité ne sont pas prises en compte. On sait de plus que chez certaines espèces, seuls quelques individus quittent la cavité parmi une population (Ranius & Hedin, 2001). Les populations d'espèces proies pourront également être fortement réduites par la présence de prédateurs.

Les analyses des assemblages de coléoptères saproxyliques présents au sein des cavités ont donc été conduites en se basant sur deux indices de dissimilarité « assymétrique », l'un qualitatif (indice de Jaccard) et l'autre qualitatif (indice de Bray-Curtis). L'utilisation de ces deux indices a pour conséquence de réduire le choix des techniques d'ordination non contrainte à l'Analyse en Coordonnées Principales (ACoP) et le cadrage Non Métrique Multidimensionnel (NMDS).

Nous avons choisi d'utiliser le NMDS car il est considéré plus performant et plus robuste que l'ACoP (Anderson & Willis, 2003; Legendre & Legendre, 1998; Oksanen, 2011). Cette méthode d'ordination vise à réduire le nombre de dimensions en minimisant une fonction stress. La valeur de stress représente l'écart à la monotonie dans la relation entre les distances observées et les distances calculées. La représentation des points par le NMDS est considérée acceptable pour une valeur de stress inférieure à 0.20. Au delà de 0.30, on considère que la position des points peut être aléatoire (Clarke & Warwick, 2001).

Parmi les méthodes contraintes, nous avons choisi l'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP) caractérisée par sa flexibilité et développée pour être utilisable avec n'importe quel indice de dissimilarité. Son utilisation est suggérée en complément des techniques d'ordination non contrainte (Anderson & Willis, 2003).

Les techniques d'ordination permettent une visualisation dans un espace réduit de notre matrice *relevés-espèces*. Elles peuvent être complétées par une analyse de similarité afin de tester la différence de composition de groupes basés sur une hypothèse *a priori*. Différentes techniques existent telles que l'Anosim, les procédures de permutation multiréponses (MRPP) ou le test de Mantel. Nous avons utilisé la NPMANOVA (ou MANOVA paramétrique) (Anderson, 2001). Cette méthode présente l'avantage de pouvoir tester plusieurs facteurs (à la fois quantitatif et qualitatif) et leurs interactions. De plus, moins sensible à l'hétérogénéité de dispersion au sein des groupes, elle est considérée plus robuste que l'Anosim ou la MRPP (Anderson, 2001; Oksanen *et al.*, 2010).

Additionnellement, l'effet d'un facteur sur la composition spécifique est étudié via les résultats de l'ACCP. Le test utilise la statistique « trace » (somme des valeurs propres canoniques ou somme des corrélations canoniques) pour calculer une probabilité *P* associée par permutations (Anderson & Willis, 2003).

La complémentarité des assemblages a été étudiée via un diagramme de Venn. Les espèces singletons et doubletons étant fortement influencées par l'effort d'échantillonnage (Thompson *et al.*, 2007), elles ne sont pas considérées dans cette analyse.

Les ordinations NMDS, les ACCP et les NPMANOVA ont été réalisées avec la librairie « *vegan* » (Oksanen *et al.*, 2010) ; les diagrammes de Venn ont été construits avec la librairie « *gplots* » (Warnes, 2010) développée pour le logiciel R (R Development Core Team, 2009).

2.3.3 ÉTUDES DE L'ASSOCIATION ESPÈCE-GROUPE ET RECHERCHE D'ESPÈCES INDICATRICES

L'analyse de la relation entre une espèce et un ou plusieurs groupes d'observations est utile afin d'identifier des espèces représentatives d'une modalité (Dufrene & Legendre, 1997). Le concept d'espèces indicatrices - nommées également espèces « diagnostiques » dans l'étude des communautés végétales (Chytry *et al.*, 2002) - est depuis longtemps utilisé en écologie (Carignan & Villard, 2002). Elles sont caractérisées par leur aptitude à refléter les caractéristiques de leur environnement et/ou la diversité d'espèces présentes - au sein d'une communauté ou d'une situation géographique – et présentent un intérêt majeur pour le suivi des impacts liés aux changements environnementaux (McGeoch & Chown, 1998). Elles sont usuellement identifiées par une analyse de la relation entre la présence absence d'une espèce (ou son abondance) au sein de « sites » (*e.g.* unités d'échantillonnages) et une classification de ces mêmes sites (Dufrene & Legendre, 1997). La classification d'observations en groupes (« groupe de sites ») va dépendre des objectifs de l'étude. Elle peut être dérivée de la similarité observée parmi les « sites » pour une condition environnementale (*e.g.* type d'habitat), la composition spécifique (*e.g.* type de communauté) ou un schéma expérimental (*e.g.* comparaison entre les années ou entres des parcelles)(De Caceres *et al.*, 2010).

Il existe deux familles d'indices pour étudier les relations espèces - groupes de sites : les indices de corrélation et les indices de valeur indicatrice (De Caceres & Legendre, 2009). Les indices de corrélation évaluent la préférence positive et/ou négative d'une espèce envers un groupe ou une combinaison de groupes par rapport aux groupes ou aux combinaisons de groupes restantes. Les indices de valeur indicatrice, résultat de la combinaison de la spécificité et de la fidélité, étudient la valeur prédictive d'une espèce envers un groupe ou une combinaison de groupes (De Caceres *et al.*, 2010; Dufrene & Legendre, 1997). Ces deux types d'indices partagent 4 propriétés principales : 1) l'association envers un groupe considère chaque espèce indépendamment, 2) la force de l'association est indépendante du nombre d'observations, 3) la force de l'association est limitée à une valeur minimale et maximale, 4) pour les données d'abondance, la force de l'association est invariable à la multiplication des valeurs d'abondances par une constante (De Caceres & Legendre, 2009). Une des différences majeures est que la valeur indicatrice ne considère pas l'absence d'une espèce en dehors du groupe étudié. L'indice de corrélation est donc davantage dépendant du contexte.

Dans le cadre de notre étude, ces deux catégories d'indices nous apportent donc des informations complémentaires. Le premier nous permet de décrire quelles espèces sont associées à un groupe (De

Caceres & Legendre, 2009) alors que le second nous permet d'identifier les espèces qui seront prédictives d'un groupe (Dufrene & Legendre, 1997).

Le coefficient point-biserial corrigé par le nombre de pièges à l'intérieur du groupe a été choisi pour étudier le degré d'association d'une espèce envers un groupe. Il est préféré aux indices *individus-basés* qui assument un nombre constant d'individus au sein de chaque site. L'indice IndVal tel que décrit par Dufrene & Legendre (1997) est utilisé pour identifier les espèces prédictives de chaque groupe. La significativité de l'association est évaluée via un test de permutation (De Caceres & Legendre, 2009). Les valeurs considérées sont calculées pour les groupes et les combinaisons de groupes afin de prendre en compte le fait que les différences d'exigences écologiques induisent des niches plus ou moins restreintes pour les espèces (De Caceres *et al.*, 2010).

Les indices et leur significativité ont été calculés avec la librairie « *Indicspecies* » (De Caceres, 2010) développée pour le logiciel R (R Development Core Team, 2009).

2.4 RÉSUMÉ DU PLAN ANALYTIQUE

L'analyse des effets d'un facteur sur la saproxylofaune et la faune cavicole est menée en trois phases pour chacun des facteurs étudiés (Tableau I et II):

- Étude de la richesse spécifique : Les courbes de raréfaction *sites-basés* et *individus-basés* sont calculées afin d'étudier les effets d'un facteur sur la densité d'espèces et la richesse spécifique. La part relative des 10 espèces les plus abondantes sur l'abondance totale est également calculée pour compléter l'interprétation des courbes d'accumulations (*cf. titre 2.2.1* pour plus de détails).
- Étude de la composition des assemblages : L'effet du facteur étudié sur la composition en espèce des assemblages est étudié via une technique d'ordination non contrainte (NMDS) et contrainte (ACCP). La significativité d'un effet est calculée par un test de NPMANOVA et le calcul d'un *P* à l'issue de la procédure ACCP. L'étude de la complémentarité des assemblages est réalisée via un diagramme de Venn. Le diagramme est construit sans les espèces représentées par moins 3 individus (doubletons et singletons) (*cf. titre 2.2.2* pour plus de détails).
- Étude des espèces caractéristiques des assemblages : Les espèces indicatrices et les espèces représentatives (dans le sens significativement associé) des classes du facteur étudié ou des assemblages mis en évidence par la conduite des ordinations sont recherchées par l'utilisation de l'indice IndVal et l'indice de corrélation point biserial. Seules les espèces représentées par plus de 5 individus sont intégrées à cette analyse (Dufrene & Legendre, 1997) (*cf. titre 2.2.3* pour plus de détails).

Tableau I : Plan d'échantillonnage précisant le nombre de cavités analysées pour chaque modalité des facteurs étudiés.

Facteur	Modalité	Présence de <i>Limoniscus violaceus</i>		Total
		<i>non</i>	<i>oui</i>	
Cavité habitée par <i>Limoniscus violaceus</i>		176	33	209
Typologie d'évaluation de la potentialité d'accueil des cavités envers <i>Limoniscus violaceus</i>	(--)	17	0	17
	(-)	83	5	88
	(+)	74	23	97
	(++)	2	5	7
Stade d'avancement des cavités	1	5	0	5
	2	12	0	12
	3	27	1	28
	4	85	12	97
	5	47	20	67

Tableau II : Schéma analytique.

Question	Méthode
<u>1 Richesse spécifique</u>	
Comparaison de la densité d'espèces	Courbe de raréfaction <i>sites-basés</i>
Exhaustivité de l'échantillonnage	Courbe de raréfaction <i>individus-basés</i>
Comparaison de la richesse spécifique	
<u>2. Effet sur la Composition des assemblages</u>	
Effet des facteurs expérimentaux sur la composition des assemblages	Ordination non contrainte (NMDS)
	Comparaison de groupes (NPMANOVA)
	Ordination contrainte (ACCP) + tests par permutation
Effet des facteurs expérimentaux sur la complémentarité des assemblages	Diagramme de Venn
<u>3. Espèces caractéristiques des assemblages</u>	
Caractérisation des espèces représentatives des assemblages	Indice de corrélation
Identification des espèces indicatrices des assemblages	IndVal

3. RÉSULTATS

3.1 RÉSULTATS GÉNÉRAUX

Au sein des 209 cavités basses d'arbres feuillus (Tableau I), 15 649 coléoptères dont 12 211 saproxyliques ont été observés. Tous les pièges ont permis la capture d'au moins un coléoptère saproxylique. 377 espèces de coléoptères parmi 53 familles ont été identifiées dont 231 sont saproxyliques (Supplément I). Parmi ces espèces, 17 sont considérées strictement inféodées aux cavités et 55 cavicoles facultatives (*sensu* Brustel *com. pers.* ; Bouget *et al.*, 2008). En moyenne, une cavité héberge 14.9 (± 0.7) espèces dont 10.3 (± 0.5) sont saproxyliques. Toutes les cavités étudiées contenaient au moins une espèce de coléoptère saproxylique. L'espèce la plus abondante est le scolytidae *Xyleborus dryographus* (17 % de l'abondance totale en coléoptères saproxyliques), suivi par les espèces *Allecula morio* et *rhenana* (9 % de l'abondance totale en coléoptères saproxyliques). Parmi les espèces faiblement représentées, on compte 53 singletons et 20 doubletons. Un total de 53 espèces remarquables (Brustel, 2001a; Müller *et al.*, 2005) a été identifié dont 3 menacées et 14 quasi menacées selon la liste rouge des coléoptères saproxyliques en Europe (Nieto & Alexander, 2010). Au total, 98 individus de *Limoniscus violaceus* ont été observés au sein de 33 cavités.

Les courbes d'accumulation *individus-basés* indiquent que l'ensemble des coléoptères saproxyliques présents au sein des cavités basses n'a pas été échantillonné. Cependant, l'inflexion régulière de la courbe montre que cette dernière commence à tendre vers l'asymptote (Figure 1a). On peut donc considérer que l'échantillonnage de 209 cavités a permis une vision représentative de la saproxylofaune coléoptérologique des cavités étudiées. Concernant les coléoptères désignés comme strictement cavicoles, la courbe montre un point d'inflexion prononcé et on peut considérer qu'elle est quasiment arrivée à son asymptote (Figure 1b). Ce résultat suggère que la quasi-totalité des espèces strictement inféodées aux cavités étudiées a été observée au sein de nos pièges.

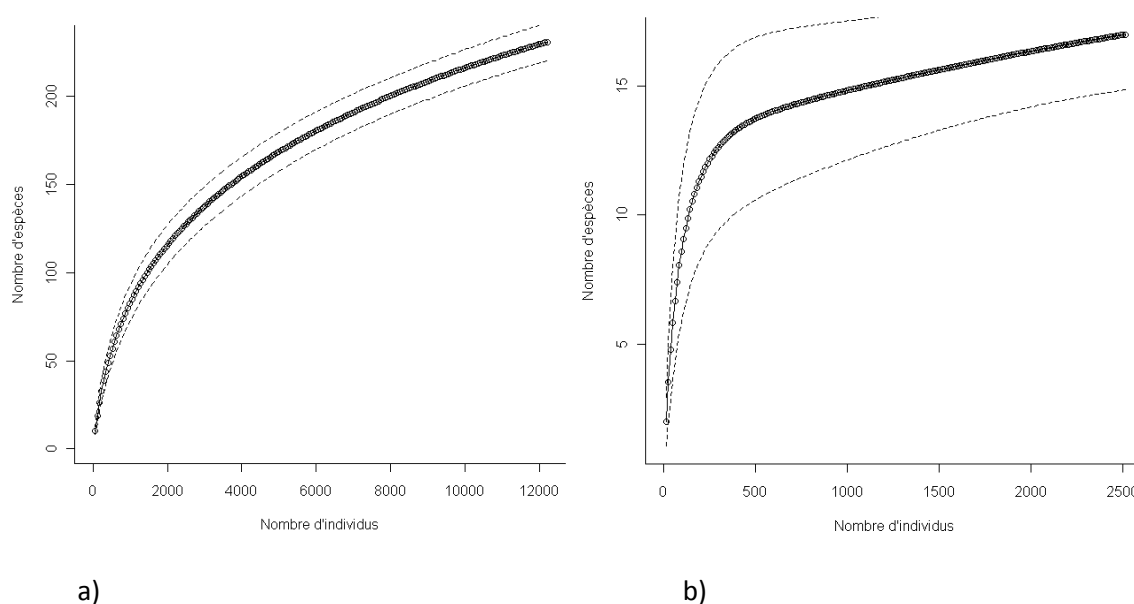


Figure 1 : Richesse spécifique observée au sein de la totalité des cavités étudiées pour a) les coléoptères saproxyliques et b) les coléoptères strictement cavicoles.

3.2 COMPARAISON ENTRE CAVITÉS HABITÉES OU NON PAR *LIMONISCUS VIOLACEUS*

3.2.1 RICHESSE SPÉCIFIQUE

(a) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

L'étude des courbes d'accumulation et de leurs intervalles de confiance indique une densité d'espèces plus riche pour les cavités hébergeant *Limoniscus violaceus* (Figure 2a) mais une richesse spécifique inférieure à nombre d'individus comparable (Figure 2b). Les plateaux asymptotiques traduisant un échantillonnage exhaustif ne sont pas atteints (Figure 2b). L'ensemble de la faune saproxylique des cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus* n'a donc pas été observé. Toutefois, l'inflexion progressive des courbes suggère un échantillonnage relativement complet dans les deux cas (Figure 2b).

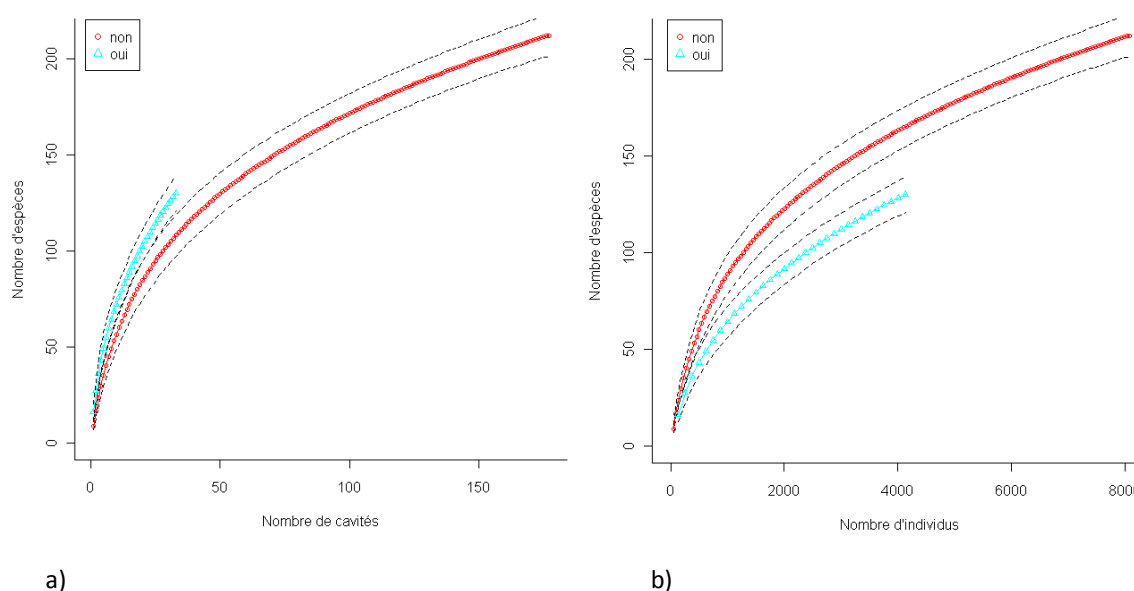


Figure 2 : Densité et richesse spécifique en coléoptères saproxyliques au sein des cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus* a) Courbes « sites-basés » et leurs intervalles de confiance et b) Courbes « individus-basés » et leurs intervalles de confiance.

L'étude des dix espèces les plus représentées montre que ces dernières représentent plus de 75 % de l'abondance totale en coléoptères saproxyliques dans le cas des cavités habitées par *Limoniscus violaceus* contre seulement 55 % dans les autres cas. *Limoniscus violaceus* est la neuvième espèce la plus abondante dans les cavités où il a été observé (Tableau III).

Tableau III : Abondance et Abondance Cumulée relative (Ab.Cum.R. = Abondance cumulée/Abondance totale) pour les 10 espèces les plus abondantes au sein des cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*. En gras sont représentées les espèces remarquables (*sensu* Brustel, 2001 et Müller *et al.* 2005). Un astérisque désigne les espèces menacées ou quasi menacées selon l'IUCN (Nieto et Alexander 2010). Les espèces strictement cavicoles sont soulignées.

Présence de <i>Limoniscus violaceus</i>				Absence de <i>Limoniscus violaceus</i>			
Espèce	Rang	Abondance	Ab.Cum.R	Espèce	Rang	Abondance	Ab.Cum.R
<i>Xyleborus dryographus</i>	1	1179	28.5	<i>Xyleborus dryographus</i>	1	903	11.2
<u><i>Allecula ssp.</i></u>	2	399	38.2	<i>Dryophthorus corticalis</i>	2	790	21
<i>Aulonthroscus brevicollis</i>	3	356	46.8	<u><i>Allecula ssp.</i></u>	3	703	29.7
<i>Scaptia fuscata</i>	4	342	55.1	<i>Dorcus parallelipedus</i>	4	425	34.9
<i>Ischnomera sanguinicollis</i>	5	247	61	<i>Ischnomera sanguinicollis</i>	5	408	40
<i>Dorcus parallelipedus</i>	6	219	66.3	<i>Aulonthroscus brevicollis</i>	6	317	43.9
<u><i>Ischnodes sanguinicollis</i></u>	7	116	69.2	<i>Scaptia fuscata</i>	7	259	47.1
<i>Platycis cosnardi</i>	8	99	71.5	<i>Prionocyphon serricornis</i>	8	244	50.1
<u><i>Limoniscus violaceus</i></u>	9	98	73.9	<i>Pycnomerus terebrans</i>	9	238	53.1
<u><i>Mycetophagus quadriguttatus</i></u>	10	80	75.9	<i>Ischnomera caerulea</i>	10	190	55.4

(b) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES CAVICOLES

L'étude des courbes d'accumulation et de leurs intervalles de confiance indique qu'il n'y a pas de différence en termes de densité d'espèces (Figure 3a) ou de richesse spécifique (Figure 3b) pour les coléoptères saproxyliques cavicoles entre les cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*. Le plateau asymptotique traduisant un échantillonnage exhaustif de la faune cavicole est presque atteint dans les deux cas (Figure 3b).

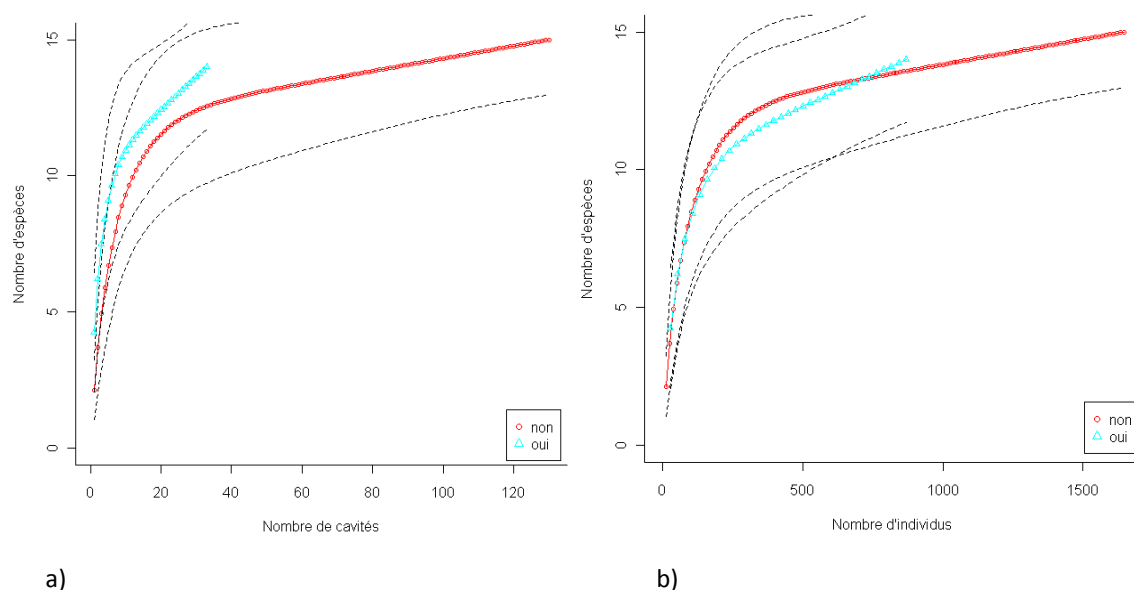


Figure 3 : Densité et richesse spécifique en coléoptères cavicoles au sein des cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus* a) Courbes « sites-basés » et leurs intervalles de confiance et b) Courbes « individus-basés » et leurs intervalles de confiance.

3.2.2 EFFET SUR LA COMPOSITION DES ASSEMBLAGES

(a) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

L'ordination NMDS ne permet pas une étude interprétable non contrainte des assemblages d'espèces de coléoptères saproxyliques. La disposition des points « sites » dans l'espace réduit revêt un caractère aléatoire traduit par une valeur de stress supérieure à 0.3 (valeur de stress = 0.31) (Clarke & Warwick, 2001). La conduite d'une ordination contrainte suggère des assemblages différents entre les cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus* (Figure 4a).

Le test NPMANOVA indique une différence significative d'assemblages de coléoptères saproxyliques entre les cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*. Ce résultat est confirmé par la conduite de l'ACCP (Tableau IV). On remarque toutefois que la présence de *Limoniscus violaceus* explique moins de 2% de la variance observée au sein de la matrice *relevés-espèces*.

Tableau IV : Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet de la présence de *Limoniscus violaceus* sur la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Présence <i>Limoniscus violaceus</i>	1	1.39	1.44	3.04	0.001
	Résidus	208	95.34	98.56	0.98	
ACCP	Présence <i>Limoniscus violaceus</i>	1	2.70	0.82	1.71	0.01
	Résidus	208	328.23	99.18		

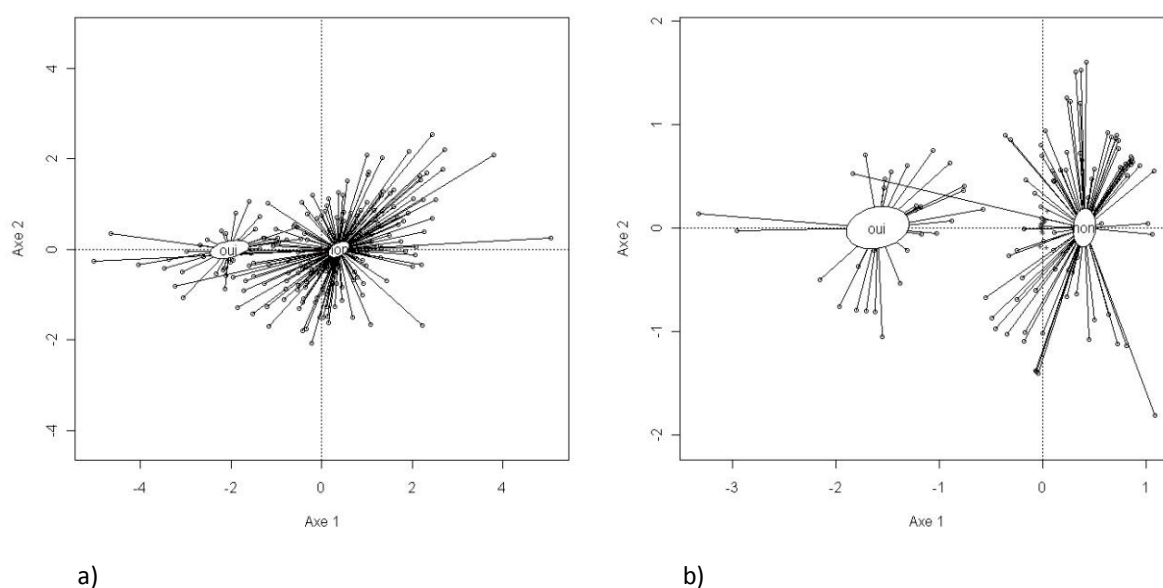


Figure 4 : Effet de la présence de *Limoniscus violaceus* sur la composition des assemblages de a) coléoptères saproxyliques, b) coléoptères cavicoles par ordination contrainte ACCP.

La complémentarité des assemblages est étudiée via un digramme de Venn (Figure 5). Sur les 158 espèces retenues (*Limoniscus violaceus*, singletons et doubletons exclus), seuls 2 se retrouvent exclusivement dans les cavités habitées par *Limoniscus violaceus* : le Cleridae *Korynetes ruficornis* et le Trogidae *Trox scaber*. Le diagramme indique également que 68.9% de la faune saproxylique observée au sein de la matrice *relevés-espèces* est hébergée au sein des cavités habitées par *Limoniscus violaceus*.

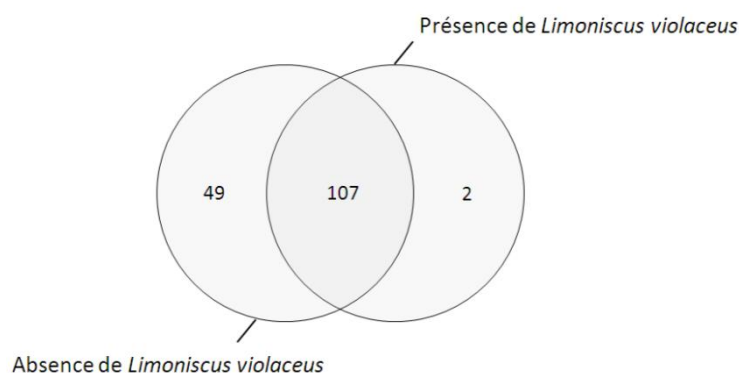


Figure 5 : Diagramme de Venn représentant la répartition de la richesse spécifique (*Limoniscus violaceus*, singletons et doubletons exclus) au sein des assemblages d'espèces caractéristiques des cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*.

(b) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES CAVICOLES

L'ordination NMDS ne permet pas une étude interprétable non contrainte des assemblages d'espèces de coléoptères saproxyliques cavicoles (valeur de stress = 0.25) (Clarke & Warwick, 2001). La conduite d'une ordination contrainte suggère des assemblages différents entre les cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus* (Figure 4b).

Le test NPMANOVA indique une différence significative d'assemblage en coléoptères saproxyliques cavicoles entre les cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*. Ce résultat est confirmé par la conduite de l'ACCP (Tableau V). La présence de *Limoniscus violaceus* explique moins de 5 % de la variance observée au sein de la matrice *relevés-espèces* cavicoles.

Tableau V : Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet de la présence de *Limoniscus violaceus* sur la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Présence <i>Limoniscus violaceus</i>	1	3.10	4.86	8.22	0.001
	Résidus	161	60.68	95.14		
ACCP	Présence <i>Limoniscus violaceus</i>	1	3.10	4.20	7.08	0.005
	Résidus	161	70.67	95.80		

Sur les 14 espèces retenues pour la réalisation du diagramme de Venn (*Limoniscus violaceus*, singletons et doubletons exclus), 2 se retrouvent exclusivement dans les cavités non habitées par *Limoniscus violaceus* : le taupin *Brachygonus ruficeps* et l'histeride *Dendrophilus punctatus* (Figure 6). Ainsi, les cavités habitées par *Limoniscus violaceus* hébergent plus de 85 % de la faune cavicole observée au sein de nos relevés. En revanche, aucune espèce (hormis *Limoniscus violaceus* bien entendu) n'est uniquement présente au sein des cavités habitées par *Limoniscus violaceus*. Les deux espèces exclues de l'analyse sont *Protaetia fiebieri* (n=1) et *Elater ferrugineus* (n=2), deux espèces inféodées aux cavités hautes et dont la présence au sein de notre jeu de données revêt un caractère exceptionnel qui peut s'expliquer par une communication entre une cavité haute et basse à l'intérieur du tronc des arbres concernés.

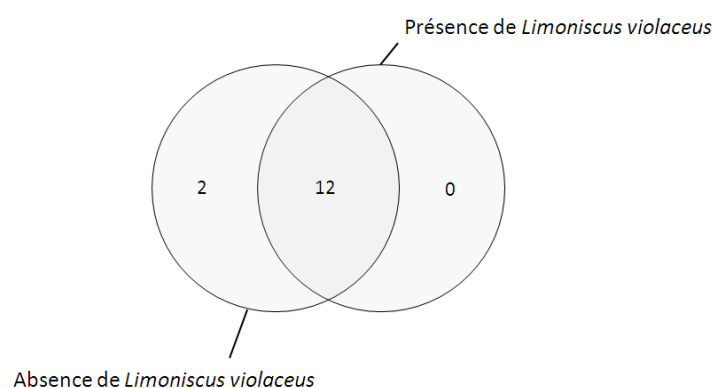


Figure 6 : Diagramme de Venn représentant la répartition de la richesse spécifique (singletons et doubletons exclus) au sein des assemblages d'espèces de coléoptères saproxyliques cavicoles caractéristiques des cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*.

3.2.3 ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES DES ASSEMBLAGES

L'approche étant indépendante entre chaque espèce, il n'est pas nécessaire de différencier l'analyse entre assemblages de coléoptères saproxyliques et assemblages de coléoptères cavicoles. Sur les 113 espèces incluses dans l'analyse IndVal, 27 ont été identifiées comme indicatrices au seuil 0.05 de la présence de *Limoniscus violaceus* (Tableau VI). Parmi elles, 19 sont significativement associées aux cavités habitées par *Limoniscus violaceus*. Aucune espèce n'apparaît indicatrice des cavités non habitées par l'espèce mais l'oedemeride *Ischnomera cyanea* leur est significativement associé. On ne retrouve pas au sein de cette liste le cleride *Korynetes ruficornis*, ce dernier est représenté par moins de 5 individus dans notre jeu de données. Sept espèces sont considérées remarquables (*sensu* Brustel 2004, Müller *et al.* 2005). Une espèce est considérée menacée en Europe et trois sont quasi menacées selon les critères IUCN (Nieto & Alexander, 2010). Parmi ces taxons, 7 sont des cavicoles stricts.

Tableau VI: Valeur IndVal et indice de corrélation Point Biserial et leur significativité associée pour les espèces significativement associées et/ou prédictives (au seuil $\alpha = 0.1$; et au seuil $\alpha = 0.05$:**) des cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*. En gras sont représentées les espèces remarquables (*sensu* Brustel, 2001 et Müller *et al.* 2005). Un astérisque désigne les espèces menacées ou quasi menacées selon l'IUCN (Nieto et Alexander 2010). Les espèces strictement cavicoles sont soulignées.

		Espèce	IndVal			Point Biserial		
			stat	p.value	p < 0.05	stat	p.value	p < 0.05
Présence de <i>Limoniscus violaceus</i>	non	<i>Ischnomera cyanea</i>				0.191	0.046	**
		<u><i>Abraeus perpusillus</i></u>	0.359	0.033	**			
		<i>Acalles lemur</i>	0.389	0.055				
		<u><i>Allecula ssp.</i></u>	0.691	0.001	**	0.271	0.001	**
		<i>Aulonthroscus brevicollis</i>	0.534	0.001	**	0.246	0.001	**
		<i>Bolitochara bella</i>	0.263	0.099				
		<u><i>Cardiophorus gramineus</i></u> *	0.411	0.01	**	0.135	0.028	**
		<i>Cetonia aurata</i>	0.512	0.009	**			
		<i>Euglenes oculatus</i>	0.423	0.001	**	0.169	0.001	**
		<i>Hapalaraea pygmaea</i>	0.312	0.048	**			
		<i>Hemicoelus nitidus</i>	0.406	0.013	**	0.138	0.067	
		<i>Hesperus rufipennis</i>	0.54	0.006	**	0.171	0.087	
		<i>Homoeusa acuminata</i>	0.411	0.02	**	0.192	0.028	**
		<i>Hypnogyra angularis</i>	0.416	0.047	**			
		<u><i>Ischnodes sanguinicollis</i></u> *	0.754	0.001	**	0.336	0.001	**
		<i>Ischnomera sanguinicollis</i>	0.663	0.002	**	0.153	0.033	**
		<i>Lacon querceus</i> *	0.277	0.048	**	0.145	0.04	**
		<u><i>Megapenthes lugens</i></u> *	0.385	0.013	**			
		<i>Melanotus villosus</i>	0.637	0.003	**	0.238	0.001	**
		<i>Mitoplinthus caliginosus</i>	0.28	0.027	**	0.163	0.024	**
		<u><i>Mycetophagus quadriguttatus</i></u>	0.579	0.001	**	0.215	0.004	**
		<i>Platycis cosnardi</i>	0.246	0.03	**	0.128	0.031	**
		<i>Procaerus tibialis</i>	0.445	0.005	**	0.19	0.005	**
		<i>Protaetia cuprea</i>	0.245	0.019	**	0.14	0.016	**
		<i>Ptinus fur</i>	0.381	0.017	**			
		<i>Quedius ochripennis</i>	0.291	0.013	**	0.19	0.012	**
		<i>Scryptia fuscula</i>	0.764	0.001	**	0.32	0.001	**
		<u><i>Trinodes hirtus</i></u>	0.456	0.012	**			
		<i>Trox scaber</i>	0.348	0.002	**	0.174	0.002	**
		<i>Xyleborus dryographus</i>				0.129	0.042	**
		<i>Xyleborus monographus</i>	0.361	0.027	**			
	oui							

3.3 EFFET DE LA TYPOLOGIE D'ÉVALUATION DES HABITATS DE *LIMONISCUS*

VIOLACEUS

3.3.1 RICHESSE SPÉCIFIQUE

(a) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

La comparaison des courbes d'accumulation par interpolation montre que les cavités favorables pour *Limoniscus violaceus* sont plus denses spécifiquement que les cavités non favorables à l'espèce (Figure 7a). En revanche, les cavités considérées comme habitées (++) par *Limoniscus violaceus* sont les plus pauvres en termes de richesse spécifique (Figure 7b). L'échantillonnage commence à s'approcher de l'exhaustivité pour les cavités (-) et (+). De nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques restent cependant à découvrir dans les cavités (--) et (++) (Figure 6b).

L'étude de l'abondance cumulée relative démontre que les 10 espèces les plus abondantes représentent respectivement 62.7 %, 65.7%, 62% et 80.9% de l'abondance totale observée au sein des cavités non favorables (--), peu favorables (-), favorables (+) et considérées comme habitées (++) pour *Limoniscus violaceus*. Ce dernier est par ailleurs la 9^{ème} espèce la plus abondante au sein des cavités de circonférence supérieure à 360 cm à 30 cm du sol et de stade d'avancement égal à 5. Il représente 2 % de l'abondance totale observée au sein de ce type de cavité.

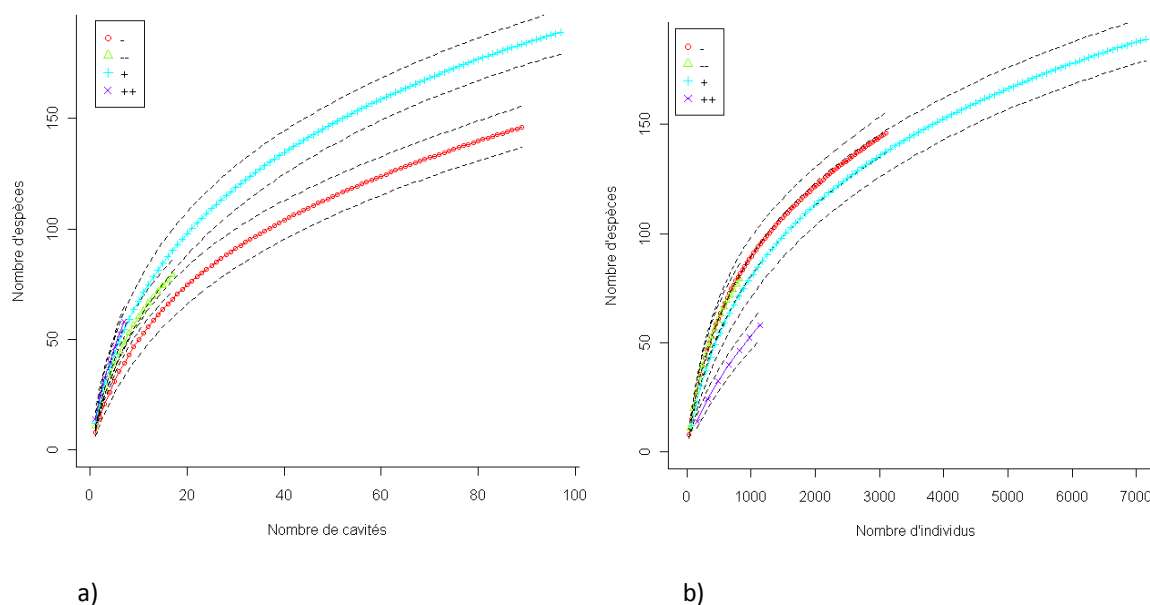


Figure 7 : Densité et richesse spécifique en coléoptères saproxyliques au sein des cavités selon leur potentialité d'accueil envers *Limoniscus violaceus* a) Courbes « sites-basés » et leurs intervalles de confiance et b) Courbes « individus-basés » et leurs intervalles de confiance.

(b) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES CAVICOLES

La comparaison des courbes d'accumulation par interpolation ne montre aucune différence significative en termes de densité d'espèces (Figure 8a) ou de richesse spécifique (Figure 8b) selon la typologie élaborée pour évaluer la présence de *Limoniscus violaceus* au sein d'une cavité. Les courbes concernant les cavités (-) et (++) ont atteint leur plateau asymptotique traduisant l'exhaustivité de l'échantillonnage pour ces types de cavités (Figure 8b).

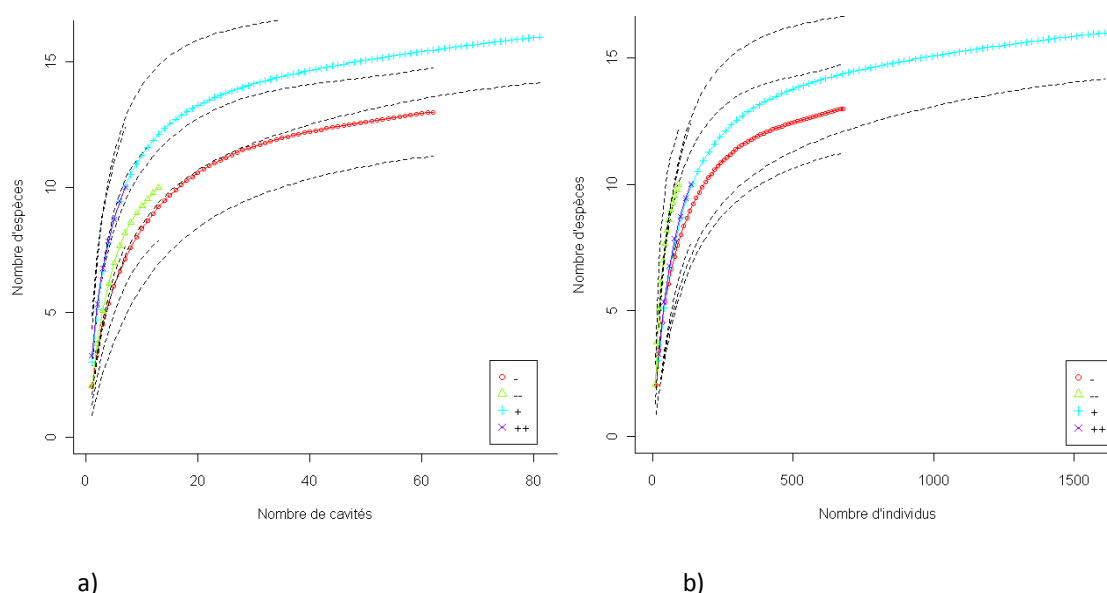


Figure 8 : Densité et richesse spécifique en coléoptères saproxyliques au sein des cavités selon leur potentialité d'accueil envers *Limoniscus violaceus* a) Courbes « sites-basés » et leurs intervalles de confiance et b) Courbes « individus-basés » et leurs intervalles de confiance.

3.3.2 COMPOSITION DES ASSEMBLAGES

(a) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

L'ordination NMDS ne permet pas une étude interprétable non contrainte des assemblages d'espèces de coléoptères saproxyliques (valeur de stress = 0.31) (Clarke & Warwick, 2001). La conduite d'une ordination contrainte suggère deux ou trois assemblages différenciés (Figure 9a). L'un de ces assemblages est attribué aux cavités dont le diamètre à 30 cm du sol est inférieur à 235 cm et/ou dont l'état d'avancement est inférieur au stade 3. L'autre est attribué aux cavités représentant un enjeu fort pour la conservation de *Limoniscus violaceus*.

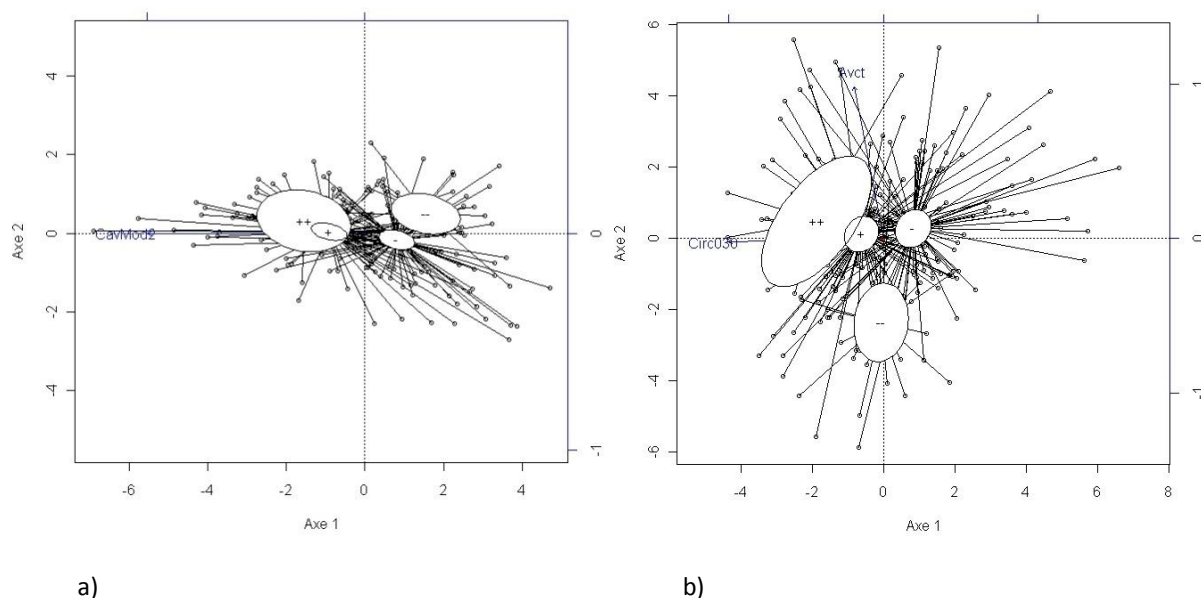


Figure 9 : Effet de la typologie d'évaluation des habitats de *Limoniscus violaceus* sur la composition en espèces par ordination a) ACCP contrainte par la typologie d'évaluation du potentiel d'accueil des cavités envers *Limoniscus violaceus* et b) ACCP contrainte par l'état d'avancement de la cavité + la circonférence à 30 cm du sol et projection des 4 classes d'évaluation de l'habitat de *Limoniscus violaceus*.

Le test NPMANOVA indique une influence significative de la typologie d'évaluation des habitats de *Limoniscus violaceus* sur les assemblages. Ce résultat est confirmé par la conduite de l'ACCP (Tableau VII).

Tableau VII: Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet de la typologie d'évaluation de la capacité d'accueil des cavités envers *Limoniscus violaceus* sur la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Type de Cavité	1	0.84	0.92	1.93	0.001
	Résidus	208	90.22	99.08	0.99	
ACCP	Type de Cavité	1	0.73	0.76	1.82	0.005
	Résidus	208	96.03	99.24		

Tableau VIII: Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet la circonférence du sol à 30 cm + état d'avancement de la cavité sur la composition des assemblages d'espèces saproxyliques.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Circ030	1	1.07	1.12	2.33	0.001
	Avct	1	0.51	0.54	1.12	0.178
	Résidus	205	93.83	98.34		
ACCP	Circ030+Avct	2	3.99	1.36	1.42	0.005
	Résidus	205	288.09	98.64		

Additionnellement, une ACCP contrainte par la circonférence à 30 cm du sol et l'état d'avancement de la cavité - les deux variables ayant conduit à l'élaboration de notre typologie - a été effectuée. L'ordination résultante suggère la présence de 3 assemblages différents (Figure 9b): dans les cavités dont le stade d'avancement est inférieur à 3, dans les cavités dont le stade d'avancement est supérieur à 3 mais dont la circonférence à 30 cm du sol est inférieure à 235 cm et dans les cavités favorables à la présence de *Limoniscus violaceus*. L'influence des facteurs est confirmée par la NPMANOVA et l'ACCP (Tableau VIII). L'explication de la variance totale expliquée au sein de la matrice *relevés-espèces* est toutefois faible (<2%). La décomposition du modèle par le test NPMANOVA indique que seule la circonférence à 30 cm du sol influe significativement sur les assemblages de coléoptères saproxyliques.

La comparaison deux à deux des types de cavités élaborées pour évaluer les habitats favorables ou non pour *Limoniscus violaceus* confirme les suggestions de l'ordination concernant la délimitation de trois assemblages (Tableau IX).

Tableau IX : Résultats des tests NPMANOVA de l'effet de la probabilité d'accueil d'une cavité envers *Limoniscus violaceus* sur la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques et cavicoles. Test de comparaison 2 à 2 entre les types de cavités selon leur capacité d'accueil envers *Limoniscus violaceus* : «--» non favorable, «-» peu favorable, «+» favorable, «++» habité.

Méthode	Facteur	Saproxyliques			Cavicoles		
		Df	F	Pr(>F)	Df	F	Pr(>F)
NPMANOVA	"-- vs -"	1	0.01	0.021 **	1	1.19	0.043 **
	"-- vs +"	1	1.04	0.001 **	1	1.49	0.049 **
	"-- vs ++"	1	1.27	0.001 **	1	1.51	0.001 **
	"- vs +"	1	0.01	0.001 **	1	1.75	0.001 **
	"- vs ++"	1	1.28	0.035 **	1	1.81	0.001 **
	"+ vs ++"	1	0.05	0.176	1	1.30	0.087

La complémentarité des assemblages est étudiée via un diagramme de Venn (Figure 10). Parmi les 158 espèces représentées par plus de 2 individus (singletons et doubletons exclus), 38 % d'entre elles sont opportunistes et se retrouvent dans tous les types de cavités. Une seule espèce est uniquement présente dans l'assemblage 1 (*Platypus cylindricus*) et 6 espèces sont uniquement présentes dans l'assemblage 2 (*Ampedus quercicola*, *Dorcatoma flavicornis*, *Epuraea aestiva*, *Epuraea melanocephala*, *Opilio mollis* et *Quedius invreae*). Ainsi, l'assemblage 3 regroupe environ 95 % des espèces saproxyliques recensées.

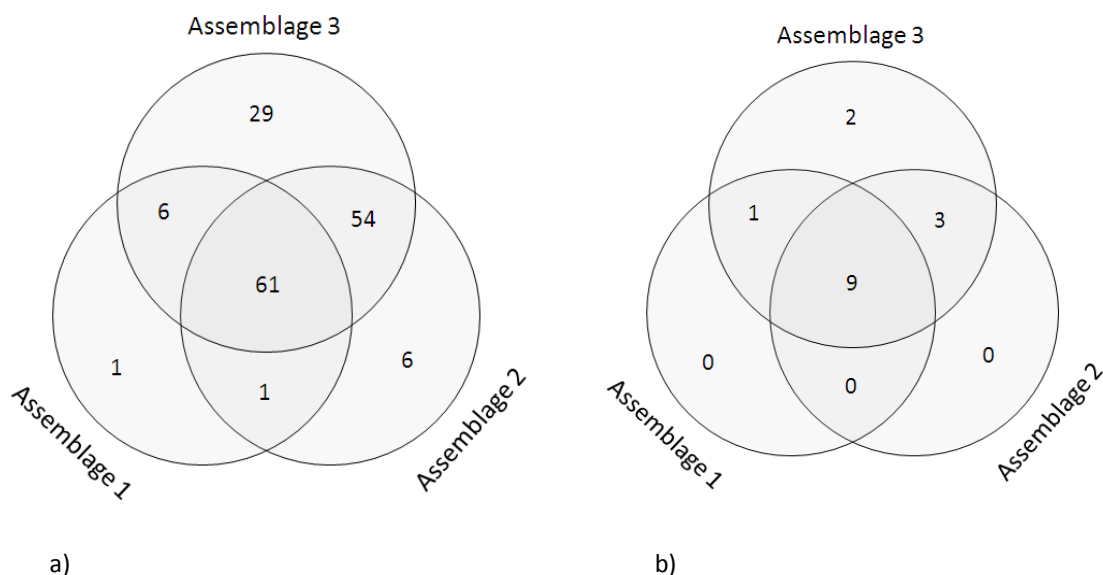


Figure 10 : Diagramme de Venn représentant la répartition de la richesse spécifique (singleton et doubletons exclus) a) en coléoptères saproxyliques et b) en coléoptères cavicoles au sein des assemblages d'espèces caractéristiques des habitats non favorables (Assemblage 1), peu favorables (Assemblage 2), favorables (Assemblage 3) à la présence de *Limoniscus violaceus*.

(b) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES CAVICOLES

La qualité de l'ordination NMDS ne permet pas une étude interprétable non contrainte des assemblages d'espèces de coléoptères saproxyliques (valeur de stress= 0.25) (Clarke & Warwick, 2001). La conduite d'une ordination contrainte par notre typologie et par ses deux éléments constitutifs suggère deux ou trois assemblages différenciés (Figure 11 a et b).

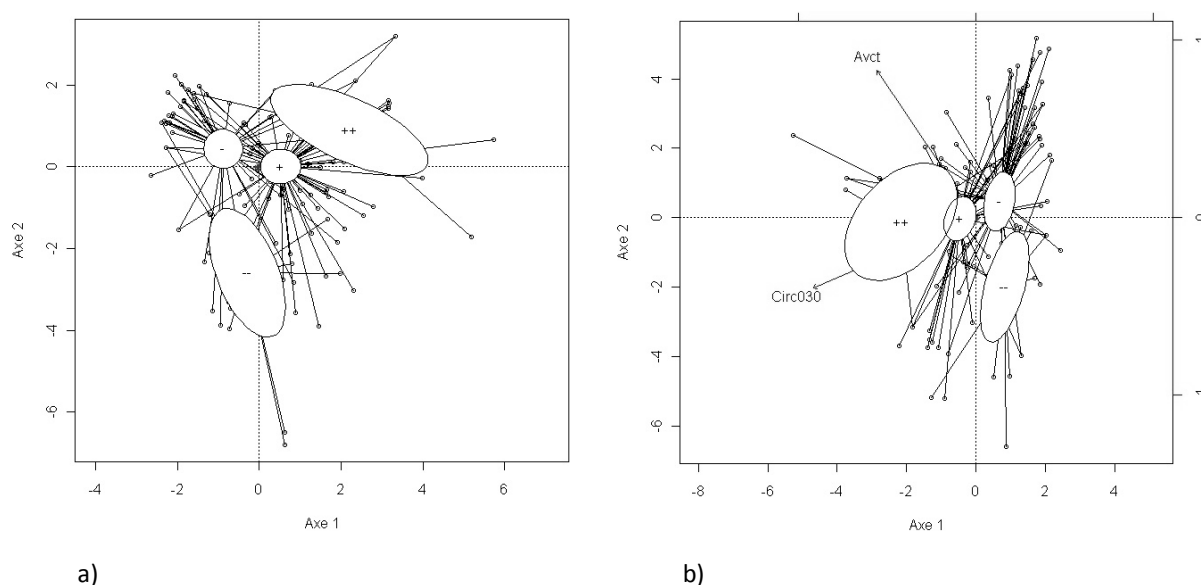


Figure 11 : a) Effet de la typologie d'évaluation des habitats de *Limoniscus violaceus* sur la composition en coléoptères cavicoles par ordination contrainte ACCP, b) effet du modèle état d'avancement (Avct) + Circonférence à 30 cm du sol (Circ030) sur la composition en coléoptères cavicoles.

La différenciation des assemblages cavicoles selon notre typologie ou selon le modèle Circonférence à 30 cm du sol + État d'avancement de la cavité est confirmée par le test NPMANOVA et l'ACCP (Tableau X). L'explication de la variance totale exprimée au sein de la matrice *relevés-espèces* est toutefois faible (<5%) quelque soit la méthode utilisée. La décomposition du modèle par le test NPMANOVA indique que la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol et l'état d'avancement de la cavité influent significativement sur les assemblages de coléoptères cavicoles (Tableau XI).

Tableau X: Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet de la typologie d'évaluation de la capacité d'accueil des cavités envers *Limoniscus violaceus* sur la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques cavicoles.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Type de cavité	3	2.03	3.18	1.74	0.006
	Résidus	159	61.75	96.82		
ACCP	Type de cavité	3	3.57	3.90	2.15	0.005
	Résidus	208	87.93	96.10		

Tableau XI: Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet de du modèle état d'avancement (Avct) + Circonférence à 30 cm du sol (Circ030) sur la composition des assemblages de coléoptères cavicoles.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Circ030	1	1.97	2.06	3.55	0.002
	Avct	1	0.61	0.64	1.57	0.043
	Résidus	160	61.80	64.77		
ACCP	Circ030+Avct	2	2.98	3.26	2.69	0.005
	Résidus	160	88.52	96.74		

La comparaison deux à deux des types de cavités pour évaluer les habitats favorables ou non pour *Limoniscus violaceus* confirme la constitution de 3 assemblages distincts de coléoptères saproxyliques cavicoles, pour les cavités non favorables (--), peu favorables (-) et favorables (+ et ++)

envers *Limoniscus violaceus* (Tableau IX).

3.3.3 ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES DES ASSEMBLAGES

L'analyse selon l'ordination de la matrice *relevés-espèces* contrainte par la potentialité d'accueil d'une cavité pour *Limoniscus violaceus* révèle trois assemblages distincts, l'un associé aux cavités non favorables pour *Limoniscus violaceus*, l'autre associé aux cavités peu favorables et un dernier associé aux cavités favorables à la présence de l'espèce (Figure 9 et 11). Sur les 113 espèces représentées par plus de 5 individus, 21 sont indicatrices de l'un de ces assemblages (au seuil $\alpha=0.05$) (Figure 12) et 10 d'entre elles sont significativement associées à l'un d'entre eux (au seuil $\alpha=0.05$) (Figure 13). *Limoniscus violaceus* est indicateur de l'assemblage 3 avec *Cardiophorus gramineus*. Aucune espèce n'est strictement indicatrice de l'assemblage 2 mais *Pseudocistella ceramboïdes* est indicateur de l'assemblage 2 et 3. Dix espèces sont indicatrices de l'assemblage 1 dont deux espèces remarquables : *Ischnomera caerulea* et *Megapenthes lugens*. Enfin, 8 espèces sont indicatrices à la fois de l'assemblage 1 et 3 dont une est considérée remarquable : *Protaetia lugubris* (Figure 11).

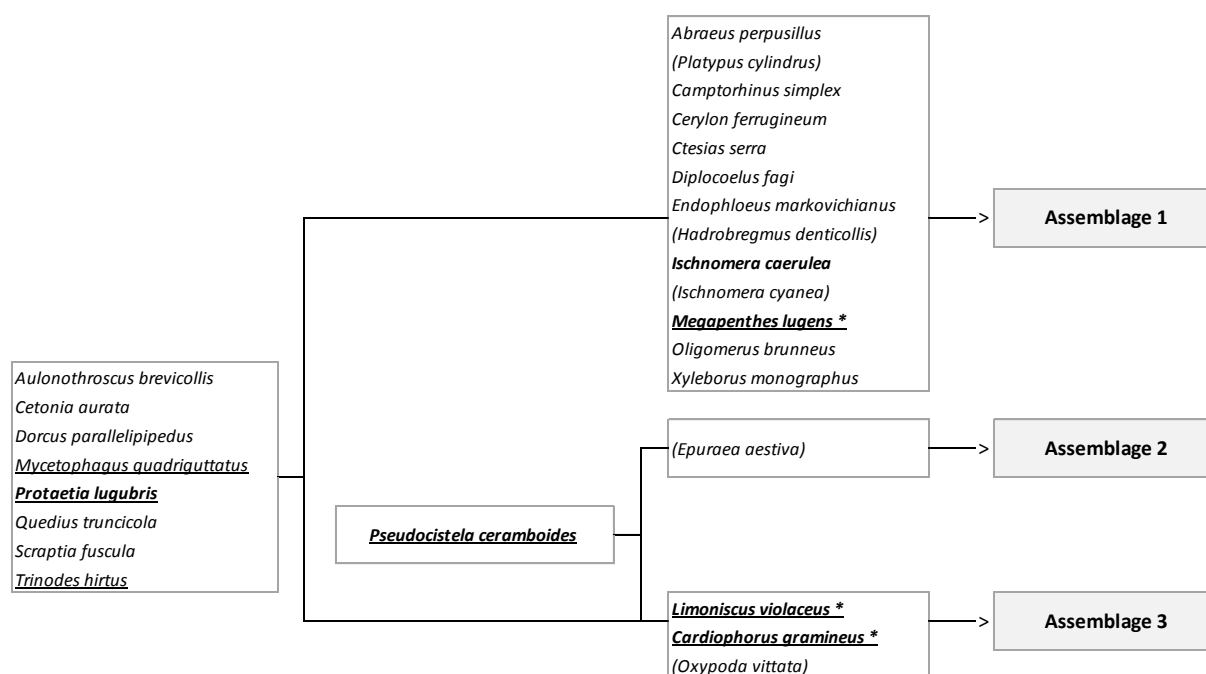


Figure 12 : Espèces indicatrices (aux seuils $\alpha=0.05$ et $\alpha=0.1$ entre parenthèses) des assemblages d'espèces caractéristiques de la typologie d'évaluation des habitats de *Limoniscus violaceus*. En gras sont représentées les espèces remarquables (*sensu* Brustel, 2001 et Müller *et al.* 2005). Un astérisque désigne les espèces menacées ou quasi menacées selon l'IUCN (Nieto et Alexander 2010). Les espèces strictement cavicoles sont soulignées.

Trois espèces remarquables sont caractéristiques de l'assemblage 3, *Limoniscus violaceus*, *Cardiophorus gramineus* et *Ischnodes sanguinicollis*, et une espèce remarquable, *Ischnomera caerulea*, est caractéristique de l'assemblage 1 (Figure 11).

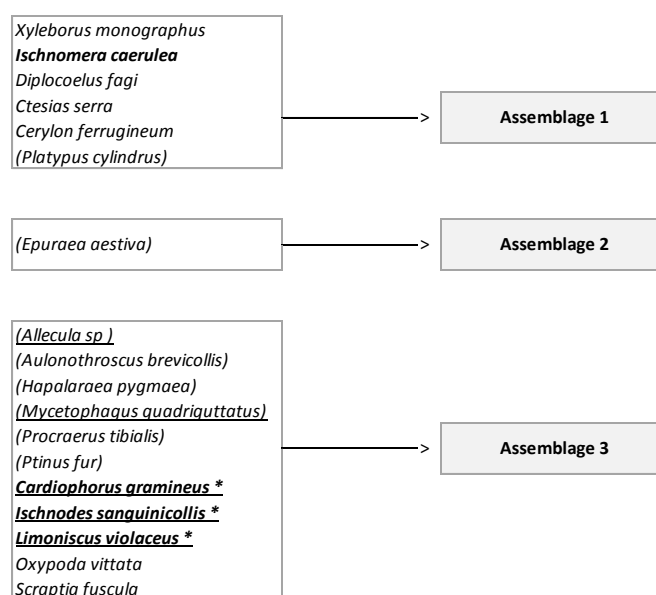


Figure 13 : Espèces significativement associées (aux seuils $\alpha=0.05$ et $\alpha=0.1$ entre parenthèses) aux assemblages d'espèces caractéristiques de la typologie d'évaluation des habitats de *Limoniscus violaceus*. En gras sont représentées les espèces remarquables (*sensu* Brustel, 2001 et Müller *et al.* 2005). Un astérisque désigne les espèces menacées ou quasi menacées selon l'IUCN (Nieto et Alexander 2010). Les espèces strictement cavicoles sont soulignées.

3.4 ÉVOLUTION DE LA FAUNE SAPROXYLIQUE AU COURS DE L'ÉVOLUTION DES HABITATS POUR *LIMONISCUS VIOLACEUS*

3.4.1 RICHESSE SPÉCIFIQUE

(a) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

La comparaison des courbes d'accumulation par interpolation montre une densité d'espèces similaire pour tous les stades hormis pour le stade intermédiaire (Figure 14a). Il est caractérisé par une densité d'espèces significativement plus faible. Ce stade révèle en revanche la plus importante richesse spécifique (Figure 14b).

Seules les courbes concernant les cavités de stades 4 et 5 commencent à atteindre leur plateau asymptotique. Les stades 1 et 2 ont été regroupés afin de réduire le déséquilibre de notre plan d'échantillonnage.

L'étude de l'abondance cumulée relative démontre que les 10 espèces les plus abondantes représentent respectivement 77 %, 69.2%, 55.4%, 60.5% et 69.6% de l'abondance totale observée au sein des cavités des stades 1 à 5.

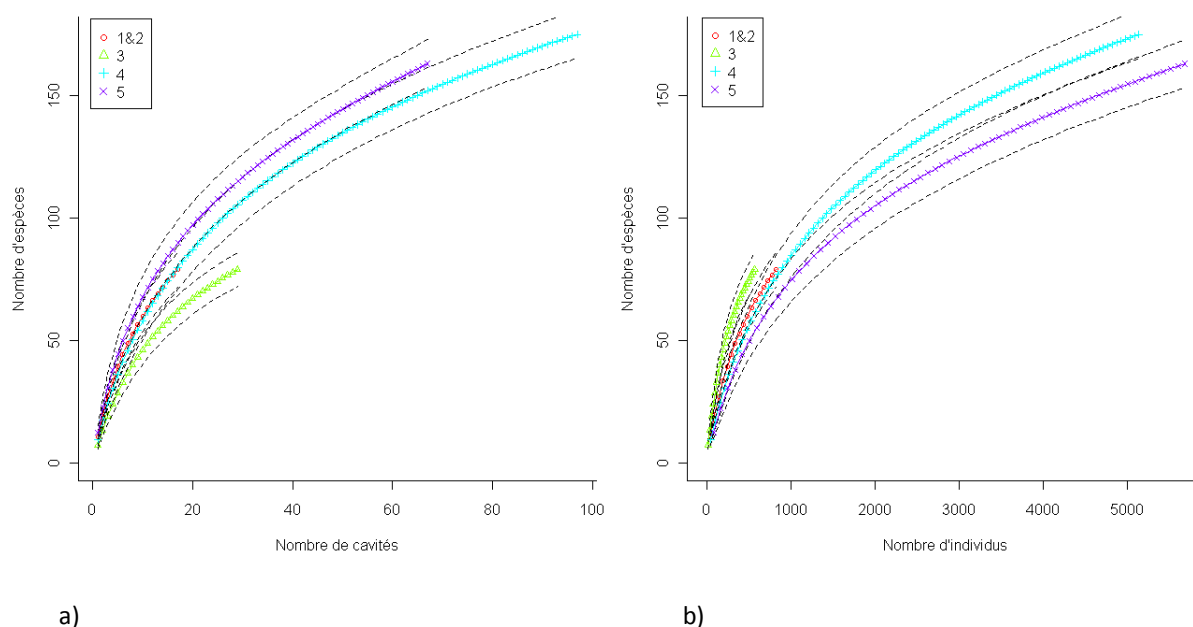


Figure 14 : Densité et richesse spécifique en coléoptères saproxyliques selon le stade d'avancement des cavités : a) Courbes « *sites-basés* » et leurs intervalles de confiance et b) Courbes « *individus-basés* » et leurs intervalles de confiance.

(b) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES CAVICOLES

La comparaison des courbes d'accumulation par interpolation montre une densité d'espèces (Figure 15a) et une richesse spécifique (Figure 15b) similaire pour tous les stades.

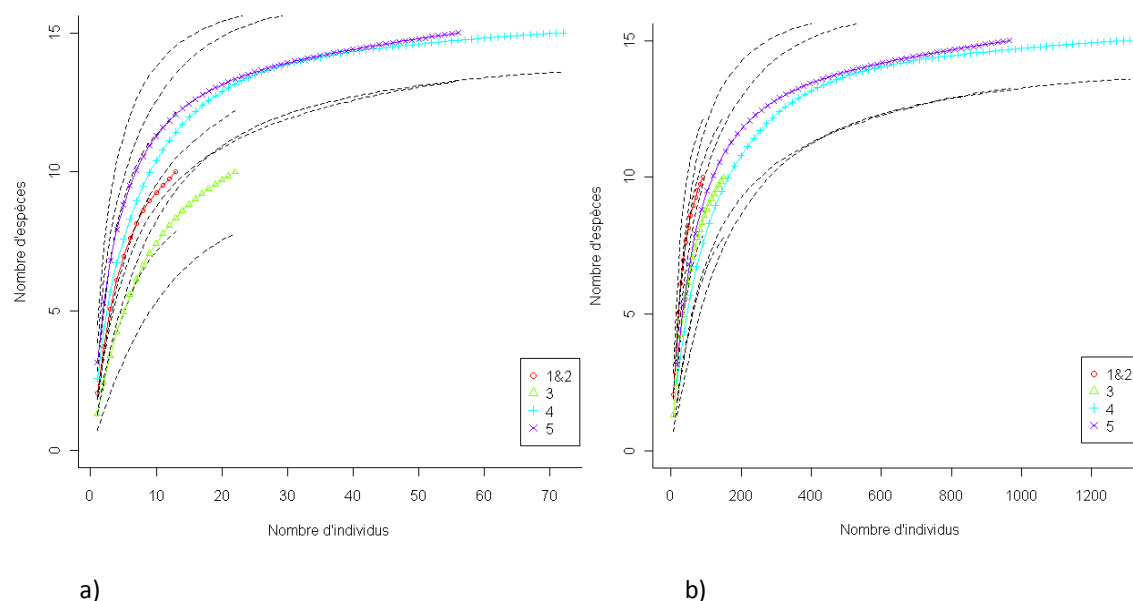


Figure 15 : Densité et richesse spécifique en coléoptères cavicoles selon le stade d'avancement des cavités : a) Courbes « sites-basés » et leur intervalles de confiance et b) Courbes « individus-basés » et leur intervalles de confiance.

3.4.2 COMPOSITION DES ASSEMBLAGES

(a) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

L'ordination NMDS ne permet pas l'étude non contrainte des assemblages d'espèces de coléoptères saproxyliques (valeur de stress= 0.31) (Clarke & Warwick, 2001). L'étude de la composition des assemblages d'espèces présentes au sein des cavités basses selon une ordination contrainte par le facteur état d'avancement ne met pas en évidence d'assemblages différents entre les stades de cavités (Figure 16 et Tableau XII). Le regroupement des cavités de stades 1 et 2 au sein d'un même groupe afin de réduire le déséquilibre de notre plan d'échantillonnage n'influe pas sur ce résultat (résultats non présentés).

Tableau XII: Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet de du stade d'avancement des cavités sur la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Etat d'avancement	1	0.57	0.57	1.19	0.173
	Résidus	208	99.43	99.43		
ACCP	Etat d'avancement	1	2.13	0.49	1.02	0.42
	Résidus	208	434.81	99.51		

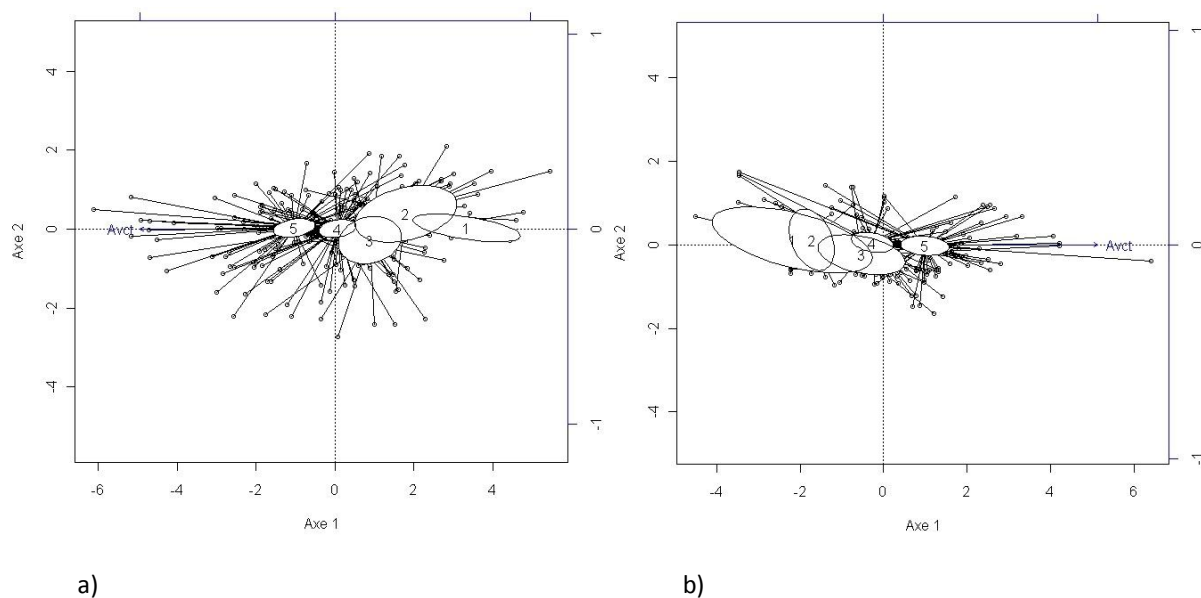


Figure 16: Effet du stade d'avancement des cavités sur la composition en coléoptères a) saproxyliques et b) cavicoles par ordination contrainte ACCP.

L'étude du diagramme de Venn montre que sur les 158 espèces saproxyliques (singletons et doubletons exclus) étudiées, environ 15 % sont présentes au moins une fois dans chaque stade de cavité. De plus, seule une espèce, *Platypus cylindricus*, n'est pas présente au sein d'une cavité évoluée de stades 4 ou 5. En revanche 28.5 % des espèces ont été recensées uniquement au sein des cavités de stades 4 et 5 (Figure 17 a).

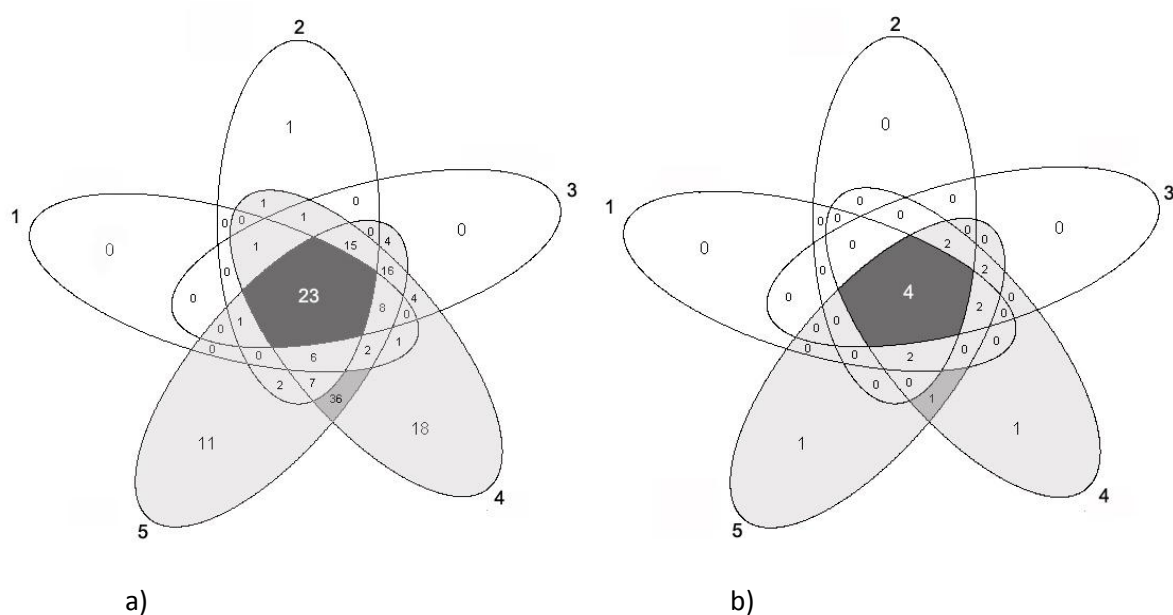


Figure 17: Diagramme de Venn représentant la répartition de la richesse spécifique (singletons et doubletons exclus) au sein des 5 stades de cavités pour a) les coléoptères saproxyliques et b) les coléoptères cavicoles.

(b) INFLUENCE SUR LES COLÉOPTÈRES CAVICOLES

L'ordination NMDS ne permet pas l'étude non contrainte des assemblages d'espèces de coléoptères saproxyliques (valeur de stress = 0.25) (Clarke & Warwick, 2001). L'étude de la composition des assemblages d'espèces présentes au sein des cavités basses selon une ordination contrainte par le facteur état d'avancement met en évidence des assemblages différents entre les stades de cavités (Figure 15b et Tableau XIII). Le regroupement des cavités de stades 1 et 2 au sein d'un même groupe afin de réduire le déséquilibre de notre plan d'échantillonnage n'influe pas sur ce résultat (résultats non présentés).

Tableau XIII: Résultats des tests NPMANOVA et ACCP de l'effet de du stade d'avancement des cavités sur la composition des assemblages de coléoptères cavicoles.

Méthode	Facteur	Df	Variance	%Var.tot.	F	Pr(>F)
NPMANOVA	Etat d'avancement	1	0.68	0.98	1.59	0.038
	Résidus	161	68.67	99.02		
ACCP	Etat d'avancement	1	1.24	1.36	2.21	0.025
	Résidus	161	90.26	98.64		

L'étude du diagramme de Venn montre que sur les 14 espèces (singletons et doubletons exclus) étudiées, environ 28 % sont présentes au moins une fois dans chaque stade de cavité. De plus, toutes les espèces sont présentes au sein d'une cavité évoluée de stades 4 ou 5. En revanche 21 % des espèces ont été recensées uniquement au sein des cavités de stades 4 et 5 (Figure 16b).

3.4.3 ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES DES ASSEMBLAGES

Sur les 113 espèces représentées par plus de 5 individus, 12 sont indicatrices d'un ou plusieurs stades d'avancement des cavités (au seuil $\alpha=0.05$) (Figure 18) et 10 d'entre elles sont significativement associées à l'un d'entre eux (au seuil $\alpha=0.05$) (Figure 18). *Limoniscus violaceus* est indicateur des cavités de stades 4 et 5 avec *Pseudocistella ceramboides* (au seuil $\alpha=0.1$) (Figure 7). Il est également significativement associé (au seuil $\alpha=0.05$), avec *Ischnodes sanguinicollis*, à ces deux stades de cavités (Figure 19). *Ischnodes sanguinicollis* est quant à lui indicateur de la combinaison des cavités de stades 3, 4 et 5. A l'inverse, *Megapenthes lugens* est indicateur et associé aux cavités de stades 1 et 2.

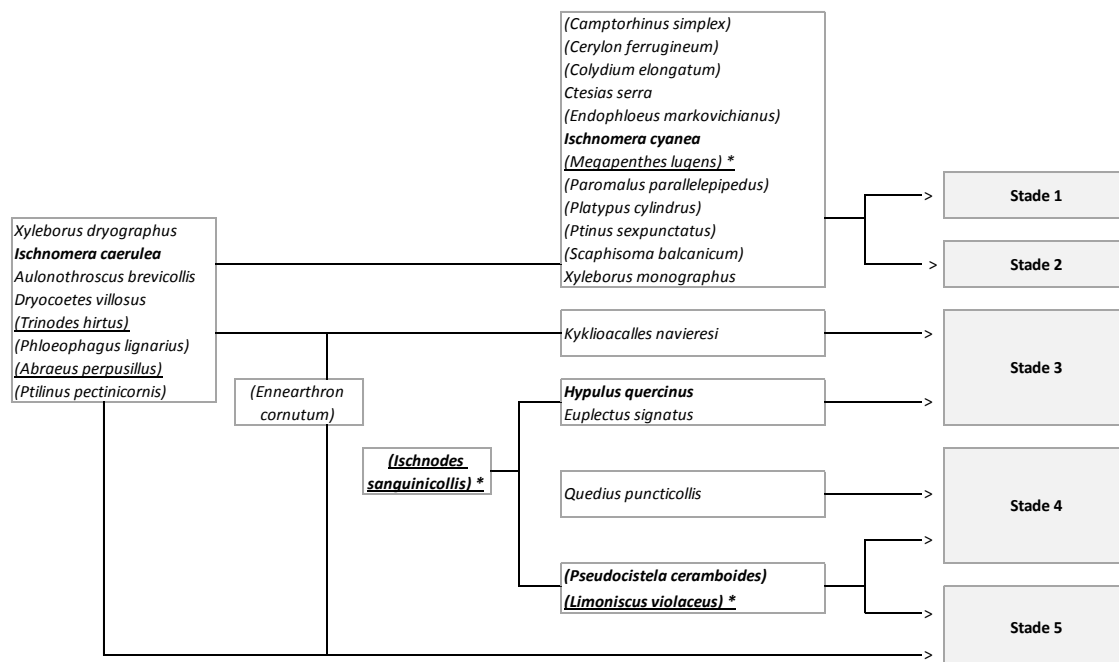


Figure 18: Espèces indicatrices (aux seuils $\alpha=0.05$ et $\alpha=0.1$ entre parenthèses) des stades d'avancement des cavités. En gras sont représentées les espèces remarquables (*sensu* Brustel, 2001 et Müller *et al.* 2005). Un astérisque désigne les espèces menacées ou quasi menacées selon l'IUCN (Nieto et Alexander 2010). Les espèces strictement cavicoles sont soulignées.

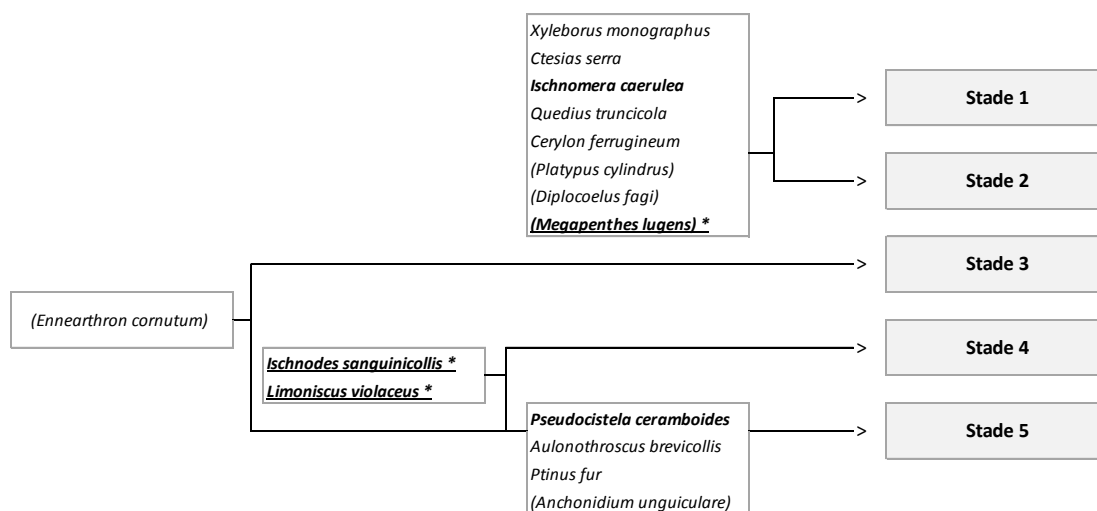


Figure 19 : Espèces significativement associées (aux seuils $\alpha=0.05$ et $\alpha=0.1$ entre parenthèses) aux stades d'avancement des cavités. En gras sont représentées les espèces remarquables (*sensu* Brustel, 2001 et Müller *et al.* 2005). Un astérisque désigne les espèces menacées ou quasi menacées selon l'IUCN (Nieto et Alexander 2010). Les espèces strictement cavicoles sont soulignées.

4. DISCUSSION

4.1 COMPARAISON ENTRE PRÉSENCE ET ABSENCE DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

L'étude des intervalles de confiance des courbes *sites-basés* montre une densité plus importante d'espèces saproxyliques au sein des cavités habitées par *Limoniscus violaceus*. Ces cavités sont significativement plus grandes (*cf.* Section III - Chapitre II) à 30 cm du sol. On peut donc penser qu'une cavité plus grande offre une potentialité d'accueil pour une quantité plus importante d'espèces (Ranius & Jansson, 2000). Cependant, l'étude de la richesse spécifique (« *individus-basés* ») indique que les cavités hébergeant *Limoniscus violaceus* sont moins riches que les autres cavités. Ce résultat peut sembler contradictoire avec le précédent. Il indique en réalité que les cavités habitées par *Limoniscus violaceus* ont fourni une richesse spécifique inférieure aux autres cavités pour un nombre d'individus observés similaire. Ce type de résultat s'explique par le fait que les individus ne sont pas distribués aléatoirement au sein de nos pièges (Gotelli & Colwell, 2001; Kindt *et al.*, 2006). Il traduit une spécialisation de la faune avec certaines espèces particulièrement abondantes dans les cavités habitées par *Limoniscus violaceus*. Ainsi, plus de 75 % de l'abondance observée au sein de ces cavités est ainsi représentée par seulement 10 espèces (dont *Limoniscus violaceus* en rang 9) contre seulement 55 % pour les 10 espèces les plus abondantes dans les cavités sans *Limoniscus violaceus*.

L'étude des compositions d'assemblages d'espèces confirme la présence de deux assemblages distincts entre les cavités habitées ou non par *Limoniscus violaceus*. Toutefois, la présence de *Limoniscus violaceus* explique une très faible part de la variance observée (<2% et 5%) au sein de la matrice de dissimilarité *relevés-espèces saproxyliques* et *relevés-espèces cavicoles*. Cette faible part explicative est liée au fait que la diversité de la saproxylofaune qui vit au sein des cavités basses est composée en grande partie d'espèces non spécialisées envers les cavités. Seules 7 % des espèces recensées sont considérées comme cavicoles strictes et moins de 25 % sont considérées comme cavicoles facultatives (*i.e.* régulièrement rencontrées dans les cavités mais également connues d'autres micro-habitats). De plus, 69 % des espèces saproxyliques et plus de 85 % de la saproxylofaune cavicole se retrouvent à la fois dans les cavités habitées par *Limoniscus violaceus* ou non. Ces espèces profitent de la complexité de micro-habitats, traduite par une importante diversité de ressources en types de bois mort, présentes au sein des cavités pour réaliser leur cycle de vie. Ainsi, une même cavité peut héberger à la fois *Prionocyphon serricornis* - espèce cavicole aquatique inféodée au dendrotelmes (Paradise & Dunson, 1997)-, *Podeonius acuticornis* - espèce cavicole inféodée aux caries rouges sèches contenues dans les cavités (Gouix *et al.*, 2008) - et *Limoniscus violaceus* inféodé aux terreaux riches et humides en mélange avec le sol (*cf.* Section II). Cet exemple illustre le fait qu'une même cavité renferme une variété de micro-habitats différents dont certaines caractéristiques semblent antagonistes.

L'explication de la répartition spécifique au sein de nos relevés fait donc appel à un ensemble de facteurs à mettre en relation avec les exigences écologiques de chaque espèce. La complexité et l'indépendance de ces facteurs peuvent revêtir un caractère aléatoire qui explique certainement les difficultés de la NMDS à ordonner les sites en fonction des espèces qu'ils contiennent (Clarke & Warwick, 2001). Au regard de ces résultats, on peut également postuler que certaines de ces espèces trouvent dans les cavités habitées par *Limoniscus violaceus* un habitat sub-optimal mais subsistent avec une abondance affaiblie (Pulliam, 2000).

L'étude des espèces relatives à la présence de *Limoniscus violaceus* a identifié 27 espèces indicatrices selon l'indice IndVal et 19 espèces significativement associées aux cavités hébergeant le Taupin violacé. On y retrouve *Ischnodes sanguinicornis* et *Cardiophorus gramineus*, deux taupins strictement inféodés aux cavités basses d'arbres et décrits comme co-occurents avec *Limoniscus violaceus* (cf. Section II).

Nos résultats indiquent également que la préservation des cavités hébergeant *Limoniscus violaceus* est favorable à un cortège d'espèces remarquables et rares en France ($Ip \geq 3$, Brustel 2004) composé de *Megapenthes lugens*, *Procræus tibialis*, *Lacon querceus* ou encore *Platycis cosnardi*¹².

Parmi les espèces indicatrices identifiées, 7 taxons sont considérés cavicoles strictes : l'histeride *Abraeus perpusillus*, les ténébrionides *Allecula* ssp. (*morio* + *rhenana*), les taupins *Cardiophorus gramineus*, *Ischnodes sanguinicornis*, *Megapenthes lugens*, le mycetophage *Mycetophagus quadriguttatus* et le dermeste *Trinodes hirtus*.

Nous suggérons qu'un site où ces espèces sont recensées sans que la présence de *Limoniscus violaceus* ne soit avérée doit inciter les gestionnaires à envisager la pose de pièges à émergence (cf. Section III - Chapitre I) et/ou un état des lieux des potentialités d'accueil des cavités basses présentes (cf. Section III - Chapitre II). La connaissance sur la distribution de ces espèces peut ainsi permettre de prioriser les sites au sein desquels l'évaluation de la présence de *Limoniscus violaceus* doit être menée.

Deux espèces ont été identifiées comme occurrentes uniquement dans les cavités habitées par *Limoniscus violaceus*. *Korynetes ruficornis* n'a été observé qu'au sein d'un unique arbre en forêt de Fontainebleau alors que *Trox scaber* a été observé au sein de 4 arbres différents en forêt de Grésigne et dans les vieux arbres de la haute vallée de l'Aveyron. Ces espèces saproxyliques sont non strictement inféodées aux cavités basses. Elles sont caractérisées par les mœurs sapro-nécrophages de leur imago. Il est donc intéressant de noter qu'elles ont été recensées uniquement dans les cavités habitées par *Limoniscus violaceus*, ce dernier étant aussi qualifié de sapro-nécrophage par certains auteurs (Brustel, 2001a; Green, 1996; lablokoff, 1943). La présence de vertébrés a été détectée dans 81 % des cavités habitées par *Limoniscus violaceus*. La section I rappelle que *Limoniscus violaceus* est associé à un terreau évolué en cours de mélange avec le sol forestier. Ce terreau est le résultat de la décomposition du bois mais également de la décomposition des fèces et des cadavres des nombreux invertébrés et vertébrés qui occupent les cavités basses d'arbres (Jönsson *et al.*, 2004). Nos résultats ne mettent pas en doute les hypothèses sur les préférences alimentaires des larves de *Limoniscus violaceus*. La présence d'un cadavre en décomposition n'est toutefois pas indispensable pour la présence de *Limoniscus violaceus*. Les restes animaux se dégradent et se décomposent au cours du temps devenant constitutifs du terreau. Les larves de *Limoniscus violaceus* qui consomment ce terreau durant leur développement (*obs. pers. ex situ*) profitent alors de l'enrichissement lié à l'intégration de matière organique, notamment d'origine animale, au terreau (Jönsson *et al.*, 2004). Les exigences alimentaires de *Limoniscus violaceus* seraient ainsi davantage liées à un terreau riche qu'à des mœurs sapro-nécrophages.

¹² Espèce dont l'aire biogéographique limite sa présence aux forêts de la moitié Nord de la France.

Deux espèces cavicoles en revanche ne sont jamais présentes dans les cavités habitées par *Limoniscus violaceus*, le taupin *Brachygonus ruficeps* et l'histeride *Dendrophilus punctatus*. Ces espèces sont caractéristiques des environnements secs. *Brachygonus ruficeps* apprécie particulièrement les caries rouges et *Dendrophilus punctatus* évolue par exemple dans les sciures contenues dans les cavités. Leur habitat est davantage abondant dans les cavités en cours de formation. Dans le cas de *Brachygonus ruficeps*, 8.5 (\pm 3.4) individus ont émergé en moyenne de 14 cavités suggérant une taille de population minimale d'au moins 17 individus (considérant un taux de dispersion de 100% et un développement larvaire de deux ans pour tous les individus). En réalité, la taille de ces populations est certainement bien plus importante (le taux de dispersion des espèces cavicoles est souvent faible et le développement larvaire d'un coléoptère peut se prolonger si les conditions de milieu ne sont pas satisfaisantes au moment de la nymphose) et nous avons observé jusqu'à 52 individus émergeant d'une cavité. On peut donc supposer que la ressource en carie rouge sèche dans les cavités évoluées est insuffisante pour accueillir les populations de l'espèce. Une ressource en quantité limitée influe sur la persistance d'une population (Fahrig, 2001). *Brachygonus ruficeps* est une espèce prédatrice. Une faible quantité d'habitats limite le nombre de proies disponibles. Elle influe également sur les caractéristiques de l'habitat et notamment la stabilité des conditions micro-climatiques. Dans le cas de *Dendrophilus punctatus*, sa présence est avérée dans une unique cavité. Il est donc difficile d'interpréter son absence au sein des cavités habitées par *Limoniscus violaceus*.

D'un point de vue de la conservation, nos résultats suggèrent que la désignation de *Limoniscus violaceus* en tant qu'espèce parapluie est pertinente. Les cavités habitées par l'espèce hébergent plus de 85 % de la faune saproxylique cavicole et 70 % de la saproxylofaune observée dans notre jeu de données. Un cortège d'espèces menacées et/ou rares (*sensu* Brustel 2004, Müller *et al.* 2005 et Nieto et Alexander 2010) composé de *Cardiophorus gramineus*, *Ischnodes sanguinicollis*, *Megapenthes lugens*, *Procræus tibialis*, *Lacon querceus* ou encore *Platycis cosnardi* est de plus identifié comme préférentiellement associé aux cavités habitées par *Limoniscus violaceus*.

4.2 EFFET DE LA TYPOLOGIE D'ÉVALUATION DES HABITATS DE *LIMONISCUS*

VIOLACEUS

La typologie d'évaluation des habitats envers *Limoniscus violaceus* influe significativement sur la densité d'espèces de coléoptères saproxyliques et cavicoles observée au sein d'une cavité. Une cavité jugée favorable (+) contient plus d'espèces saproxyliques et cavicoles qu'une cavité peu favorable (-) à la présence de *Limoniscus violaceus*.

En revanche, la richesse spécifique observée au sein des cavités non favorables (--), peu favorables (-) ou favorables (+) est similaire. Seules les cavités considérées comme habitées (++) apparaissent moins riches dans leur ensemble. Ce phénomène peut s'expliquer comme précédemment par une spécialisation de la faune rencontrée et se traduit par la sur-abondance relative de quelques espèces, dont *Limoniscus violaceus* qui représente 2% de l'abondance totale observée au sein des cavités considérables comme habitées. Ces dernières cavités sont très évoluées. L'action successive des organismes saproxyliques a conduit à la transformation des ressources liées au bois mort en terreau. On peut poser l'hypothèse que la diversité en micro-habitats (*cf.* diversité de types de bois mort) au

sein de la cavité a consécutivement diminué réduisant ainsi sa potentialité d'accueil envers de nombreuses espèces.

Concernant les coléoptères cavicoles, les courbes d'accumulations n'indiquent aucune différence en termes de densité et de richesse d'espèces selon les classes de notre typologie d'évaluation des habitats envers *Limoniscus violaceus*. On peut donc imaginer une différenciation des espèces cavicoles au cours du temps conduisant à une richesse spécifique similaire mais à une composition différente.

La conduite d'une ordination contrainte par la typologie ou par les composants structurels de cette typologie conduit à l'identification de 3 assemblages distincts, confirmée par les tests de comparaison 2 à 2. L'un des assemblages correspond aux habitats non favorables pour le taupin violacé, le second correspond aux habitats peu favorables. Enfin, le dernier assemblage correspond aux cavités favorables ou considérées comme habitées pour l'espèce. Ce résultat tend à confirmer nos hypothèses ci-dessus qui impliquent la différenciation des assemblages.

Toutefois, l'analyse de la complémentarité des assemblages montre que les cavités (+ et ++) caractéristiques de ce dernier assemblage regroupent plus de 95% des coléoptères saproxyliques recensés et la totalité des coléoptères cavicoles recensés. Ce résultat évoque donc un emboîtement des deux premiers assemblages dans l'assemblage caractéristique des cavités favorables pour *Limoniscus violaceus*. Cette conclusion devrait se traduire logiquement par une augmentation de la richesse spécifique au sein des cavités favorables et considérées comme habitées par *Limoniscus violaceus*.

Cette interprétation ne prend cependant pas en compte la quantité d'habitats disponibles (Fahrig, 2001). Nos résultats sur la complémentarité des assemblages suggèrent que les cavités favorables pour *Limoniscus violaceus* ont intrinsèquement la capacité d'accueillir la majorité des espèces saproxyliques observées dans notre matrice *relevés-espèces*. Cette capacité est indiscutablement liée à la diversité en micro-habitats qu'elle contient. Toutefois, chacun de ces micro-habitats peut être présent uniquement sous forme résiduelle et donc en petite quantité (*obs. pers.*), lié à l'évolution de la cavité, limitant ainsi l'espace disponible à l'installation d'une richesse spécifique élevée par micro-habitats. On peut imaginer qu'au sein des cavités évoluées, les relations écologiques interspécifiques (compétition, prédation ...) se sont complexifiées au fil du temps augmentant leur influence sur la distribution des espèces. La faible part de la variance observée au sein de la matrice *relevés-espèces* et les difficultés d'une technique non contrainte à ordonner les relevés pourraient être expliquées par la complexité de ces phénomènes conduisant à la présence ou non d'une espèce saproxylique au sein d'une cavité favorable pour *Limoniscus violaceus*. Ils évoquent également l'importance de facteurs stochastiques dans la distribution de ces espèces (Larsson & Svensson, 2011; Mutshinda *et al.*, 2009).

Pour le gestionnaire, ce résultat implique que la préservation des habitats favorables pour *Limoniscus violaceus* est bénéfique à la majorité des espèces de coléoptères saproxyliques et cavicoles que nous avons observée. Ces cavités sont donc d'intérêt majeur pour la conservation des espèces saproxyliques évoluant au sein des cavités basses. Toutefois, les courbes d'accumulation démontrent qu'une cavité isolée n'a pas la capacité suffisante pour accueillir toutes les espèces concernées à la fois. En d'autres termes, d'un point de vue écologique, la majorité des espèces a la possibilité de trouver un habitat satisfaisant pour assurer leur cycle de vie au sein des cavités habitées par

Limoniscus violaceus mais leur colonisation est certainement limitée par des facteurs écologiques, historiques et stochastiques. La préservation du cortège nécessite donc la préservation d'une diversité de cavités favorables pour le taupin violacé. La préservation d'un ensemble de cavités est de plus essentielle afin de limiter l'influence d'éventuelles fluctuations stochastiques des populations, sécurisant ainsi la persistance à long terme de l'espèce (Larsson & Svensson, 2011).

Le fait que les assemblages soient emboîtés n'est pas antagoniste avec l'identification d'espèces indicatrices ou caractéristiques de chacun d'entre eux. Ainsi, l'assemblage d'espèces correspondant aux cavités non favorables pour *Limoniscus violaceus* est caractérisé par 10 espèces indicatrices dont 4 lui sont significativement associées. Deux d'entre elles sont remarquables : Le taupin *Megapenthes lugens*, sa larve est prédatrice dans la carie blanche des cavités en cours de formation, il est de plus considéré rare en France (Ip=3 dans Brustel 2004) et l'oedemeride *Ischnomera carulea* dont la larve se développe dans les bois en cours de décomposition.

L'assemblage d'espèces correspondant aux cavités peu favorables pour *Limoniscus violaceus* ne révèle aucune espèce indicatrice hormis le ténébrionidé *Pseudocistella ceramboïdes* indicateur à la fois de l'assemblage 2 et 3. Une seule espèce lui est significativement associée (au seuil $\alpha=0.1$), le nitidulidae *Euparea aestiva*, sans signifiante écologique apparente (Brustel, *com. pers.*). Pour autant, les courbes d'accumulation nous ont montré que les cavités peu favorables pour *Limoniscus violaceus* ne sont pas spécifiquement moins riches que les autres cavités. L'absence d'espèces indicatrices de cet assemblage peut s'expliquer par le fait qu'il correspond à un assemblage de transition. La répartition des espèces y est plus aléatoire et on y retrouve des espèces de l'assemblage 1 ou de l'assemblage 3. Par exemple, quelques exemplaires de *Limoniscus violaceus* ont été observés dans des cavités désignées peu favorables à sa présence.

Enfin, l'assemblage 3 correspondant aux habitats favorables et considérés comme habités pour *Limoniscus violaceus* est caractérisé par deux espèces indicatrices : *Limoniscus violaceus* et *Cardiophorus gramineus*. On peut être étonné qu'*Ischnodes sanguinicollis* ne soit pas identifié comme indicateur de cet assemblage puisqu'il est considéré co-occurent avec *Limoniscus violaceus*. La valeur indicatrice d'une espèce traduit à la fois sa fidélité et sa spécificité. La fidélité à un groupe est maximale lorsqu'une espèce est présente dans tous les échantillons d'un groupe. La spécificité à un groupe est maximale lorsqu'une espèce est présente uniquement dans ce groupe (Dufrene & Legendre, 1997). Dans le cas d'*Ischnodes sanguinicollis*, l'espèce est représentée par deux individus dans les cavités caractérisant l'assemblage 1, 27 individus dans les cavités caractérisant l'assemblage 2 et 85 dans les cavités caractérisant l'assemblage 3. L'espèce est donc peu spécifique à l'assemblage 3 ce qui explique qu'elle ne soit pas retenue comme indicatrice. En revanche, elle est significativement davantage présente au sein des cavités caractérisant l'assemblage 3. Cet exemple illustre l'intérêt d'une démarche combinant l'indice IndVal et la significativité d'association dans la recherche des espèces qui caractérisent un assemblage. D'un point de vue écologique, il illustre le fait qu'*Ischnodes sanguinicollis* est écologiquement moins exigeant que *Limoniscus violaceus*. Ainsi, moins de 25 % des cavités habitées par *Limoniscus violaceus* n'hébergeaient pas *Ischnodes sanguinicollis* alors que plus de 65 % des cavités hébergeant *Ischnodes sanguinicollis* n'hébergeaient pas *Limoniscus violaceus*.

Parmi les espèces cavicoles associées à l'assemblage 3, on retrouve, outre *Ischnodes sanguinicollis*, les ténébrionides *Allecula spp. (morio + rhenana)*, les taupins *Cardiophorus gramineus*, *Limoniscus violaceus* et le mycetophage *Mycetophagus quadriguttatus*. Nos résultats précédents ont démontré que ces espèces sont indicatrices de la présence de *Limoniscus violaceus*. *Mycetophagus quadriguttatus* et *Trinodes hirtus* apparaissent cependant indicateurs de la combinaison des assemblages 1 et 3. Ce résultat peut être influencé par le sous échantillonnage des cavités non favorables pour *Limoniscus violaceus* qui induirait une forte valeur de fidélité (sensus Dufrene & Legendre, 1997) pour les espèces envers ces cavités. Il traduit néanmoins que ces espèces ne sont pas inféodées à un unique assemblage et qu'elles se révèlent peu exigeantes envers les habitats de *Limoniscus violaceus* (De Caceres *et al.*, 2010).

4.3 ÉVOLUTION DE LA FAUNE SAPROXYLIQUE AU COURS DE L'ÉVOLUTION DES HABITATS POUR *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Les courbes d'accumulations montrent que les cavités de stades intermédiaires (stade 3) sont les plus riches spécifiquement malgré une densité d'espèces inférieure. Il a été montré que la sur-abondance relative d'une espèce peut impacter fortement les résultats concernant la densité d'espèces (Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010). De plus, on remarque que l'exhaustivité de l'échantillonnage est plus limitée dans les cas des cavités de stades 1, 2 et 3 en comparaison avec les stades 4 et 5 qui s'approchent de l'asymptote. Cette différence d'effort d'échantillonnage doit être prise en compte dans notre interprétation en considérant que l'étude d'un nombre plus important de cavités de stade 3 aurait peut-être modifié nos résultats. Toutefois, nos conclusions sont cohérentes avec d'autres études focalisées sur les cavités hautes de chêne réalisées dans le nord de l'Europe (Jansson & Antonsson, 2003; Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010).

Ces résultats ne concordent pas avec l'hypothèse d'une augmentation de la richesse spécifique en réponse à la complexification du milieu au cours du processus de dégradation (Siitonen, 2001). Cette hypothèse est vérifiée concernant la richesse spécifique au sein de différentes pièces de bois mort (Brin, 2008; Hammond *et al.*, 2004; Jonsell *et al.*, 2007; Jonsell *et al.*, 2004). Elle ne semble pas adaptée aux cavités d'arbres. Une des raisons est que l'histoire de la cavité continue après la fin du processus de dégradation du bois mort qu'elle contient, lequel est alors sous forme de terreau en mélange avec le sol.

Sverdrup-Thygeson *et al.* (2010) définissent ainsi le stade d'avancement intermédiaire d'une cavité comme un optimum pour la richesse spécifique durant le processus de succession. Au cours de l'évolution de la cavité, de nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques vont contribuer à la transformation du bois mort en terreau et donc à l'excavation de la cavité. L'action conjointe des organismes saproxyliques (champignons, insectes, certains pics...) va entraîner une diversification de la ressource en micro-habitats. Nos résultats suggèrent que cette diversification atteint un maximum pour le stade intermédiaire, par conséquent le plus hétérogène. Ils traduisent la multitude de trajectoires - une trajectoire est définie par l'ensemble des facteurs (origine, type de pourriture...) participant à l'histoire de la cavité - qui peut conduire à l'obtention d'une cavité évoluée dont les caractéristiques semblent davantage homogènes (Ducasse & Brustel, 2008).

Sverdrup-Thygeson *et al.* (2010) indiquent que la capacité d'accueil envers les coléoptères saproxyliques diminue avec les stades d'évolution avancés, dû à la modification structurale de la cavité. L'augmentation de l'ouverture de son entrée augmenterait la sensibilité d'une cavité aux précipitations, lesquelles sont défavorables à certains coléoptères (Ranius, 2002a). De plus, les auteurs suggèrent que les cavités à grande ouverture sont plus facilement colonisées par la faune circulante telle que les carabes ou les petits mammifères. Ces espèces pourraient alors perturber et compresser le terreau des cavités par leur passage, le rendant moins accueillant pour la faune saproxylique.

Dans notre cas, le diagramme de Venn révèle que l'ensemble des espèces saproxyliques hormis *Platypus cylindricus* est observé dans les cavités évoluées de stades 4 et 5. Il réfute donc en partie les conclusions émises par Sverdrup-Thygeson *et al.* (2010). Ce résultat peut expliquer qu'aucune différence significative d'assemblages n'est mise en évidence pour les coléoptères saproxyliques le long du gradient d'évolution des cavités. Il démontre également qu'une cavité évoluée (stades 4 et 5) contient potentiellement l'ensemble des micro-habitats pour héberger la quasi-totalité de la saproxylofaune observée. Pour autant, elle n'a pas la capacité d'accueil de toutes ces espèces en même temps. Ce résultat peut s'expliquer par une diminution quantitative de la ressource pour chacun des types de bois mort qui conduit à augmenter la compétition interspécifique et diminuer la capacité d'accueil envers certaines espèces (Fahrig, 2001). Cette ressource présente sous forme résiduelle traduit alors la trajectoire suivie par une cavité au cours de son histoire (Ducasse & Brustel, 2008). Les phénomènes stochastiques, qui augmentent avec le temps et qui participent à la distribution actuelle des espèces dans une cavité, ne doivent pas non plus être négligés (Lawton, 1988). Mutshinda *et al.* (2009) démontrent une éventuelle inflation de ces phénomènes avec l'augmentation des interactions interspécifiques (prédation, compétition). Ces suggestions pourraient expliquer la valeur de stress élevée résultante de l'ordination NMDS, laquelle induit une projection dans l'espace réduit similaire à une distribution aléatoire des espèces au sein des sites (Clarke & Warwick, 2001). Cela se traduit également par une très faible part de la variance observée au sein de notre matrice *relevés-espèces* expliquée par l'état d'avancement de la cavité.

En parallèle, la densité d'espèces plus forte dans les stades extrêmes évoque une spécialisation de certaines espèces à ces stades se traduisant par leur surabondance relative. Cette hypothèse est également renforcée par l'étude de la significativité de l'association des espèces envers un stade ou une combinaison de stades. Aucune espèce n'est identifiée comme significativement associée spécifiquement au stade 3 alors que 8 espèces sont associées aux stades 1 et 2 et 6 espèces sont associées aux stades 4 et 5. Seul *Ennearthron cornutum* apparaît significativement associé aux stades 3 et 5 (au seuil $\alpha=0.1$). Ce petit ciidae est un mycetophage observé au sein de 7 cavités uniquement dont 2 cavités de stade 3 et 5 cavités de stade 5. Il vit dans les carpophores, le long des parois des cavités.

Concernant les espèces cavicoles, la richesse spécifique n'est pas influencée par le stade d'avancement de la cavité. Or les cavités de stades 1 et 2 sont définies comme des cavités remplies de bois en cours de décomposition et donc avec une très faible quantité de terreau. Il aurait pu être imaginé qu'elle contiendrait moins d'espèces cavicoles (Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010). En revanche, l'analyse de la composition en espèces révèle des assemblages de coléoptères cavicoles distincts entre les stades d'évolution des cavités. Même si de nombreuses espèces cavicoles sont dépendantes de la présence de terreau (Jansson, 2009; Ranius, 2002a, b; Sverdrup-Thygeson *et al.*,

2010), certaines d'entre elles réalisent leur développement au sein de micro-habitats des cavités tels que les bois cariés ou les champignons lignicoles (e.g. *Mycetophagus quadriguttatus* ou *Podeonius acuticornis*). Ces espèces sont souvent caractérisées par des températures létales hivernales supérieures aux espèces vivant dans des milieux à plus fortes amplitudes thermiques (Leather *et al.*, 1993). Elles nécessitent pour l'accomplissement de leur développement des conditions micro-climatiques particulières présentes au sein des cavités (Kelner-Pillault, 1967; Ranius & Nilsson, 1997; Sedgeley, 2001).

Ainsi, l'étude des espèces significativement associées aux stades d'avancement des cavités révèle que le taupin *Megapenthes lugens* est préférentiellement présent dans les cavités très peu évoluées. Ce résultat est en accord avec les connaissances écologiques de cette espèce dont la larve prédatrice se développe dans les caries blanches des cavités en cours de formation (Brustel, 2001a; Leseigneur, 1972). A l'inverse, *Limoniscus violaceus* et *Ischnodes sanguinicollis* sont significativement associés aux cavités évoluées de stades 4 et 5, lesquelles présentent une quantité importante de terreau.

Limoniscus violaceus ne serait pas l'espèce cavicole la plus exigeante envers l'évolution des cavités. Une espèce cavicole, *Pseudocistella ceramboïdes*, est à la fois indicatrice et associée au stade 5. Cette même espèce était en revanche indicatrice des assemblages 2 et 3, c'est-à-dire des cavités dont la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol est inférieure ou supérieure à 235 cm et dont le stade d'avancement est supérieur à 3. A l'inverse, *Limoniscus violaceus* est indicateur des cavités évoluées dont la circonférence à 30 cm du sol est supérieure à 235 cm. Ces résultats suggèrent que *Pseudocistella ceramboïdes* est plus exigeante envers le stade d'avancement mais non envers la taille de la cavité. Sa présence au sein des cavités de stade 5 s'explique par le fait que cette espèce requiert un terreau de texture très fine et donc très évolué (Kelner-Pillault, 1967). L'espèce, moins sensible aux amplitudes thermiques au cours de son développement, pourrait néanmoins s'accommoder de quantité de terreau faible dans de petites cavités (Kelner-Pillault, 1967). Cet exemple illustre que la considération des habitats de *Limoniscus violaceus* ne doit pas se limiter au degré d'évolution de la cavité. *Pseudocistella ceramboïdes* est également connu des cavités dites « hautes » dont le terreau n'est pas en interaction avec le sol. Il a été observé dans une cavité de pin sylvestre en Finlande (Brustel, *com. pers.*). Il est donc moins représentatif de l'habitat cavité basse d'arbres feuillus que *Limoniscus violaceus*.

4.4 SYNTHÈSE SUR LES RELATIONS ENTRE ASSEMBLAGES D'ESPÈCES ET *LIMONISCUS*

VIOLACEUS.

4.4.1 *LIMONISCUS VIOLACEUS* : ESPÈCE PARAPLUIE ?

Un des objectifs de cette étude est de caractériser la saproxylofaune associée aux cavités et aux habitats de *Limoniscus violaceus* afin d'évaluer la pertinence de *Limoniscus* en tant qu'espèce parapluie. Il a été mis en évidence l'exceptionnelle capacité des cavités à accueillir une riche saproxylofaune. Le travail au sein de sites remarquables (réseau Natura 2000) a certainement contribué à s'approcher de l'exhaustivité d'échantillonnage des espèces (Figure 1). Il a été démontré que la majeure partie de la saproxylofaune (68.9 % des espèces saproxyliques et plus de 85 % de la saproxylofaune cavicole) était présente dans les cavités habitées par l'espèce. Pourtant, une espèce

cavicole a été identifiée comme plus exigeante que *Limoniscus violaceus* envers le stade d'avancement des cavités.

L'utilisation de la typologie d'habitats apparaît plus conservatrice pour le cortège d'espèces présent au sein des cavités basses, avec 95% des espèces des coléoptères saproxyliques et la totalité des coléoptères cavicoles recensés (singletons et doubletons exclus) présente dans les cavités favorables à la présence de *Limoniscus violaceus*. Ce résultat laisse penser qu'une approche habitat (= indicateur indirect) peut être plus pertinente qu'une approche espèce (= indicateur direct) pour la préservation de la faune saproxylique dans les sites où *Limoniscus violaceus* est connu. L'utilisation d'indicateurs indirects apparaît couramment plus pertinente qu'une approche par indicateurs directs (Brin *et al.*, 2009; Djupstrom *et al.*, 2010; Simila *et al.*, 2006). Cette seconde approche présente l'avantage d'être facile à mettre en œuvre (Juutinen *et al.*, 2006). L'évaluation de la potentialité d'accueil d'une cavité pour *Limoniscus violaceus* ne nécessite que deux mesures ponctuelles simples et objectives alors que la détection fiable de l'espèce nécessite la mise en place d'un protocole de piégeage (*cf.* Section III – Chapitre I).

La préservation de cavités favorables à *Limoniscus violaceus* pourrait de plus être envisagée pour les sites où il n'est pas recensé, en vue de préserver l'ensemble des autres espèces dépendantes des cavités basses et parfois considérées menacées ou quasi menacées en Europe telles qu' *Ischnodes sanguinicollis* ou *Cardiophorus gramineus*. Nos travaux sur l'élaboration de la typologie d'évaluation des habitats de *Limoniscus violaceus* ont démontré la faible qualité prédictive du modèle Etat d'avancement + Circonférences à 30 cm du sol pour ces espèces. Toutefois, ces espèces sont apparues comme significativement associées aux cavités favorables pour *Limoniscus violaceus*. Les recommandations pour la préservation des habitats favorables pour *Limoniscus violaceus* leur seront donc bénéfiques.

Ranius (2002b) souligne un problème majeur lié à l'utilisation des espèces parapluies. Il donne l'exemple de quelques espèces (*e.g.* *Tenebrio opacus*, *Elatér ferrugineus*), habitant les cavités occupées par le pique prune, plus sensibles à la fragmentation des habitats que ce dernier (Larsson & Svensson, 2011; Ranius, 2002a). Ainsi, un plan de préservation en faveur d'*Osmoderma eremita* pourrait ne pas suffire pour le maintien des populations de certaines espèces cavicoles qui lui sont associées (Larsson & Svensson, 2011; Ranius, 2002b). Ces conclusions mettent en évidence que certaines connaissances (*e.g.* capacité de dispersion) concernant *Limoniscus violaceus* et les espèces associées à son habitat sont encore trop limitées pour pouvoir évaluer objectivement la pertinence de cette espèce en tant qu'espèce parapluie. Elles nous indiquent également que la préservation des habitats favorables n'est pas forcément suffisante pour l'établissement d'une stratégie de conservation. Cette dernière nécessite l'intégration de données sur la structure et le fonctionnement des (meta)populations des espèces concernées (Amarasekare, 1998; Hanski, 1998; Hanski *et al.*, 1996; Hanski *et al.*, 2006; Moilanen & Hanski, 1998; Ranius, 2000, 2002c, 2006).

4.4.2 VERS L'ÉVALUATION DES SITES FAVORABLES POUR *LIMONISCUS VIOLACEUS*

L'objectif majeur de notre étude était de déterminer si certaines espèces peuvent être utilisées pour évaluer les sites potentiellement favorables pour *Limoniscus violaceus*. Les analyses ont permis de mettre en évidence 7 espèces cavicoles indicatrices de sa présence dont 4 lui sont significativement associées. Deux d'entre elles sont également significativement associées (au seuil $\alpha=0.05$ et 4 au seuil $\alpha=0.1$) aux habitats définis favorables pour *Limoniscus violaceus*. En revanche, seul *Cardiophorus gramineus* (si on exclut *Limoniscus violaceus*), est également indicateur des cavités favorables pour *Limoniscus violaceus*. La combinaison de l'approche espèce (indicateur direct) – habitat (indicateur indirect) montre ici sa complémentarité. Elle suggère trois niveaux de priorités pour les sites vers lesquels la prospection de *Limoniscus violaceus* doit être envisagée :

- une priorité de premier ordre pour les sites hébergeant les espèces cavicoles indicatrices de la présence de *Limoniscus violaceus* et significativement associées aux habitats qui lui sont favorables. Ces espèces sont *Allecula ssp. (morio et/ou rhenana)*, *Cardiophorus gramineus* et *Ischnodes sanguinicollis*. Nous considérons ici la présence de l'ensemble des espèces (présence en cortège). La présence d'*Abraeus perpusillus* et de *Mycetophagus quadriguttatus* (associée au seuil $\alpha=0.1$ aux habitats favorables pour *Limoniscus violaceus*) renforce cette priorité.
- une priorité de second ordre pour les sites où *Cardiophorus gramineus* est connu.
- une priorité de troisième ordre pour les sites hébergeant au moins une des espèces indicatrices de la présence de *Limoniscus violaceus* et significativement associée (au seuil $\alpha=0.5$) aux habitats favorables pour *Limoniscus violaceus* : *Allecula ssp. (morio et/ou rhenana)* et *Ischnodes sanguinicollis*. Le fait que les espèces d'*Allecula* ne soient pas associées aux cavités évoluées suggère que ces espèces seront moins performantes qu'*Ischnodes sanguinicollis* pour orienter les prospections envers *Limoniscus violaceus*.

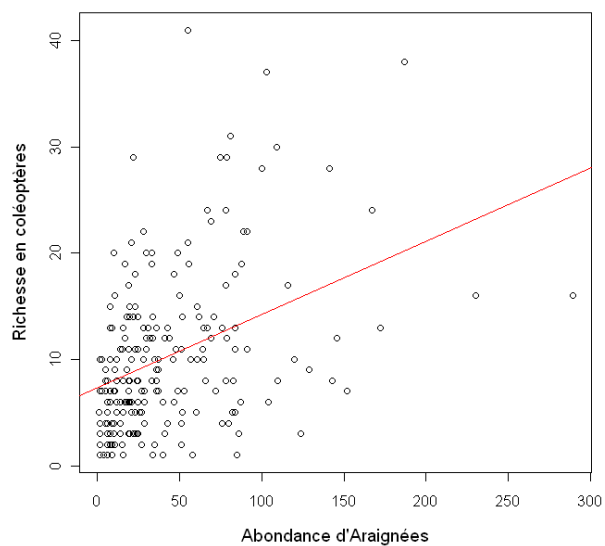
La présence d'une autre espèce remarquable, *Megapenthes lugens*, associée au processus de formation des cavités et indicatrice de *Limoniscus violaceus* constitue un argument supplémentaire pour initier une telle démarche.

La présence de ces espèces doit inciter les gestionnaires à envisager une recherche de *Limoniscus violaceus*. Cette dernière peut s'organiser en deux phases. Dans un premier temps, rechercher les cavités et évaluer leur potentialité d'accueil par le modèle état d'avancement + Circonférence à 30 cm du sol (cf. Section III – Chapitre II). Consécutivement, un protocole de piégeage par émergence pourra être envisagé pour les cavités les plus favorables (cf. Section III – Chapitre I et II).

Pour les sites au sein desquelles peu d'informations sont disponibles sur la faune des cavités basses, le piégeage des cavités apparemment favorables pour *Limoniscus violaceus* constitue une priorité afin de maximiser la diversité d'espèces potentiellement observables. Rappelons que plus de 95 % des espèces saproxyliques recensées dans notre jeu de données ont été observées dans ces cavités. La présence ou l'absence des espèces évoquées ci-dessus constituera un élément de discussion pour interpréter une éventuelle absence de *Limoniscus violaceus* (Speight & Castella, 2001).

Famille	N Totale	Inclus dans l'analyse						Tx de dét.	Famille	N Totale	Inclus dans l'analyse						Tx de dét.
		Coléoptères		Coléoptères saproxyliques		Coléoptères cavicoles					Coléoptères		Coléoptères saproxyliques		Coléoptères cavicoles		
		N	S	N	S	N	S				N	S	N	S	N	S	
Aderidae	69	69	2	69	2	0	0	100.00	Leiodidae	1291	1253	21	9	5	0	0	89.97
Anobiidae	331	329	13	329	13	0	0	98.51	Lucanidae	684	677	2	677	2	0	0	100.00
Anthribidae	5	5	1	5	1	0	0	100.00	Lycidae	100	100	1	100	1	0	0	100.00
Biphyllidae	36	36	1	36	1	0	0	100.00	Malachiidae	1	0	0	0	0	0	0	25.00
Bothrideridae	32	32	2	32	2	0	0	100.00	Melandryidae	17	16	5	16	5	0	0	100.00
Buprestidae	6	6	1	6	1	0	0	100.00	Melolonthidae	5	5	2	0	0	0	0	100.00
Byrrhidae	2	0	0	0	0	0	0	66.67	Melyridae	4	0	0	0	0	0	0	8.89
Cantharidae	92	0	0	0	0	0	0	64.34	Monotomidae	12	13	2	13	2	0	0	100.00
Carabidae	746	795	22	0	0	0	0	100.00	Mycetophagidae	263	252	6	252	6	154	1	100.00
Cerambycidae	129	127	14	127	14	0	0	100.00	Nitidulidae	67	65	10	63	9	0	0	94.37
Cerophytidae	1	1	1	1	1	0	0	100.00	Oedemeridae	958	956	4	956	4	0	0	100.00
Cerylonidae	27	26	3	26	3	0	0	100.00	Platypodidae	8	8	1	8	1	0	0	100.00
Ciidae	63	61	7	61	7	0	0	100.00	Ptinidae	109	102	5	75	3	0	0	99.09
Clambidae	2	2	1	2	1	0	0	100.00	Salpingidae	1	1	1	1	1	0	0	100.00
Cleridae	8	8	2	8	2	0	0	100.00	Scarabaeidae	177	174	7	172	6	38	2	99.44
Colydiidae	245	245	3	245	3	0	0	100.00	Scirtidae	294	293	1	293	1	293	1	100.00
Corylophidae	3	3	2	3	2	0	0	100.00	Scolytidae	2276	2271	3	2271	3	0	0	100.00
Cryptophagidae	1090	0	0	0	0	0	0	23.73	Scraptiidae	776	765	9	660	7	0	0	98.85
Curculionidae	1694	1624	22	1239	15	0	0	82.47	Scydmaenidae	25	24	6	1	1	0	0	80.65
Dermestidae	116	115	5	115	5	99	1	100.00	Silphidae	54	54	5	0	0	0	0	100.00
Elaterridae	1204	1174	29	1079	18	590	7	97.65	Silvanidae	1	1	1	1	1	0	0	100.00
Endomychidae	10	10	4	10	4	0	0	100.00	Sphindidae	7	7	2	7	2	0	0	100.00
Erotylidae	21	21	1	21	1	0	0	100.00	Staphylinidae	1442	1373	102	737	43	0	0	93.45
Eucinetidae	5	5	1	5	1	0	0	100.00	Tenebrionidae	1698	1672	19	1664	17	1303	3	99.07
Eucnemidae	50	49	3	49	3	0	0	100.00	Throscidae	677	673	1	673	1	0	0	100.00
Geotrupidae	46	46	2	3	1	0	0	100.00	Trogidae	14	14	2	13	1	0	0	100.00
Histeridae	71	68	9	65	6	38	2	100.00	Trogossitidae	1	1	1	1	1	0	0	100.00
Laemophloeidae	0	0	0	0	0	0	0	0.00	Coccinellidae	2	2	2	0	0	0	0	100.00
Lampyridae	5	7	3	0	0	0	0	100.00	Zopheridae	13	12	1	12	1	0	0	100.00
Latriididae	1	1	1	0	0	0	0	100.00									

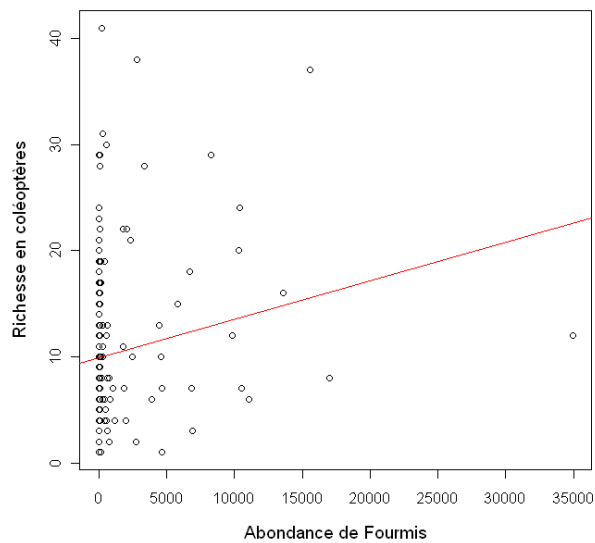
Annexe I: Abondance et richesse spécifique (pour l'ensemble des coléoptères, pour les coléoptères saproxyliques et pour les coléoptères cavicoles) et taux de détermination (Tx de dét.) observées au sein de chaque famille incluse dans l'analyse des cortèges d'espèces (nombre de pièges =209) et abondance pour la totalité de pièges à émergence disposée (nombre de pièges =223).



Effet de l'abondance des araignées sur la richesse en coléoptères observée par cavité :

F: 38.372, df=208, P: 3.0807e-09

R^2 : 0.15169



Effet de l'abondance des fourmis sur la richesse en coléoptères observée par cavité :

F: 6.4855, df=208, P: 0.011599

R^2 : 0.025575

Annexe II : Effet de l'abondance de deux taxons prédateurs sur la richesse en coléoptères observée par cavité.

Section V. RÉFLEXION SUR LE FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Chapitre I. ÉTUDE DU COMPORTEMENT DE DISPERSION : TAILLE

DES POPULATIONS ET SEX-RATIO

RÉSUMÉ

Il est admis que les populations de *Limoniscus violaceus* sont structurées en métapopulations. Les résultats obtenus par piégeage à émergence à travers 5 sites d'études indiquent que seuls 3 individus quittent en moyenne une cavité chaque année. Par analogie avec les connaissances acquises chez d'autres espèces de coléoptères vivant dans le terreau des arbres creux, ce résultat suggère que la taille d'une population locale est d'environ 10 individus adultes par cavité chaque année. La dispersion est sexe-biaisée en faveur des femelles. Elle commence dès début avril, période à laquelle les mâles principalement émergent, suivis par les femelles les mois suivants. A partir de mi-mai, l'observation d'un mâle dans nos relevés est extrêmement rare. Chaque femelle est disséquée afin d'évaluer leur état de maturation sexuelle. Fondées sur ces résultats, différentes hypothèses sur le comportement de dispersion et le fonctionnement des populations de *Limoniscus violaceus* sont proposées.

1. INTRODUCTION

Les connaissances relatives à la taille des populations et au comportement de dispersion des espèces sont fondamentales en biologie de la conservation. D'après les connaissances disponibles concernant les espèces de coléoptères saproxyliques cavicoles (Gilljam, 2009; Ranius, 2002c; Ranius *et al.*, 2010), nous assumons une structure en métapopulations (Hanski, 1998) chez *Limoniscus violaceus*. La viabilité à long terme d'une métapopulation est conditionnée par un minimum d'échanges entre populations locales (Hanski *et al.*, 1996). Elle est donc à la fois caractérisée par la taille des populations locales mais également par la capacité de dispersion de l'espèce et la distribution des habitats (Amarasekare, 1998; Baguette, 2004; Hanski *et al.*, 1996; North & Ovaskainen, 2007). Ces paramètres influencent la viabilité de la métapopulation (Brassil, 2001; Gilljam, 2009; Hanski *et al.*, 1996; Ranius, 2000; Traill *et al.*, 2007). Une stratégie de conservation envers ces espèces ne peut donc pas se limiter à la seule préservation de leurs habitats (Huxel & Hastings, 1999).

Les échanges entre les différentes populations (au sein d'une cavité) d'une métapopulation (un ensemble de cavités) sont en partie conditionnés par le comportement de dispersion de l'espèce (Hanski, 1998; Ranius, 2006). La dispersion est influencée par les capacités de déplacement de l'espèce et son taux de dispersion (Charrier *et al.*, 1997; Dubois & Vignon, 2008; Dubois *et al.*, 2009a; Hanski *et al.*, 2006; Hedin & Ranius, 2002; Ranius, 2006; Rink & Sinsch, 2007), par la condition physique des individus (Dubois *et al.*, 2010), leur sexe (Dubois *et al.*, 2010; Gros *et al.*, 2008) ou encore la qualité des habitats (Julliard, 2000).

L'étude de la sex-ratio est fondamentale afin de comprendre les phénomènes écologiques qui régissent la dispersion (Gros *et al.*, 2008; Gros *et al.*, 2009; Julliard, 2000). Par exemple, une dispersion plus élevée chez les femelles serait naturellement sélectionnée pour maximiser les processus de colonisation alors qu'une dispersion plus élevée chez les mâles permettrait de favoriser le brassage génétique (Kerth & Petit, 2005). Elle a été étudiée avec des résultats contrastés suivant les espèces d'insectes et les méthodologies. Ainsi, Dubois (2010) met en évidence que les femelles ont des capacités de dispersion plus importantes chez *Osmoderma eremita*. D'autres auteurs concluent à une capacité de dispersion équivalente entre les deux sexes (Hedin *et al.*, 2008; Ranius, 2001). Le même type de contraste est observé chez *Cosmopolites sordidus* (Gold *et al.*, 2001; Vinatier *et al.*, 2010). Concernant *Limoniscus violaceus*, ce travail constitue la première réflexion intégrant la sex-ratio. L'étude du développement des organes génitaux peut également permettre de mieux saisir le fonctionnement des populations (Assmann & Janssen, 1999; Wainhouse *et al.*, 2005). Il est ainsi possible de déterminer si une femelle est sexuellement mature, si elle s'est déjà accouplée ou si elle a déjà réalisé une ponte (Diefenbach *et al.*, 1998).

Le premier objectif de cette étude est de proposer une réflexion concernant la taille des populations locales de *Limoniscus violaceus*.

Le second objectif est de décrire le comportement de dispersion de *Limoniscus violaceus* afin d'apporter des éléments de connaissance permettant une meilleure compréhension du fonctionnement des (méta)populations de l'espèce. La technique d'émergence utilisée semble particulièrement appropriée pour répondre à cet objectif puisque seuls les individus qui quittent la cavité sont étudiés (*cf.* Section III – Chapitre I).

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 ÉTUDE DE LA DISPERSION

Une relation linéaire est étudiée entre le nombre d'individus observés au sein de pièges à émergence et différentes variables en relation avec les caractéristiques des cavités (Tableau I). Le volume de la cavité est calculé à partir des mesures de hauteur, profondeur et largeur en assumant que cette dernière a une forme de cône (Ranius *et al.*, 2009c). La relation est analysée via la régression linéaire (Ranius *et al.*, 2009c) avec le logiciel R (R Development Core Team, 2009).

Tableau I : Caractéristiques des cavités étudiées.

Circonférence de la souche (cm) : <i>Circonférence à 30 du sol de hauteur</i>
Circonférence de l'arbre (cm) : <i>Circonférence à 130 du sol de hauteur</i>
Volume de la cavité (l) : <i>voir matériels et méthodes</i>
Profondeur de la cavité (cm)
Hauteur de la cavité (cm)
Largeur de la cavité (cm)
Taille de l'entrée (cm ²) : <i>voir détail en méthodologie générale</i>
Ensoleillement : <i>voir détail en méthodologie générale</i>

2.2 ÉTUDE DE LA SEX-RATIO

Le sexe des 98 *Limoniscus violaceus* capturés par piégeage à émergence est examiné. *Limoniscus violaceus* ne présente pas de dimorphisme sexuel apparent. L'examen des organes sexuels a donc été réalisé pour chacun des spécimens. L'évolution de la sex-ratio (Nombre de femelles/Nombre total d'individus) est étudiée au cours du temps en termes de sex-ratio moyenne observée par cavité. Cette sex-ratio est relative aux individus piégés donc aux individus se dispersant. Elle n'est ainsi pas représentative de la sex-ratio globale de la population qui habite la cavité.

La sex-ratio des individus observés en Europe est estimée sur la base des données bibliographiques et de l'examen de spécimens en collection à travers l'Europe (*cf.* Section II). La découverte de la plupart des individus résulte de l'examen minutieux du terreau de cavité. On peut donc considérer ici que la sex-ratio obtenue sera représentative des individus d'une population et non pas uniquement des individus qui se dispersent.

2.3 ÉTUDE DE LA MATURITÉ SEXUELLE

Pour chaque femelle, la maturité sexuelle est évaluée selon la présence d'oocytes développés dans les ovarioles (Diefenbach *et al.*, 1998; Imms, 1964; Paulian, 1988). On distingue les femelles immatures pour lesquelles aucun oocyte développé n'est apparent dans les ovarioles ; les femelles à maturation incomplète pour lesquelles certains ovarioles contiennent des oocytes développés et les femelles matures pour lesquelles l'ensemble des ovarioles contient des oocytes développés. L'évolution significative de la maturité au cours de la saison est analysée via un test d'homogénéité de Khi-deux (Hope, 1968) avec le logiciel R (R Development Core Team, 2009).

La bourse copulatrice de chaque femelle est examinée afin de déterminer si elles se sont accouplées ou non. Chez *Phytalus sabctipauli* par exemple, la bourse copulatrice des femelles post-reproduction est dilatée et légèrement marron (Diefenbach *et al.*, 1998). La présence d'un éventuel corps jaune dans les ovarioles est également recherchée afin d'identifier si la femelle a déjà pondu. Chez certaines espèces de coléoptères (*e.g.* curculionidae, tenebrionidae), un corps jaune (*corpus luteum*), correspondant à des résidus de cellules des follicules, se forme dans les ovarioles à l'issue de la ponte (Nordenhem, 1989; Paulian, 1988).

Trois femelles issues d'élevage et conservées dans l'alcool ont été disséquées pour constituer une référence. Ces femelles ont été élevées isolément. Elles sont donc non accouplées.

3. RÉSULTATS

3.1 DISPERSION

En moyenne, 2.97 ± 0.56 *Limoniscus violaceus* par cavité habitée ont été capturés. Le nombre maximal de *Limoniscus violaceus* émergeant d'une cavité observé est de 16 individus. Toutefois, un (40%) ou deux individus (27%) ont émergé de la majorité des cavités (Figure 1).

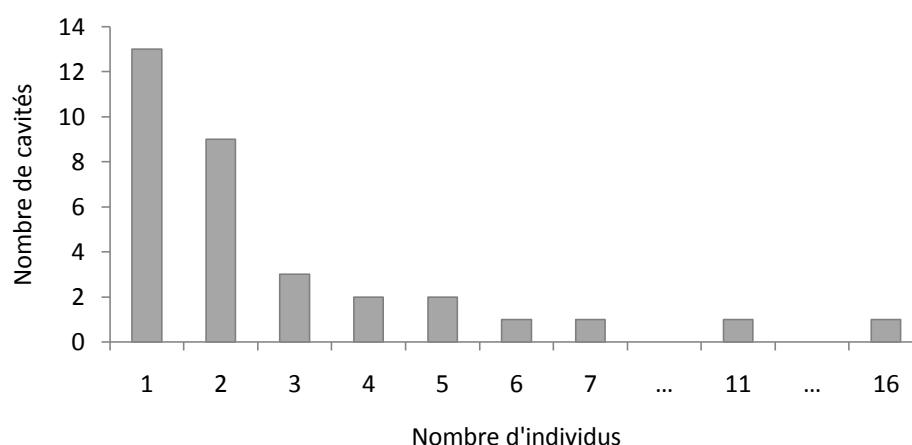


Figure 1 : Relation entre le nombre de cavités et le nombre d'individus de *Limoniscus violaceus* émergeant d'une cavité.

Une relation linéaire significative est identifiée entre le nombre d'individus de *Limoniscus violaceus* émergeant et la circonférence à 130 cm ($r_s = 0.156$, $p=0.013$) et le volume de la cavité ($r_s = 0.192$; $p=0.006136$). Parmi les composantes du volume de la cavité, seules la profondeur ($r_s = 0.133$, $p=0.021$), et la hauteur ($r_s = 0.165$, $p=0.011$) ont une influence significative. En revanche, la circonférence à 30 cm du sol ($r_s = 0.050$, $p=0.111$), la taille de l'entrée ($r_s = 0.030$, $p=0.809$) et l'ensoleillement n'ont aucune influence significative ($r_s = 0.013$, $p=0.46$). Il n'y a pas d'influence du site sur le nombre d'individus observés au sein des cavités (anova : $F=1.59$, $df=4$, $p=0.202$).

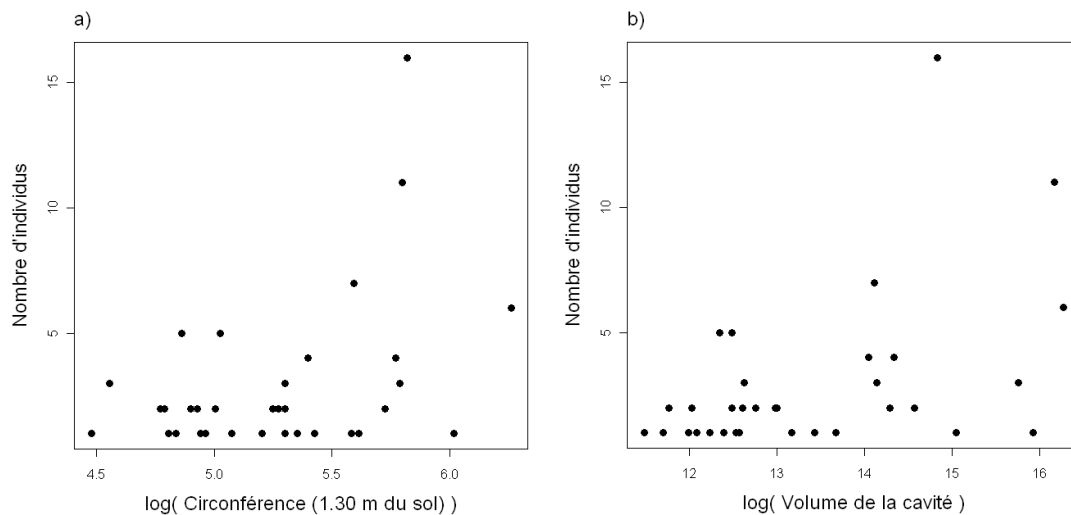


Figure 2 : Relation entre le nombre d'individus émergeant et a) la circonférence de l'arbre à 1.30 m du sol et b) le volume de la cavité.

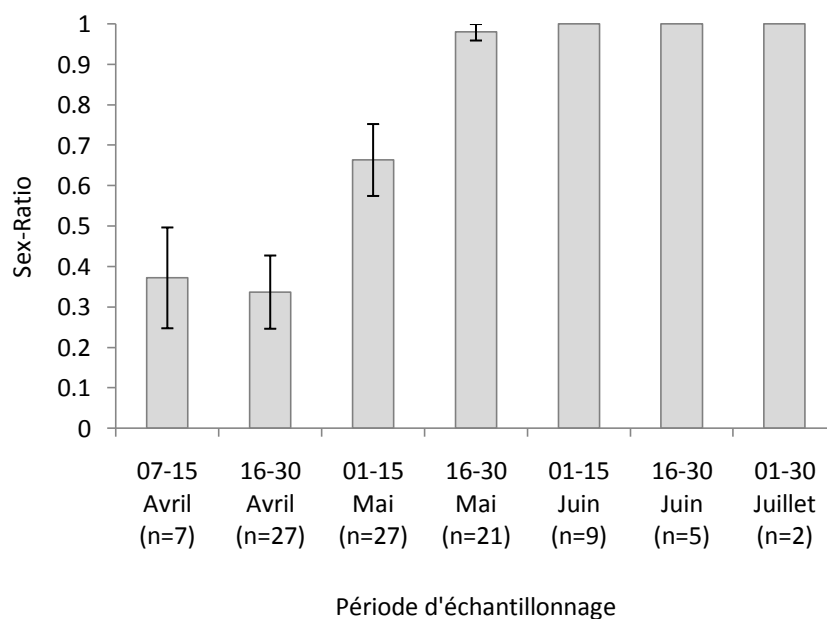


Figure 3: Sex-ratio moyenne par cavité des individus de *Limoniscus violaceus* observés par piégeage à émergence (n=33 cavités).

3.2 LA SEX-RATIO

Au total 66 femelles et 32 mâles ont été observés. La sex-ratio moyenne par cavité est de 0.72 ± 0.06 , ce qui correspond environ à deux femelles observées pour un mâle. Toutefois, la sex-ratio n'est pas stable dans le temps et évolue au cours de la saison (Figure 3).

Le mois d'avril est caractérisé par une sex-ratio en faveur des mâles. Ainsi, 69.5 % des mâles observés sur toute la saison l'ont été au cours de ce mois contre seulement 16.6% des femelles. De même, la quasi-totalité des mâles était connue au 15 mai alors que seules 43.8 % des femelles avaient été découvertes. Aucun mâle n'a été observé après la fin du mois de mai.

L'analyse du sexe, lorsqu'il était disponible, des individus capturés à travers l'Europe (cf. Section II) révèle 140 femelles pour 118 mâles soit une sex-ratio de 0.54. Ces données sont quasi exclusivement issues de l'examen du terreau de cavité. On peut donc envisager que la sex-ratio évaluée soit représentative de la sex-ratio de la population inhérente à une cavité.

3.3 MATURITÉ SEXUELLE ET ACCOUPLEMENT

Les trois femelles « vierges » issues d'élevage étaient toutes immatures.

L'organe reproducteur femelle de *Limoniscus violaceus* (Figure 4) est caractérisé par une bourse copulatrice non sclérifiée. Les glandes collatérales sont collées contre la bourse copulatrice et se distinguent par leur couleur blanche légèrement plus opaque que la bourse copulatrice. Les ovarioles sont de type télotrophique. Le nombre d'ovarioles par ovaire est environ de 35.

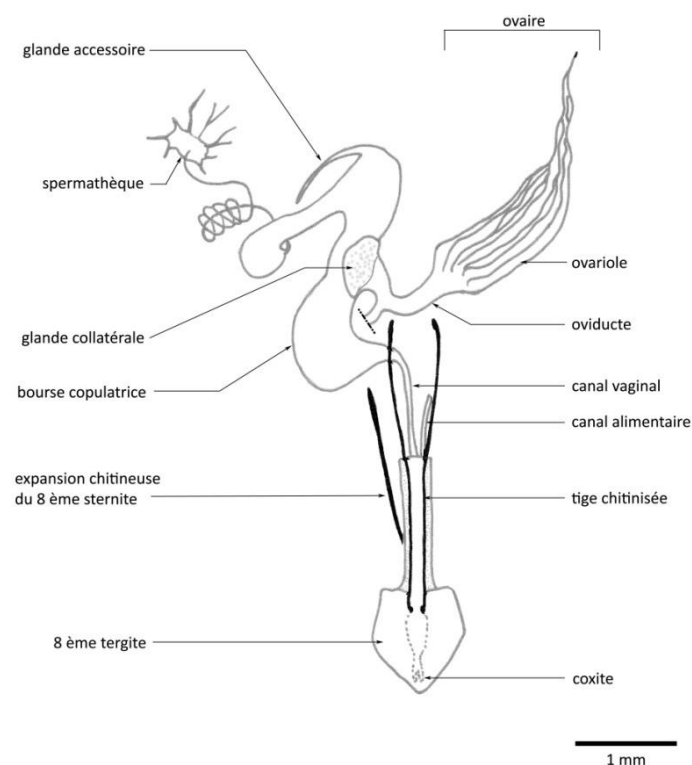


Figure 4 : Organes de reproduction d'une femelle immature : *Limoniscus violaceus*. Seul un des deux ovaires est représenté (adapté d'après Becker (1956) dans Leseigneur (1972)).

Parmi les 62 femelles capturées par piégeage à émergence, les organes génitaux internes de 12 individus n'ont pas pu être étudiés en raison de l'état de décomposition avancé de l'ensemble de tissus. Parmi les 50 femelles restantes, 35 étaient sexuellement immatures, 8 en début de maturation et 7 étaient matures.

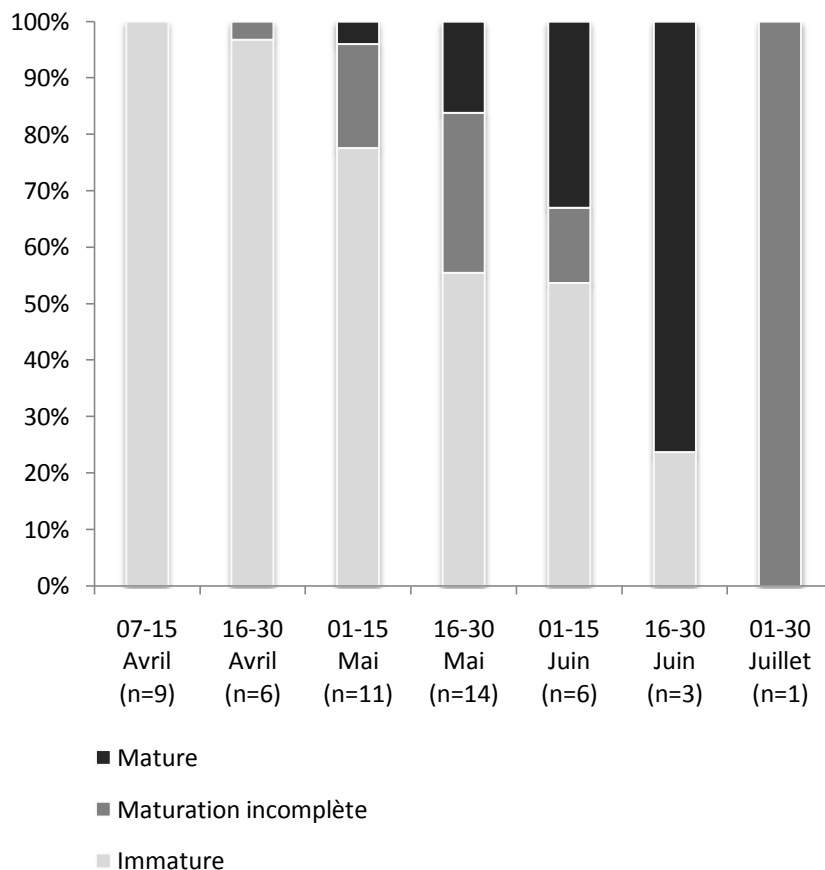


Figure 5 : Proportion de femelles selon leur maturité sexuelle au cours d'une saison d'émergence.

La maturité des femelles évolue au cours de la saison ($\chi^2 = 24.90$, $df = 12$, $p = 0.015$) (Figure 5). Au cours du mois d'avril, la quasi totalité des femelles était immature sexuellement. Jusqu'à mi-juin, plus de la moitié des femelles observées était immature. On observe ensuite une augmentation de la proportion de femelles matures. Entre mi-juin et début juillet, plus de 70 % des femelles observées étaient matures. Enfin, la seule femelle du mois de juillet, dont l'état de conservation a permis l'étude de la maturité sexuelle, ne possédait que deux oocytes développés dans chaque ovaire.

Parmi les femelles disséquées, aucun corps jaune n'a été identifié. De même, l'évaluation de la dilatation de la bourse copulatrice s'est avérée impossible en raison de la mauvaise conservation des tissus à l'intérieur de la cavité abdominale. Les bourses copulatrices avaient toutes une couleur blanche « crémeuse ».

4. DISCUSSION

4.1 TAILLE DES POPULATIONS DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Environ 3 individus de *Limoniscus violaceus* quittent en moyenne une cavité habitée chaque année. Ce résultat est cohérent avec les connaissances acquises sur une autre espèce de coléoptères vivant dans les cavités d'arbres (Dubois, 2009; Larsson & Svensson, 2009; Ranius & Hedin, 2001). Il est montré chez *Omosderma eremita* un taux de dispersion d'environ 15 % en moyenne pour une population de 11 adultes par cavité chaque année (Hedin *et al.*, 2008; Ranius & Hedin, 2001). Larsson & Svensson (2009) obtenaient pour la même espèce une estimation de la taille de population légèrement inférieure, aux alentours de 6.5 adultes par cavité chaque année. Les résultats de Dubois (2009) évoquent une taille moyenne de population de 9 adultes par cavité chaque année. Toutefois, une importante variation interannuelle dans les estimations est reportée (Larsson & Svensson, 2011; Ranius, 2001). Ainsi, un taux de dispersion variant de 2 (en 2005) à 26 % (en 2006) en une année a été observé chez l'espèce (Larsson & Svensson, 2011). La taille moyenne de chaque population entre différentes cavités est également variable. Elle est dépendante de la quantité d'habitats. Les quelques cavités les plus grandes peuvent héberger la majeure partie de la population d'un site donné (Ranius *et al.*, 2009c).

Concernant *Limoniscus violaceus*, peu de données sont disponibles sur le nombre d'adultes moyens par cavité chaque année. Iablokoff (1943) décrit les maxima observés par arbre suite à l'étude minutieuse du terreau de cavités dans différentes forêts de France : « Elles se révèlent de 23 exemplaires pour une cavité du Gros Fouteau, 8 dans la Tillaie, 5 au Bas-Bréau, 8 aux Beaux Monts (Compiègne) et 9 au Marchais-Aulneux (Boulogne) ». Zach (2003) reporte un maximum de 8 adultes et 35 larves pour une même cavité. Une observation comparable a été réalisée en forêt de Grésigne : environ 25 larves en activité à la surface du terreau d'une cavité au cours du mois de février 2008 (*obs. pers.*). Zach (2003) souligne que de telles observations sont rares et que la majorité des cavités qu'il a étudiées ne renferme que quelques individus. Toutes ces constatations sont cependant le résultat de prospection directe par examen du terreau. On peut penser que pour de nombreuses cavités, l'examen de la totalité du terreau n'a pas été possible en raison de la structure même des cavités (*e.g.* taille de l'entrée trop exigüe, plaque de bois protégeant une poche de terreau), induisant une sous-estimation de certaines de ces valeurs (*obs. pers.*). Les résultats d'émergence montrent que le nombre maximal de *Limoniscus violaceus* observé à la sortie d'une cavité est de 16 individus. Pour plus de 65 % des cavités, seuls un ou deux individus ont toutefois été observés.

Si on se réfère aux travaux menés sur *Osmoderma eremita*, la similitude concernant le nombre d'individus qui dispersent chaque année par cavité suggère chez *Limoniscus violaceus* une taille de population moyenne d'environ 10 individus par année et par cavité (Dubois, 2009; Larsson & Svensson, 2011; Ranius, 2001). Ces résultats concordent avec les observations naturalistes disponibles (Iablokoff, 1943; Zach, 2003). Ils nécessitent cependant d'être testés et validés. L'identification d'une substance attractive pour *Limoniscus violaceus* constituerait aussi une aide majeure pour réaliser ce type d'étude (Arakaki *et al.*, 2008; Larsson & Svensson, 2011).

Le nombre d'individus que nous avons observé est influencé par la taille de l'arbre à 1.30 cm du sol et par le volume de la cavité. Si, on considère un taux de dispersion stable parmi les cavités, ces résultats évoquent une taille de population plus importante dans les cavités de grand volume. Ceci est cohérent avec les observations concernant *Osmoderma eremita* (Ranius *et al.*, 2009c). Le volume de la cavité traduirait une quantité d'habitats (*cf.* volume de terreau) plus importante (Ranius *et al.*, 2009a).

On sait qu'il existe une relation entre la taille et l'âge des arbres creux (Ranius *et al.*, 2009a). On peut donc envisager que la relation entre la circonférence et le nombre de *Limoniscus violaceus* émergeant traduit des populations de taille plus importante au sein des arbres âgés telles que observées chez *Osmoderma eremita* (Ranius *et al.*, 2009c).

A l'inverse, la circonférence à 30 cm du sol n'influe pas sur le nombre d'individus observés par émergence. Elle est pourtant identifiée comme indicatrice de la présence de *Limoniscus violaceus* (*cf.* Section III - Chapitre I). Dans ce chapitre, les analyses se concentrent sur les cavités habitées par l'espèce. L'ensemble des cavités étudiées a donc une circonférence à 30 cm du sol suffisante pour accueillir l'espèce. Ce critère influence la présence de l'espèce (valeur seuil) mais ne serait pas discriminant concernant la taille de la population qui habite une cavité selon l'hypothèse évoquée ci-dessus.

La relation entre la circonférence de l'arbre à 130 cm et 30 cm du sol n'est pas forcément simple. On sait que plus un arbre est âgé, plus son diamètre augmente (Ranius *et al.*, 2009c). Les observations réalisées en forêt de Grésigne indiquent que la circonférence à 30 cm du sol reflète l'âge de la souche dans un contexte d'anciens taillis alors que la circonférence à 130 cm reflète l'âge de l'arbre porté par la souche (Ducasse & Brustel, 2008; Goux *et al.*, 2009). On peut donc postuler que les populations de *Limoniscus violaceus* ont besoin d'une cavité assez vieille pour pouvoir être présentes (valeur seuil à 30 cm du sol) mais également d'un brin d'arbre âgé sur la souche pour arborer une population locale importante. Les vieilles souches issues du taillis ont subi plusieurs coupes au cours de leur évolution. Ces événements auraient pu être perturbateurs pour les populations de *Limoniscus violaceus*. Par exemple, à l'issue des coupes de plusieurs brins, des ouvertures peuvent se créer sur la cavité augmentant la sensibilité aux précipitations et aux variations de températures. Les larves de *Limoniscus violaceus* s'enfouissent dans ce cas plus profondément dans le sol pour survivre (Iablokoff, 1943; Zach, 2003). En revanche, les arbres âgés constituent certainement un milieu plus stable.

L'hypothèse suivante peut être posée : les populations de *Limoniscus violaceus* ont réussi à se maintenir dans les parcelles de taillis car les souches étaient porteuses de vieilles cavités, mais les perturbations liées à ce mode de traitement ont conduit l'espèce à survivre dans des conditions sub-optimales à certaines périodes conduisant à des populations de taille plus réduite (Pulliam, 2000).

La réflexion ci-dessus se base sur plusieurs hypothèses et de nombreux éléments nécessitent d'être testés et validés. Elle constitue toutefois une première approche concernant la taille et l'influence des facteurs environnementaux sur les populations de *Limoniscus violaceus* en l'état des connaissances actuelles.

4.2 COMPORTEMENT DE DISPERSION

La sex-ratio des individus de *Limoniscus violaceus* qui émergent des cavités est biaisée en faveur des femelles. Une sex-ratio biaisée est caractéristique des habitats rares mais stables (Julliard, 2000). De plus, on peut qualifier l'émergence de l'espèce comme protandrique : les mâles émergent avant les femelles.

Aucune étude n'a pris en compte le sexe de *Limoniscus violaceus* jusqu'à présent. Cela peut s'expliquer par l'absence de dimorphisme sexuel chez l'espèce (cf. Larsson & Svensson, 2011). La synthèse des données concernant *Limoniscus violaceus* en Europe indique une sex-ratio d'environ 1:1 au sein d'une cavité. Ce résultat serait concordant avec une étude menée chez *Osmoderma eremita* (Ranius, 2001). Beaucoup d'incertitudes demeurent toutefois concernant cette évaluation.

Plusieurs études mettent en évidence une différenciation de l'efficacité des techniques de piégeages selon le sexe des individus observés (Cronin *et al.*, 2000; Polis *et al.*, 1998; Ranius, 2001; Thomas, 2007). Concernant nos résultats, nous assumons l'hypothèse que la technique d'émergence fournit une vision représentative de l'ensemble des individus qui quittent la cavité au cours de la saison.

Toutefois, Iablokoff (1943) indique: « C'est aussi l'heure de l'accouplement qui se produit non seulement à l'intérieur mais parfois à l'extérieur, sur le tronc de l'arbre, sur lequel la femelle se promène lentement en attendant le mâle ». L'observation d'une femelle (Brustel, Goux et Minetti, *obs. pers.*) dans le massif de la Sainte Baume - aux mêmes heures que décrites par Iablokoff - sur les bords d'une cavité de chêne suggère que les femelles observées au sein de nos relevés n'étaient peut être pas destinées à aller coloniser une nouvelle cavité. En effet, la technique d'émergence conduit à la capture des espèces qui quittent la cavité, y compris celles voulant juste parcourir ses abords. On ne peut donc pas rejeter l'hypothèse de Iablokoff (1943) selon laquelle les mâles partent à la recherche d'une cavité occupée par une femelle. Ce comportement évoque une éventuelle communication chimique phéromonale où les femelles attirent les mâles. Cette hypothèse contraste avec le cas d'*Osmoderma eremita* où les mâles libèreraient une phéromone afin de guider les femelles (Larsson *et al.*, 2003). Elle concorde cependant avec les résultats obtenus pour d'autres espèces de taupins forestiers dont l'un est associé aux cavités d'arbres (Tolasch, 2008; Tolasch *et al.*, 2007; Tolasch *et al.*, 2010). L'étude au microscope électronique des antennes de *Limoniscus violaceus* pourrait permettre d'identifier des sensilles (*e.g.* trichodea type II) traduisant une communication phéromonale chez l'espèce (Merivee *et al.*, 1998; Merivee *et al.*, 1997, 1999).

Nos résultats montrent des similitudes avec les études menées sur *Lucanus cervus* ou *Osmoderma eremita* (Dubois *et al.*, 2010; Fremlin, 2009; Harvey *et al.*, 2011). Dans un premier temps (mois d'avril), seuls les mâles quittent la cavité, à la recherche des femelles pour s'accoupler (Fremlin, 2009). Ils assurent le brassage génétique entre populations (Kerth & Petit, 2005). Chez *Osmoderma eremita*, cela se traduit par une augmentation de la dispersion des mâles avec une bonne condition physique (Dubois *et al.*, 2010). Dans notre cas, plusieurs femelles ont également été observées durant cette première phase mais toutes étaient immatures. Ces femelles sont jeunes et on peut les supposer vierges au regard de la précocité de la période. Leur observation au sein de nos relevés ne traduit pas obligatoirement un comportement de dispersion. Ces femelles allaient peut-être seulement parcourir les abords de la cavité (Iablokoff, 1943) pour émettre des phéromones afin de guider les mâles en cours de dispersion (Tolasch, 2008; Tolasch *et al.*, 2007; Tolasch *et al.*, 2010). En

ce sens, Dubois (2010) démontre que les femelles qui quittent les cavités sont principalement les femelles âgées chez *Osmoderma eremita*.

Dans un second temps (mois de mai), la majorité des mâles devant émerger a quitté la cavité. Cela n'exclut pas que certains mâles restent dans la cavité. Rappelons que les études menées chez *Osmoderma eremita* précisent un taux de dispersion d'environ 15 % (Ranius & Hedin, 2001). Les premières femelles matures quittent la cavité. Si ces femelles sont accouplées (avec un des mâles de la cavité), elles peuvent partir pour coloniser de nouveaux habitats. Si elles ne sont pas accouplées, elles pourraient sortir de la cavité afin d'attirer un mâle (Tolasch *et al.*, 2007) ou partir à sa recherche pour s'accoupler (Larsson *et al.*, 2003).

Dans un dernier temps (mois de juin et juillet), seules les femelles quittent la cavité. La plupart d'entre elles sont matures sexuellement. Elles assurent alors le processus de colonisation de nouveaux habitats si elles se sont accouplées avec un des mâles restés dans la cavité. Cette hypothèse pourrait suggérer une communication kairomonale (Dudareva *et al.*, 2006; Fäldt *et al.*, 1999; Francke & Dettner, 2005; Kalinova *et al.*, 2009; Ruther *et al.*, 2002; Svensson & Larsson, 2008), où les femelles utiliseraient les signaux émis par les cavités pour se déplacer vers elles. Elles peuvent également partir à la recherche d'un mâle au sein d'une nouvelle cavité pour s'y accoupler et y déposer ses œufs. Dans ce cas, on peut envisager l'émission d'une phéromone par le mâle pour guider la femelle (Larsson *et al.*, 2003). Toutefois, l'absence de mâle dans nos relevés à ces périodes n'argumente pas en la faveur de cette seconde hypothèse. Chez *Osmoderma eremita*, les mâles émettent leur phéromone à l'extérieur de la cavité, sur les abords de son entrée (Dubois, *com. pers.*).

Certaines femelles accouplées quitteraient la cavité pour aller coloniser une nouvelle cavité alors que d'autres non accouplées quitteraient la cavité pour aller chercher un mâle afin de s'accoupler. Cette double stratégie expliquerait la sortie de femelles matures et immatures en mai et juin. Pourtant, la femelle observée au cours du mois de juillet était sexuellement en cours de maturation. On peut donc envisager que cette femelle était âgée sachant que les adultes passent l'hiver en loge et se réveillent au début du printemps. Le temps nécessaire à sa maturation sexuelle peut être estimé suffisant. Deux hypothèses peuvent être émises : La femelle n'a pas réussi à s'accoupler induisant un phénomène de résorption des œufs à l'intérieur des ovarioles (Phipps, 1966) ; la femelle s'est déjà accouplée et a effectué une ponte dans la cavité. Elle entame un deuxième cycle de maturation (Paulian, 1988) ou a conservé quelques œufs fécondés au sein de ses ovarioles (Dubois, 2009). Une telle stratégie favoriserait l'accouplement et la ponte de la majorité des œufs dans la cavité d'origine et la colonisation de nouveaux micro-habitats par les femelles en moins bonne condition corporelle mais toujours aptes au vol (Dubois, 2009). Ce comportement est en accord avec celui des espèces vivant dans un habitat temporellement stable mais spatialement fragmenté (den Boer, 1990).

Nos résultats conduisent à l'émission de nombreuses hypothèses concernant le comportement de dispersion de *Limoniscus violaceus*. Malheureusement, la maturité sexuelle ne permet pas de conclure sur l'état accouplé d'une femelle. Cette information aurait pourtant permis de confirmer ou d'infirmer certaines de nos hypothèses. Seul l'examen de la bourse copulatrice et /ou l'identification de corps jaunes permet de statuer sur l'état accouplé d'une femelle.

Il n'a pas été possible d'évaluer la dilation de la bourse copulatrice. Le problème majeur rencontré est l'état variable de conservation des tissus graisseux et constitutifs de l'organe génital interne des

femelles. L'état de décomposition avancé des tissus a d'ailleurs conduit à l'élimination de 12 individus de nos analyses concernant la maturité des femelles.

Aucun corps jaune n'a également été identifié chez les femelles disséquées. Plusieurs hypothèses sont envisageables pour l'expliquer. Le développement d'un corps jaune (*corpus luteum*) après la ponte n'est pas visible chez tous les coléoptères (Imms, 1964; Paulian, 1988). La recherche au sein de deux bases de données de revues scientifiques (*IsiWeb of Knowledge* et *Google Scholar*) ne donne aucun résultat concernant une éventuelle étude sur le développement ou l'identification de corps jaunes dans la famille des Elateridae.

L'absence de corps jaune visible chez *Limoniscus violaceus* est une hypothèse même si cette structure est mise en évidence chez d'autres familles de coléoptères possédant des ovarioles télotrophiques (Aristophanous, 2010; Diefenbach *et al.*, 1998; Sokolova *et al.*, 2002; Wainhouse *et al.*, 2005). Cette formation serait propre aux espèces ayant une vie relativement longue et présentant plusieurs cycles de pontes successifs séparés par des périodes de maturation selon Paulian (1988). Une résorption de ce corps jaune est également possible chez certaines espèces (Singh, 1958).

La dégradation par la solution d'eau salée du corps jaune, dans le cas où il aurait été développé, est l'hypothèse la plus probable. Aristophanous (2010) démontre que la solution d'eau salée que nous avons utilisée est responsable de la dégradation de cette structure chez *Liatongus militaris* (Coleoptera, Scarabeidae). Ce mode de conservation est également néfaste pour les graisses, certains muscles et la structure des organes génitaux. Aussi, Aristophanous (2010) recommande l'usage de 4% *phosphate buffered formaldehyde* pour ses performances de conservation sur une période supérieure à 1 semaine, en contraste avec une solution d'éthanol à 96% qui ne dégrade pas les organes mais qui s'évapore totalement au bout de quelques jours.

Une autre limite liée à la technique de l'émergence conditionne l'interprétabilité de nos résultats. La toile constitutive du piège empêche les individus extérieurs de pénétrer à l'intérieur de la cavité. On peut donc émettre l'hypothèse que le comportement des individus aurait pu être altéré par la limitation des échanges inter-populationnels.

L'ensemble de ce travail apporte des informations novatrices concernant les populations de *Limoniscus violaceus*. Il nous permet notamment de mettre en évidence une dispersion sexe-biaisée chez *Limoniscus violaceus*. Les similitudes entre les résultats observés et les connaissances associées à d'autres espèces de coléoptère cavicole vivant dans les cavités d'arbres suggèrent une taille de population limitée d'environ 10 individus par cavité chaque année, et donc un taux de dispersion limité chez *Limoniscus violaceus*. Les limites de ce travail témoignent des difficultés de suivi des populations de cette espèce cryptique. Il constitue un premier fondement permettant de réfléchir et de solutionner certaines problématiques de protocole (*e.g.* choix du liquide de conservation).

Chapitre II. MESURE DE LA DISPERSION : ÉTAT DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES

RÉSUMÉ

La connaissance des capacités de dispersion des espèces est un enjeu majeur en biologie de la conservation. Elle affecte leur capacité de survie conditionnée par les interactions entre différentes populations. Son acquisition fait face à de nombreux défis méthodologiques pour les espèces de petite taille comme les insectes. Une description des méthodes d'intérêt pour l'étude des capacités de dispersion de *Limoniscus violaceus* est présentée. L'analyse des données recueillies dans 5 sites d'études français montre que la distance moyenne séparant deux cavités habitées par l'espèce est d'environ 60 m avec une mesure maximale de 180 m. Ces résultats présentent une forte analogie avec les capacités de dispersion observées par télémétrie et marquage-recapture chez une autre espèce de coléoptère vivant dans le terreau des arbres creux. Ils suggèrent qu'une distance de dispersion chez *Limoniscus violaceus* supérieure à 200 m est très certainement rare. Afin de développer nos connaissances, l'étude des capacités de vol *ex situ* du taupin violacé semble être la méthode la plus rapidement applicable. Cependant, l'obtention de résultats cohérents à la mise en place de mesures de conservation nécessite de réaliser des estimations intégrant l'effet du contexte environnementale. L'utilisation de l'outil moléculaire apparaît la plus prometteuse dans un futur proche. L'identification d'une substance attractive constitue une perspective intéressante pour la réalisation d'expériences de colonisation et de marquage-recapture.

1. INTRODUCTION

La connaissance des capacités de dispersion des espèces d'insectes est un enjeu majeur en biologie de la conservation (Brouwers & Newton, 2009; Ranius, 2006; Stevens *et al.*, 2010) puisqu'elle affecte les capacités d'une population à faire face aux modifications (*e.g.* fragmentation, disparition d'habitats) de son environnement (Huxel & Hastings, 1999). La dispersion influe sur le brassage génétique entre populations (Hanski & Saccheri, 2006) ou la capacité de colonisation de nouveaux habitats (Johansson *et al.*, 2006). Elle est donc indispensable afin de pouvoir évaluer la viabilité ou le risque d'extinction d'une population (Hanski *et al.*, 1996; Hanski & Ovaskainen, 2002; Ranius & Kindvall, 2006), notamment pour la prise en compte de la fragmentation des habitats d'espèces (Thomas, 2000).

Les effets de la fragmentation sur la biodiversité sont largement documentés dans la littérature (*e.g.* Bailey, 2007; Fahrig, 2003). Les milieux forestiers et les organismes saproxyliques ont été particulièrement affectés en raison des activités humaines (*e.g.* surexploitation, expansion de l'agriculture), conduisant à la raréfaction des habitats d'espèces (*e.g.* bois mort, cavité) (Bailey, 2007; Bengtsson *et al.*, 2000; Davies *et al.*, 2007; Siitonen, 2001). Un grand nombre d'espèces de coléoptères saproxyliques est ainsi aujourd'hui menacé (Nieto & Alexander, 2010). A leur sujet, la connaissance sur les capacités de dispersion des espèces dont la conservation est prioritaire (Conseil des Communautés Européennes, 2004) a considérablement augmenté ces dernières années (Buse *et al.*, 2007; Dubois *et al.*, 2009a; Hedin & Ranius, 2002; Matern *et al.*, 2007; Ranius & Hedin, 2001; Rink & Sinsch, 2007). Une des principales raisons est le développement de techniques stimulé par le challenge que représente le suivi des mouvements des individus de petites tailles tels que les insectes (Brouwers & Newton, 2009; Ranius, 2006; Reynolds & Riley, 2002; Stevens *et al.*, 2010).

Outre l'étude du taux de dispersion au sein d'une population ou des capacités de déplacement d'individus, ces méthodes ont également permis d'augmenter notre connaissance sur la biologie et l'écologie des espèces par la compréhension des facteurs qui influencent la dispersion tels que le sexe, la condition physique des individus (Dubois *et al.*, 2010), le type d'habitat (den Boer, 1990) ou l'interaction avec les éléments du paysage (Tscharrntke *et al.*, 2002). Les résultats issus de ces études peuvent alors être utilisés pour augmenter la connectivité (*e.g.* corridor) entre des habitats fragmentés (Bailey, 2007).

Concernant *Limoniscus violaceus*, le piégeage à émergence associé aux connaissances acquises chez d'autres espèces cavicoles ainsi qu'à l'expertise de terrain des cavités occupées par l'espèce, concluent à un taux de dispersion similaire à celui observé chez *Osmoderma eremita* ou *Elater ferrugineus* (*cf.* Chapitre précédent). Aucune donnée n'est cependant disponible concernant la capacité de dispersion des individus.

Ce chapitre propose une description de méthodes potentiellement envisageables ou prometteuses pour développer la connaissance sur les capacités de dispersion de *Limoniscus violaceus*. L'utilisation de certaines d'entre elles est discutée sur la base des données et des connaissances acquises au cours de cette thèse.

2. QUELLES APPROCHES DANS LE CAS DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

2.1 MÉTHODE DE CAPTURE-RECAPTURE

L'étude par capture-marquage-recapture (CMR) permet d'estimer les paramètres tels que la taille ou les paramètres démographiques d'une population (Brownie *et al.*, 1993; Conn *et al.*, 2004; Kendall *et al.*, 2006; Lebreton & Pradel, 2002). Elle permet également d'observer le déplacement des individus entre le lieu de sa capture et de sa recapture (Togashi, 1990). Cela a conduit à l'élaboration de modèles conçus pour estimer le taux de dispersion à partir des données de capture-recapture (Hanski *et al.*, 2000; Ovaskainen, 2004). Les informations obtenues sont également couramment utilisées pour estimer la capacité de dispersion d'une espèce (Brouwers & Newton, 2009; Dubois, 2009; Ranius & Hedin, 2001; Schneider, 2003; Stevens *et al.*, 2010).

Les techniques de marquage-recapture ont tendance à sous-estimer les capacités de déplacement car les longues distances sont rarement détectées et certains mouvements sont interceptés (recapture) avant la fin de la dispersion (Arakaki *et al.*, 2008; Dubois, 2009; Ranius & Hedin, 2001). Ainsi, Ranius & Hedin (2001) montrent, pour une population d'*Osmoderma eremita* d'environ 1300 individus caractérisée par un taux de dispersion d'environ 15 %, un parcours supérieur à 250 m par seulement trois individus. Ce résultat concorde avec les résultats obtenus par télémétrie (Hedin & Ranius, 2002; Hedin *et al.*, 2008) mais l'utilisation d'un manège de vol a permis d'enregistrer des capacités de vol jusqu'à 3 fois supérieures (Dubois *et al.*, 2009a). Une augmentation de la taille de la zone d'étude et du nombre d'individus capturés permettrait de résoudre en partie ces difficultés (Stevens *et al.*, 2010). Ainsi, Franzen & Nilsson (2007) préconisent la recapture d'au moins 500 individus sur une surface de 50 km² pour obtenir une estimation représentative des paramètres de dispersion chez deux espèces de papillons (*Zygaena viciae* et *Zygaena lonicerae*).

L'application de la technique de marquage-recapture pour l'étude de la dispersion chez *Limoniscus violaceus* pose un problème majeur : Les captures d'un spécimen adulte en cours de dispersion sont extrêmement rares chez l'espèce (Condrillier, 1939-1940; Delpy & Burle, 1992; Mendel & Owen, 1990). La méthode couramment utilisée pour le CMR d'*Osmoderma eremita* est la disposition de pièges « barber » au sein des cavités. Concernant *Limoniscus violaceus*, seules deux données sont actuellement issues de cette technique à travers l'Europe (Růžička *et al.*, 2006; Velle, 2010). Celle-ci s'avère inefficace principalement en raison de l'importante activité biologique (e.g. passage de mammifères) présente au sein des cavités (Sverdrup-Thygeson *et al.*, 2010), notamment dans le cas des cavités basses (*obs. pers.*). Le piège à émergence constitue la méthode la plus efficace à ce jour pour la capture de l'espèce (*cf.* Section III – Chapitre I). Cependant, son principe de fonctionnement est inapproprié à l'étude de ses déplacements. Les individus sont systématiquement capturés dès leur sortie de la cavité. Bien qu'elle constitue une méthode intéressante pour le marquage des individus, elle n'a pas les capacités de les re-capter au cours de leur dispersion dans l'environnement.

Les difficultés de capture ont par ailleurs limité l'application de la CMR pour l'étude de la dispersion d'autres espèces de taupins telles qu'*Elatér ferrugineus*. L'identification de substances attractives a permis d'augmenter la capturabilité de l'espèce (Tolasch *et al.*, 2007). Les premières études de capture-recapture ont consécutivement pu être réalisées (Larsson & Svensson, 2011). L'utilisation de

substance attractive (e.g. phéromone, kairomone) est courante afin d'augmenter le nombre de captures-recaptures (Arakaki *et al.*, 2008; Jonsell *et al.*, 2003).

L'identification d'une telle substance favorisant la capturabilité de *Limoniscus violaceus* constitue l'issue la plus probable pour la mise en place d'un suivi efficace par marquage-recapture de l'espèce, notamment afin de maximiser le taux de recapture.

2.2 TÉLÉMÉTRIE ET RADAR HARMONIQUE

Les méthodes télémétriques sont particulièrement intéressantes pour l'étude des comportements de dispersion puisqu'elles permettent de suivre les mouvements des individus par voie directe au cours du temps (Ranius, 2006). Le système se compose d'une balise fixée sur l'insecte à suivre et d'une antenne utilisée pour localiser la balise. Il existe deux types de balises : les balises actives et les balises passives.

Les balises actives possèdent leur propre batterie. Elles assurent donc un rôle de transmission leur permettant d'être détectées à une échelle de plusieurs kilomètres (Reynolds & Riley, 2002). Chaque balise est caractérisée par une fréquence propre permettant d'individualiser le signal. Leur utilisation a été éprouvée chez les orthoptères (Sword *et al.*, 2005), les odonates (Wikelski *et al.*, 2006), les hyménoptères (Pasquet *et al.*, 2008; Wikelski *et al.*, 2010). Elles sont depuis longtemps utilisées chez les coléoptères (Riecken & Rath, 1996) et ont permis l'étude de la dispersion chez deux espèces saproxyliques inscrites en annexe II de la directive « habitats » : *Lucanus cervus* (Rink & Sinsch, 2007) et *Osmoderma eremita* (Dubois & Vignon, 2008; Hedin & Ranius, 2002; Hedin *et al.*, 2008). Cette méthode présente l'avantage d'évaluer les mouvements d'une espèce de manière directe. Elle est toutefois réservée actuellement aux espèces les plus grandes en raison des limites de la miniaturisation des radio-transmetteurs (cf. vidéo proposée par Wikelski *et al.*, 2010). L'un des plus petits radio-transmetteurs actuellement sur le marché pèse 0.22 g et mesure 8 x 5.3 x 2.8 (mm) (L x l x H) (modèle LB2x de chez Holohil Systems Ltd <http://www.holohil.com/lb2x.htm>). Le rapport entre l'émetteur et *Limoniscus violaceus* est représenté en Figure 1. Cette illustration démontre que la technique est actuellement inutilisable pour une si petite espèce.

Les balises passives ne possèdent pas de batteries. Elles accumulent l'énergie requise pour transmettre le code qui les individualise par induction au passage d'un scanner (Reynolds & Riley, 2002). Ces balises ne possédant pas de batteries n'ont pas de limite d'utilisation temporelle contrairement aux balises actives. Leur principal inconvénient est lié aux limites de leur détection restreintes à quelques centimètres voire quelques mètres. L'absence de batterie a cependant conduit à une miniaturisation plus importante permettant l'utilisation de ces balises chez de petits insectes tels que des fourmis d'à peine 5 mm (Robinson *et al.*, 2009). Ohashi *et al.* (2010) ont même mis au point un système d'identification automatique des individus venant récolter le nectar de fleurs artificielles chez *Bombus impatiens*. La portée de détection de ces balises (0.25 mm x 0.25mm) n'est que de quelques millimètres. Certaines ont aussi été conçues pour les études *in situ*. Le système décrit par Vinatier *et al.* (2010) n'est pas applicable pour *Limoniscus violaceus*. La balise utilisée mesure 9 mm de longueur (Biomark, <http://www.biomark.com>) soit presque la taille de *L. violaceus* et la portée de sa détection est limitée à 0 et 20 cm (Vinatier *et al.*, 2010).



Figure 1 : Comparaison entre la taille de l'émetteur LB2x (Holohil Systems Ltd) et *Limoniscus violaceus* (cliché de P. Zagatti).

Reynolds & Riley (2002) indiquent que la technique de radar harmonique (Boiteau *et al.*, 2009; Riley & Smith, 2002), qui utilise une sorte de balise passive, est plus prometteuse pour l'étude du déplacement des insectes en raison de son rayon d'action (jusqu'à 900 m selon les modèles). Le système se compose d'un radar et d'une balise équipée d'une antenne et d'une diode. Le signal du radar active par conduction la génération d'un courant par la diode qui renvoie alors une fréquence harmonique au signal reçu (Riley & Smith, 2002). Cependant, elle n'a pas la capacité d'individualiser le signal. La balise ne nécessitant pas de batterie, la miniaturisation du système a permis l'étude d'insectes de petite taille (*e.g.* *Patelloa parchypyga*, Diptera:Tachinidae d'environ 10mm) (Roland *et al.*, 1996). Ce système est régulièrement plébiscité pour étudier la dispersion des insectes (Boiteau *et al.*, 2009; Colpitts & Boiteau, 2004; O'Neal *et al.*, 2004; Riley & Smith, 2002; Williams *et al.*, 2004). L'utilisation de cette technique est en cours d'élaboration pour le suivi d'un petit bupreste (*Agrilus planipennis*) dont la taille est comprise entre 9 et 13 mm, donc similaire à *Limoniscus violaceus* (Psychoudakis *et al.*, 2008; Windell & Kautz, 2007). Cette méthode serait la plus appropriée pour les insectes de petite taille (Boiteau *et al.*, 2009). Les besoins de miniaturisation semblent néanmoins encore insurmontables pour envisager une étude en condition naturelle prochainement pour une espèce telle que *Limoniscus violaceus* (Zhu *et al.*, 2011).

D'autres systèmes émergent actuellement (Viikari *et al.*, 2010) et on peut espérer que les recherches en cours permettront le développement d'une méthode adaptable pour *Limoniscus violaceus*.

2.3 PATRON D'OCCURRENCE

Le patron d'occurrence observé d'une espèce dépend de la taille et de la distribution des habitats occupés présents (Hanski & Ovaskainen, 2002). Il résulte des processus d'extinction et de colonisation dans un « patch » d'habitats (Peltonen & Hanski, 1991). Il reflète ainsi l'effet sur le long terme des capacités de colonisation de l'espèce (Thomas, 2000).

Le patron d'occurrence renseigne des capacités de dispersion – ou échelle de colonisation d'une espèce (Ranius, 2006) - par la relation entre l'occupation des habitats et leur isolement (ou connectivité). L'isolation ou la connectivité d'un habitat occupé (*e.g.* une cavité) est communément évalué par la distance qui le sépare de l'habitat occupé ou non le plus proche ou par la densité d'habitats présents au sein d'un site (Moilanen & Nieminen, 2002). Une relation négative entre l'occupation et l'isolation peut ainsi être mise en évidence (Buse *et al.*, 2007; Horak *et al.*, 2010; Kehler & Bondrup-Nielsen, 1999; Rukke & Midtgaard, 1998; Sverdrup-Thygeson & Midtgaard, 1998). Son interprétation est toutefois limitée par le manque d'informations concernant les habitats sources qui ont conduit au patron d'occurrence observé (Ranius, 2006). Certains auteurs préfèrent ainsi étudier la densité d'habitats par site (Jonsell *et al.*, 2003; Ranius, 2000). Moilanen & Nieminen (2002) démontrent chez les papillons qu'une mesure intégrant la taille du patch local et la distance avec toutes autres populations potentielles est préférable lorsque les habitats sont fragmentés. Pour un insecte cavicole structuré en métapopulation (*e.g.* *Limoniscus violaceus* ou *Osmoderma eremita*), ce résultat peut s'interpréter à différentes échelles. A une échelle locale, la prise en compte à la fois de la taille de la population locale (*i.e.* taille de la population au sein d'une cavité) et la distance à la population la plus proche (*i.e.* distance à la cavité occupée la plus proche) est nécessaire. A l'échelle du paysage (*e.g.* massif forestier), la taille d'un patch d'habitats (*e.g.* densité d'arbres à cavité) et la distance avec le patch d'habitats voisin le plus proche doivent être considérées. Une approche à plusieurs échelles se révèle par ailleurs utile afin de détecter l'influence d'un facteur paysagé sur la dispersion d'une espèce (Dubois *et al.*, 2009b).

La considération de ces deux échelles peut conduire à l'élaboration de plusieurs mesures de connectivité. Ranius (2010) compare l'efficacité de 6 mesures basées sur le nombre d'arbres occupés, le nombre d'arbres présents au sein d'un site, la distance entre les arbres occupés. Il distingue également les arbres pour lesquels la présence de l'espèce est avérée de ceux où elle est potentielle. Il démontre que la mesure la plus performante de connectivité est la densité d'habitats en termes de nombre de cavités par patch à l'échelle du paysage et en termes de nombre de cavités occupées à une échelle locale.

Les patrons d'occurrences peuvent permettre d'évaluer l'influence des facteurs de connectivité (ou son inverse isolation) sur les populations d'une espèce (Buse *et al.*, 2007; Ranius, 2002a; Ranius & Jansson, 2000). Ils sont cependant affectés par l'histoire du site au sein duquel ils sont observés. Ainsi, les habitats présents dans un patron d'occurrence peuvent contenir une espèce alors que la distribution de ces habitats au sein du site n'est plus favorable au maintien de ses populations. Ce phénomène s'explique par le délai d'extinction qui sépare par exemple les effets de la fragmentation d'un paysage sur l'instant où l'espèce disparaît (Hanski & Ovaskainen, 2002; Ranius & Kindvall, 2006; Tilman *et al.*, 1994). De même, les phénomènes de dispersion peuvent varier au sein d'un paysage (Mennechez *et al.*, 2004) et des phénomènes de compétition entre immigrants peuvent interférer avec le patron d'occurrence qui sera observé (Hein *et al.*, 2004).

Leur utilisation peut donc difficilement conduire à une conclusion sur les capacités de dispersion d'une espèce s'ils ne sont pas combinés avec une autre méthode (*e.g.* capture–recapture, télémétrie) (Ranius, 2006).

2.4 LES ÉTUDES GÉNÉTIQUES

La distance génétique entre deux populations ou deux individus est un témoin des processus d'isolation (Grant Hokit *et al.*, 2009). L'isolation d'une population étant dépendante de la capacité de dispersion des individus (Hanski *et al.*, 2000), les études concernant la structure génétique des populations permettent d'estimer par inférence les phénomènes de dispersion à des échelles spatiales et temporelles très larges (Painter *et al.*, 2007) ou à une échelle plus locale (Jonsson *et al.*, 2003).

L'information issue de la différenciation génétique est similaire à l'observation des patrons d'occurrences (Ranius, 2006). Elle résulte des échanges inter-populations au cours de plusieurs générations. Elle intègre les comportements de dispersion rares (*e.g.* longue distance) qui sont difficilement détectables par les méthodes de suivi directes et l'histoire du paysage (*e.g.* fragmentation) (Jaquierey *et al.*, 2010). Elles sont donc informatives sur les effets de la dispersion produits sur une large échelle de temps (Ranius, 2006).

La diversité génétique au sein d'une population étant dépendante d'un nombre important de facteurs (*e.g.* processus évolutifs et démographiques), l'étude de la capacité de dispersion via l'outil moléculaire est comparative. Elle consiste traditionnellement à confronter la différenciation génétique observée au sein d'une population avec la différenciation génétique observée entre différentes populations dont la distribution géographique est connue (Roderick, 1996).

Une multitude d'outils moléculaires pour évaluer la différenciation génétique a été développée et est largement présentée dans la littérature (*e.g.* Behura, 2006). Alacs *et al.* (2011) démontrent l'intérêt de combiner différentes de ces techniques. L'une des principales limites concernant l'outil moléculaire est le nombre minimum d'individus requis afin de pouvoir distinguer la différenciation intra-population de la différenciation inter-populations dans le cas des espèces à faible effectif. Ce nombre dépend en partie des marqueurs utilisés et de la variabilité observée pour chacun d'entre eux au sein des populations de l'espèce (Ryman *et al.*, 2006). Cependant, il est communément admis qu'un nombre de 30 individus est requis dans ce type d'étude (Ryman *et al.*, 2006).

Dans le cas de *Limoniscus violaceus*, nous avons démontré que seuls 3 individus environ quittent une cavité chaque année. Les techniques classiques de suivi (*cf.* examen de terreau) permettent la plupart du temps la détection de larves, rarement d'imagos. Il semble donc peu envisageable d'espérer pourvoir obtenir plus de 3 individus par année pour une même population locale, soit 10 fois moins que couramment recommandé. Les avancées récentes ont toutefois permis d'augmenter la résolution de détection de la variabilité génétique (*e.g.* Single Nucleotide Polymorphisms) et le potentiel des méthodes analytiques (*e.g.* Bayesian MCMC clustering) associé pour l'étude de la capacité et du taux de dispersion (Helyar *et al.*, 2011).

Une première expérience (Oleska & Chybicki, 2010) fournirait des résultats intéressants pour l'estimation de la distance de dispersion chez *Omoderma eremita* via l'outil génétique, espèce présentant des difficultés méthodologiques en termes de suivi et de taille de population similaire à

Limoniscus violaceus. Les insectes de plus grande taille présentent l'avantage de fournir une plus grande quantité de matériel génétique par spécimen sans préjudice majeur aux individus (Matern *et al.*, 2009). Concernant *Limoniscus violaceus*, la mise en place d'une démarche génétique nécessite deux recherches préalables : l'élaboration d'un protocole de prélèvement d'échantillons, si possible non létal pour l'espèce et l'identification de marqueurs polymorphes.

2.5 OBSERVATION DU COMPORTEMENT DE VOL

Dans certains cas, les observations d'individus en vol ont été utilisées pour évaluer le comportement de dispersion d'une espèce. Nilsson et Baranowski (1994) écrivent que les espèces de taupins inféodées aux vieux arbres creux voleraient peu et se disperseraient peu en raison de la stabilité de leur habitat.

Concernant *Limoniscus violaceus*, très peu d'observations d'adultes en cours de dispersion sont actuellement connues. La majorité des découvertes de l'espèce résulte de l'étude du terreau de cavités basses (cf. Section II).

Iablokoff (1943) décrit une partie du comportement de vol de l'espèce : « *Il ne se hasarde au dehors que vers le soir, entre 17 heures et 18 heures solaires, et uniquement par temps chaud, de préférence même par temps lourd et orageux. Il vole alors rapidement autour de l'arbre qu'il vient de quitter, puis part droit dans une direction quelconque* ». De même Mendel et Owen (1990) évoquent la capacité de *Limoniscus violaceus* « à prendre le vent » au cours de son vol. Ces différentes observations présument que *L. violaceus* a de bonnes capacités de vol sans pouvoir toutefois conclure sur une distance ou un temps de vol.

Delpy et Burle (1992) ont observé quelques spécimens par le battage sur nappe blanche des branches basses de chênes dans le Lot. Malheureusement, les spécimens observés n'ont pas pu être rapportés à une cavité source, ces dernières n'étant pas connues des auteurs (Burle et Delpy, *com.pers*). Une connaissance exhaustive des cavités habitées par l'espèce sur le site aurait pu permettre d'évaluer la distance entre les spécimens observés et la cavité habitée la plus proche renseignant ainsi sur une distance de dispersion minimale. La rareté des données issues de la technique de battage indique qu'elle constitue une alternative peu robuste à l'établissement d'un protocole standardisé pour l'évaluation de la capacité de dispersion du *Limoniscus violaceus*. Toutefois, l'accumulation d'observations naturalistes issues de cette technique croisée avec une bonne connaissance de la distribution de l'espèce au sein des cavités d'un site pourrait constituer une première approche. La même réflexion est envisageable afin d'exploiter les rares observations naturalistes de l'espèce sur fleurs (Condrillier, 1939-1940; Mendel & Owen, 1990; Mertlik & Dušánek, 2006).

Le comportement de vol peut également être observé en condition contrôlée. Le manège de vol est une expérience *ex situ* qui consiste à mesurer la distance et le temps de vol d'une espèce fixée à un dispositif expérimental. Il est utilisable à la fois pour les coléoptères de grandes tailles (Dubois *et al.*, 2009a) et de petites tailles (Jactel & Gaillard, 1991; Jonsson, 2003). Son utilisation chez le bupreste *Agrilus planipennis* (Taylor *et al.*, 2010) indique que cette expérience peut s'envisager dans le cas de *Limoniscus violaceus*. Une des lacunes de ce système est que l'insecte n'est pas libre durant ce vol.

L'observation d'un vol sans contrainte en laboratoire est réalisable grâce à un système composé d'une caméra ultra-rapide filmant l'insecte et sa réflexion dans un miroir (Taylor *et al.*, 2010; Windell & Kautz, 2007). Ce système est employé chez *Agrilus planipennis* pour calibrer les résultats obtenus sous vol contraint et déduire une estimation absolue des performances de vol de l'espèce. Taylor *et al.* (2010) démontrent que la vitesse de vol non contrainte est environ trois fois supérieure à la vitesse observée avec le manège de vol.

L'observation du comportement de vol en condition contrôlée offre l'avantage de pouvoir tester différentes hypothèses telles que l'influence du sexe des individus (Dubois *et al.*, 2009a; Taylor *et al.*, 2010), l'influence de leur condition physique (Dubois *et al.*, 2009a) ou l'influence de leur âge (Humphry & Linit, 1989). Les informations qu'elle délivre renseignent sur les capacités de vol de l'espèce mais sont difficilement interprétables pour évaluer la capacité de dispersion d'individus dans un contexte environnemental donné (Ranius, 2006). Des distances de vol 3.4 fois supérieures aux données établies par télémétrie ou capture-marquage-recapture ont été enregistrées chez *Osmoderma eremita* par l'utilisation d'un manège de vol (Dubois *et al.*, 2009a). Son utilisation permet une meilleure interprétation des résultats obtenus au cours d'expériences de terrain où les conditions sont difficilement maîtrisables (Dubois *et al.*, 2009a; Ranius, 2006).

2.6 EXPÉRIENCE DE COLONISATION

Les expériences de colonisation permettent de contrôler certains paramètres environnementaux en vue d'étudier la capacité de dispersion des espèces. L'objectif est de disposer des habitats « vides » (*i.e.* sans individus) à différentes distances d'une source occupée par l'espèce considérée et d'étudier le processus de colonisation de chacun de ces habitats. Jonsson & Nordlander (2006) ont étudié les distances de dispersion de deux espèces de *Cis ssp.* en disposant des sporocarpes à différentes distances de la bordure d'une forêt. A l'inverse, la colonisation par *Osmoderma eremita* ou *Elater ferrugineus* de cavités artificielles disposées à proximité d'arbres à cavités occupées s'est avérée quasi nulle (Jansson *et al.*, 2009). Un des facteurs augmentant la probabilité de réussite de ce type d'expérience est l'identification d'une substance attractive. Les odeurs produites par les champignons ont un effet attractif sur les coléoptères mycétophages (Fäldt *et al.*, 1999) qui explique certainement le nombre d'expériences de colonisation produites pour ces espèces (Johansson *et al.*, 2006; Jonsell *et al.*, 1999; Sverdrup-Thygeson, 2010; Whitlock, 1992). Dans le cas de *Osmoderma eremita* et *Elater ferrugineus*, l'utilisation de phéromones attractives (Larsson *et al.*, 2003; Svensson *et al.*, 2004; Tolasch *et al.*, 2007) aurait certainement augmenté le taux de colonisation des cavités artificielles disposées par Jansson *et al.* (2009).

Sur le même principe, durant la saison 2009-2010, nous avons installé 20 bacs à proximité (distance = 5m) de cavités habitées par *Limoniscus violaceus* en forêt de Grésigne. La moitié d'entre eux contenait du terreau issu de cavités habitées par *Limoniscus violaceus*. L'autre moitié contenait du sol forestier. Les bacs étaient en plastique blanc de 20 L que nous avons recouvert d'une bâche noire. Certaines théories suggèrent que les espèces cavicoles repèrent en partie les cavités de manière visuelle par la détection d'un patch noir (Noblecourt, 2008). Chaque bac était fixé solidement au sol à l'aide de pieux en bois. L'ouverture du bac se trouvait face à l'entrée de la cavité habitée la plus proche. L'ouverture était un triangle de 40 cm de hauteur sur 20 cm de large. La base de l'ouverture était affleurante au sol. A l'intérieur du bac, juste derrière l'ouverture était disposé un pitfall pour

capturer les espèces. Un grillage de maille 2cm x 2cm recouvrait l'ouverture pour empêcher les mammifères de déloger le « pitfall » ou de vider le bac. Le but de cette expérience était d'identifier un éventuel rôle attractif d'un terreau favorable au développement de l'espèce sur *Limoniscus violaceus*. Elle s'est inscrit en parallèle d'une étude sur le « bouquet d'odeurs » émis par les cavités basses de forêt de Grésigne et de forêt de Compiègne, basée sur l'utilisation de sondes SPME (Fäldt *et al.*, 2000; Thakeow *et al.*, 2006). Une de nos hypothèses est que *Limoniscus violaceus* utilise les signaux chimiques émis par les cavités pour se déplacer (Fäldt *et al.*, 1999; Thakeow *et al.*, 2006). L'attractivité des composés volatiles issus du bois mort a ainsi été démontrée chez de nombreuses espèces saproxyliques. Malgré des recherches en cours, aucune phéromone n'a encore été détectée chez *Limoniscus violaceus* (Tolasch, *com. pers.*). Les résultats de l'étude « bouquet d'odeurs » ne sont pas encore disponibles. Aucun *Limoniscus violaceus* n'a été observé au sein des pièges bacs. Seules quelques espèces de la faune circulante forestière (*e.g.* carabes, staphylins) y ont été identifiées.

La recherche d'une substance attractive (phéromone ou kairomone) envers *Limoniscus violaceus* reste un enjeu majeur pour la détection mais également pour la mise en place d'expériences permettant d'évaluer les critères essentiels pour sa conservation (*e.g.* la capacité de dispersion).

3. VERS UNE ÉVALUATION DES CAPACITÉS DE DISPERSION DE *LIMONISCUS*

VIOLACEUS

Aucune méthode ne permet seule de fournir une vision exhaustive des paramètres de dispersion d'une espèce. La combinaison des résultats de plusieurs méthodes est donc recommandée (Ranius, 2006).

Concernant *Limoniscus violaceus*, les résultats issus du piégeage à émergence permettent une première approche de la dispersion de l'espèce par l'étude de la distance moyenne entre deux cavités habitées. Cette étude renvoie à l'observation de la répartition des habitats.

Parmi les 33 cavités habitées par *Limoniscus violaceus* identifiées, 29 cavités ne sont pas isolées. Une cavité est considérée isolée lorsqu'elle est la seule connue habitée dans la zone étudiée (*e.g.* parcelle forestière).

Deux cavités isolées sont recensées en forêt de Grésigne, une en forêt de Fontainebleau et une en forêt de la Sainte Baume. Dans ces deux dernières localités, la découverte d'une unique cavité habitée explique ce résultat. En forêt de Grésigne, l'hypothèse la plus probable est l'isolement de ces deux cavités en raison de la sylviculture pratiquée (*obs. pers.*). Seules les cavités non isolées sont prises en considération dans les analyses suivantes.

La distance moyenne qui sépare deux cavités occupées par *Limoniscus violaceus* est de 60.75 (± 9.11) mètres. La distance maximale observée est de 180 m. Toutefois, plus de 80 % des cavités sont distantes par moins de 100 mètres.

La distance entre deux cavités occupées suit une fonction négative exponentielle ($R^2=0.94$) (Figure 2a). Ce type de fonction est utilisé pour estimer les paramètres qui régissent une métapopulation

(Hanski *et al.*, 2000). Il a également été utilisé afin de modéliser les capacités de dispersion d'*Osmoderma eremita* (Figure 2b) (Ranius, 2006). Dans notre cas, nous ne disposons pas de données télémétriques ou issues de marquage-recapture, mais la distance qui sépare deux cavités habitées est connue. Si on considère la dispersion comme un processus d'échange inter-populations, on peut donc en déduire la distance minimale qu'un individu de *Limoniscus violaceus* doit parcourir pour rencontrer ses congénères.

Les données acquises ne permettent pas de caractériser la capacité de dispersion de *Limoniscus violaceus* sans études complémentaires. Toutefois, considérant le faible nombre d'individus qui émerge d'une cavité chaque année (*cf. Chapitre précédent*), il est très probable qu'une majorité d'entre eux rencontre les congénères d'une des cavités les plus proches (Brustel, *com. pers.*). Une telle stratégie permettrait de diminuer le coût énergétique et le risque afin de maximiser la réussite de la dispersion (Dubois, 2009). En ce sens, on remarque en Figure 1 la similarité entre les données observées concernant la distance qui éloigne deux cavités habitées par *Limoniscus violaceus* et les capacités de dispersion enregistrées chez *Osmoderma eremita* par marquage-recapture et télémétrie (Hedin & Ranius, 2002; Ranius, 2006; Ranius & Hedin, 2001).

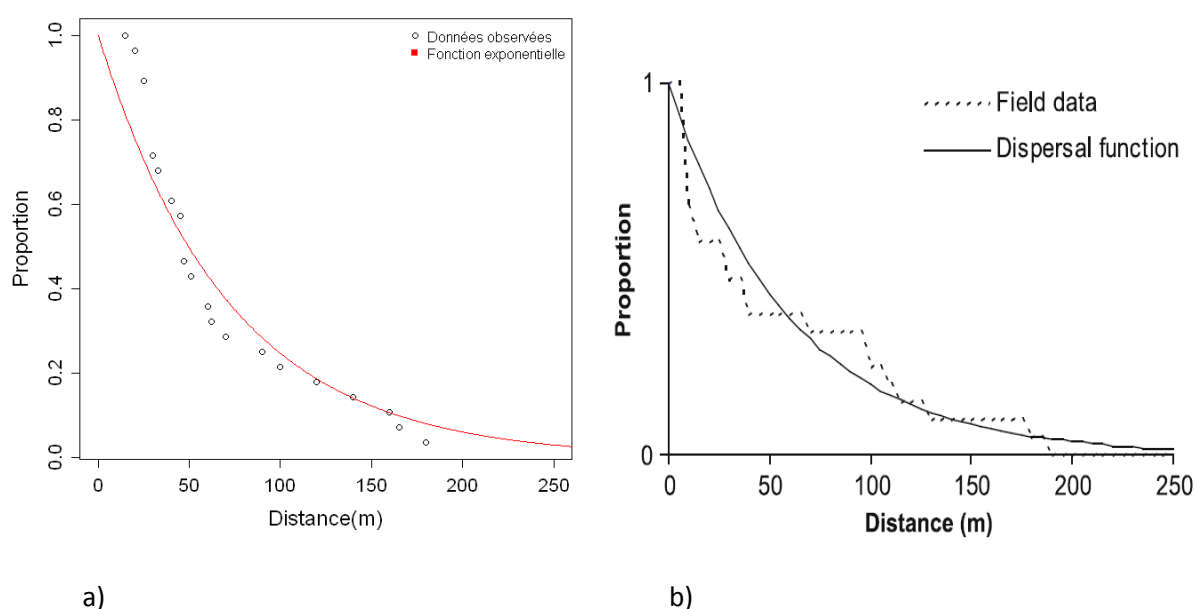


Figure 2 : a) Proportion de cavités habitées en fonction de l'éloignement à la cavité occupée par *Limoniscus violaceus* la plus proche, b) Proportion d'individus d'*Osmoderma eremita* en fonction de la distance de dispersion observée (par télémétrie et capture-recapture) publiée par Ranius (2006).

En parallèle, deux cavités qui peuvent être considérées comme habitées par *Limoniscus violaceus* selon le modèle prédictif élaboré en Section III – Chapitre II n'hébergent pas l'espèce.

La première se situe dans le secteur « des Chênes Brûlés » dans le massif de Fontainebleau. Elle se situe à plus de 3.5 km de la zone du Gros Fouteau où un *Limoniscus violaceus* a été observé dans nos pièges. Cette cavité, totalement évidée (stade 5) est portée par un chêne de 393 cm à 30 cm du sol.

Pour autant, les chênes sont curieusement très peu habités par l'espèce en forêt de Fontainebleau selon Iablokoff (1943).

La seconde cavité (++) non habitée est située en forêt de Grésigne. Elle est positionnée à 205 m de la cavité habitée par *Limoniscus violaceus* la plus proche. Ce résultat peut conduire à l'hypothèse selon laquelle la capacité de dispersion de *Limoniscus violaceus* ne permet pas la colonisation de cette cavité par l'espèce. En d'autres termes, la capacité de dispersion de *Limoniscus violaceus* est inférieure à 205 mètres. Ce résultat serait cohérent avec les données issues des études sur d'autres espèces caviholes. Une dispersion de 200 m est très rare chez *Omoderma eremita* (Hedin & Ranius, 2002; Ranius & Hedin, 2001). Cette valeur pourrait être plus faible chez *Elater ferrugineus* qui apparaît plus sensible à la fragmentation des habitats (Ranius, 2002a). En faveur de cette hypothèse, nous avons observé une distance moyenne entre deux cavités occupées par *Limoniscus violaceus* d'environ 60 m avec cependant un maxima à 180 mètres. Cette observation ne permet en aucun cas d'aboutir à une conclusion. L'absence de *Limoniscus violaceus* au sein de cette cavité peut traduire une extinction ou une migration de la population en place suite à des perturbations au sein de la cavité.

Les observations réalisées laissent penser que la capacité de dispersion de *Limoniscus violaceus* pourrait être similaire à celle observée chez *Omoderma eremita*. Des études spécifiques des capacités de dispersion de l'espèce demeurent indispensables.

Actuellement, seule une méthode est aisément envisageable : l'étude du comportement de vol en conditions contrôlées (e.g. manège de vol). Affranchi de l'effet des facteurs paysagés, les résultats qu'elle fournit doivent cependant s'accompagner d'observations *in situ* pour être applicable dans un contexte de biologie de la conservation (Jaquiery *et al.*, 2010; Ranius, 2006).

L'utilisation des outils moléculaires afin d'identifier la distance génétique entre populations est très prometteuse. Elle nécessite d'identifier des marqueurs polymorphes pour *Limoniscus violaceus*. Les faibles effectifs de l'espèce constituent une limite à son application (Ryman *et al.*, 2006) mais le développement de la discipline pourrait répondre en partie à ces limites (Oleska & Chybicki, 2010).

L'identification de substances attractives constituerait une avancée majeure pour réaliser des expériences de colonisation ou de capture-marquage-recapture. Deux voies sont actuellement explorées : la détection de kairomones par l'étude des composés volatiles émis par les cavités habitées et non habitées ; la détection d'une phéromone attractive.

Enfin, le suivi télémétrique est inenvisageable actuellement. Au regard du développement de ces techniques au cours de ces dernières années, il n'est pas exclu que la miniaturisation des balises (passives et actives) ne puissent pas permettre dans un futur proche d'étudier les mouvements d'individus de *Limoniscus violaceus* en cours de dispersion dans son environnement.

Section VI. RÉFLEXION POUR LA CONSERVATION DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Chapitre I. LE CAS DE LA FORÊT DE GRÉSIGNE

RÉSUMÉ

Pour répondre aux objectifs de préservation de la biodiversité tout en assurant la production de bois d'œuvre de qualité, la gestion de la forêt de Grésigne est guidée par un aménagement forestier original résultant d'une collaboration étroite entre forestiers et naturalistes. Il propose une approche intégrant création de réserves biologiques intégrales, conduite d'une exploitation extensive dans des séries d'aménagements dédiées et mesures de restauration et de préservation des arbres à cavité dans les parcelles de gestion courante. L'application de certaines de ces mesures reste pourtant limitée depuis son entrée en vigueur. L'une des principales difficultés identifiées concerne le recrutement d'arbres à cavité dans des peuplements forestiers conduits en futaie régulière. L'aménagement envisage de réaliser dix cépées par hectare dans les parcelles de gestion courante afin de recréer les conditions de conversion de taillis en futaie sur souche qui ont été favorables au maintien des populations de *Limoniscus violaceus* dans la forêt. Basée sur une expérimentation *in situ* à travers différents stades de peuplements, l'utilisation du potentiel de rejet sur souche au cours de la régénération en tant que solution alternative apparaît plus pertinente pour les naturalistes et les forestiers. Elle implique cependant un suivi continu de la ressource en cavités au cours de l'évolution des peuplements afin de maximiser ses chances de succès. Ce suivi pourra permettre la mise en place d'une gestion adaptative par laquelle nous espérons augmenter nos connaissances fondamentales sur les processus d'apparition des cavités.

1. INTRODUCTION

La forêt est une ressource naturelle considérable en France qui regroupe de nombreux enjeux liés à la production et l'exploitation du bois, à l'accueil du public ou à la préservation de la biodiversité. Les engagements pris durant le Grenelle de l'environnement (2007) demandent aux gestionnaires de « *produire plus de bois, tout en préservant mieux la biodiversité* ». En Grésigne, forêt de production de chênes sessiles située dans le sud Ouest de la France, un aménagement forestier a été proposé dès 2004 pour tenter de répondre à ce qui ressemble à un oxymore. Ancienne forêt royale, elle est caractérisée par une biodiversité exceptionnelle, notamment en coléoptères saproxyliques. Cette richesse a entraîné son intégration au sein du Réseau Natura 2000 et a orienté l'aménagement forestier en cours dont l'application s'étale de 2004 à 2021. Son objectif est d'assurer une « *production de bois d'œuvre tout en préservant la biodiversité* », notamment les habitats naturels et d'espèces d'intérêt communautaire (Ducasse, 2004). Parmi les enjeux majeurs de préservation, le maintien des populations de *Limoniscus violaceus* et des coléoptères saproxyliques est un objectif prioritaire (Ducasse & Brustel, 2008). Notons que la forêt domaniale de Grésigne héberge actuellement la plus grosse population connue de *Limoniscus violaceus* en France (*obs. pers.*).

L'aménagement produit résulte d'une collaboration entre forestiers et entomologistes. Ducasse et Brustel (2008) pointent que cet aménagement « *a permis que le forestier gère la biodiversité et ne se contente pas de la prendre en compte selon la juste expression de Brézard (2007)* ». Il semble plus exact de dire que le forestier gère les « habitats d'espèces » ; nommés également micro-habitats pour de nombreux organismes (Vuidot *et al.*, 2011; Winter & Möller, 2008). Dans le cas de *Limoniscus violaceus*, le forestier peut envisager la gestion du stock de cavités basses favorables pour l'espèce au sein de la forêt mais peut difficilement influencer sur les processus qui vont conduire une population à s'installer ou non dans une cavité.

Le caractère novateur de l'aménagement en cours, qui se veut multifonctionnel et durable (*sensu* Dubourdieu, 1997), amène certains questionnements de la part des forestiers actuels, notamment concernant la pertinence des actions pour le maintien des populations de *Limoniscus violaceus*. Il est important de rappeler que les probabilités de recolonisation d'un site après extinction par une espèce sont d'autant plus faibles que les populations voisines les plus proches sont éloignées (Huxel & Hastings, 1999). Au regard de la situation forestière actuelle, les possibilités de colonisation de nouveaux sites par *Limoniscus violaceus* en France sont très faibles. En ce sens, la mise en place d'une stratégie de préservation au sein des sites où l'espèce est présente est capitale.

Ce chapitre propose une discussion des mesures envisagées pour la conservation de *Limoniscus violaceus*. Des études de terrain ont été réalisées afin de répondre en partie aux questionnements soulevés concernant les modalités de sa mise en application. Des propositions relatives à la poursuite des mesures pour le maintien des populations de *Limoniscus violaceus* y sont décrites.

2. BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE : COMMENT ?

2.1 LE CADRE DE LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION

La biologie de la conservation (Barbault, 1997; Soulé & Wilcox, 1980) a pour vocation de « *fournir des principes et des outils pour la préservation de la diversité biologique* » (Soulé, 1985). Elle est apparentée à une « *discipline de crise* » en ce sens qu'elle implique la prise de décisions pour la conservation de la biodiversité même si les faits permettant de les valider ne sont pas connus (e.g. Lachat & Butler, 2009). Elle requière donc à la fois une connaissance scientifique approfondie la plus informative possible (Simberloff, 1999; Tracy & Brussard, 1996) et une part d'intuition (Soulé, 1985). Elle est guidée entre autres par la valeur que nous attribuons à la nature (Chan, 2008; Noss, 1996; Swart *et al.*, 2001).

Pour le gestionnaire d'espaces naturels, la biologie de la conservation représente un intérêt si les résultats de préservation envisagés sont cohérents avec une application de principes de gestion au sein des plans d'aménagements. La complexité et la contingence des facteurs écologiques ont cependant limité le développement de règles générales pratiques pour guider le gestionnaire (Simberloff, 2004), à tel point que leur existence même est remise en question (Hansson, 2003; Lawton, 1999). Les études dans le domaine de la biologie de la conservation sont, le plus souvent, réduites à l'analyse des conditions environnementales d'un cas d'étude (Lindenmayer & Hunter, 2010). Elles permettent de comprendre la relation de la biodiversité avec certains facteurs écologiques. Elles produisent donc d'importantes connaissances mais leur résolution d'application peut parfois nuire à l'élaboration de règles de décision effective (Walters & Holling, 1990). Les différences de réponse à un même facteur, d'un taxon à l'autre, augmentent également la confusion concernant les objectifs d'une mesure de conservation (Paillet *et al.*, 2010; Schuldt & Assmann, 2010). Afin de faire face à ces difficultés, l'identification de concepts régissant la discipline a été proposée par Lindenmayer et Hunter (2010).

Le premier d'entre eux est une définition explicite des objectifs associés à une gestion. Dans le cas de la forêt de Grésigne, l'objectif principal de l'aménagement en cours est le maintien de la biodiversité tout en assurant une production de bois d'œuvre de chênes de qualité et le maintien de l'équilibre « forêt-cervidés » (Ducasse & Brustel, 2008). Pour le maintien de la biodiversité, un enjeu prioritaire de conservation est identifié concernant les coléoptères saproxyliques et les populations d'espèces focales de la directive « Habitats » telle que *Limoniscus violaceus*. La contribution de ce chapitre se concentre sur les mesures de gestion qui pourront permettre le maintien dans un « *état de conservation favorable* » de *Limoniscus violaceus*. Trois objectifs majeurs sont poursuivis :

- Maintenir les populations actuelles de *Limoniscus violaceus*,
- Assurer le recrutement d'habitats qui permettront de pérenniser les populations de *Limoniscus violaceus*,
- Assurer un maillage cohérent d'habitats permettant les échanges inter-populations.

La poursuite d'une stratégie de conservation doit être holistique à la fois dans l'approche des problèmes et des solutions proposées (Lindenmayer & Hunter, 2010). Pour la conservation de

Limoniscus violaceus, cela implique une prise en considération multi-échelles dans l'espace (forêt, unité de gestion, cavité d'arbre) et dans le temps (assurer le recrutement de cavités favorables). Différents principes de gestion doivent être considérés afin de réduire les risques d'échecs (Lindenmayer & Hunter, 2010). Ils ne doivent pas être figés et leur suivi peut permettre la mise en place d'une gestion adaptative (Lindenmayer & Likens, 2009; Walters & Holling, 1990).

L'ensemble des mesures reste cependant contraint par l'originalité de chaque situation, ce qui limite leur généralisation. Il s'inscrit dans un contexte social qui diffère selon les enjeux économiques et sociaux, les politiques mais également les volontés individuelles (Lindenmayer & Hunter, 2010). Dans le cas de la forêt de Grésigne, l'aménagement en cours résulte du dialogue entre des naturalistes et un forestier motivé pour mener une gestion exemplaire (Ducasse & Brustel, 2008). Écologiquement, de nombreux facteurs affectent la persistance d'une espèce, y compris des événements difficilement prévisibles ou maîtrisables (*e.g.* tempête, feu, changements globaux ...). Chaque espèce ou écosystème est unique à une échelle particulière (Wilson, 2000). La biodiversité et les facteurs qui la régissent ne peuvent donc pas être exhaustivement connus, nécessitant l'utilisation d'indicateurs pour l'appréhender (Rodrigues & Brooks, 2007).

Dans le cas des milieux forestiers, les indicateurs de biodiversité (*e.g.* quantité de bois mort, espèces focales) sont largement répandus (Larsson, 2001; Lindenmayer *et al.*, 2000; MCPFE, 2003) malgré un manque de validation scientifique avéré pour certains d'entre eux (Barbier *et al.*, 2009). On distingue deux approches principales : l'approche « espèce » basée sur l'utilisation d'espèces focales (*e.g.* espèces parapluies) de l'approche « structurelle » basée sur la complexité et la connectivité des habitats (Lindenmayer *et al.*, 2006). Les études de ce travail ont jusqu'à présent fait appel à différents types d'indicateurs :

- *Limoniscus violaceus* en tant qu'espèce focale qui concentre les activités de biologie de la conservation afin d'assurer la protection de la biodiversité associée aux cavités basses,
- les coléoptères saproxyliques, guildes d'espèces représentatives de la biodiversité forestière associée aux bois morts,
- une typologie de cavité issue d'un modèle prédictif basé sur les caractéristiques de l'habitat de *Limoniscus violaceus*.

Les limites de l'utilisation unique d'espèces indicatrices pour la préservation de la biodiversité forestière (Brin *et al.*, 2009; Rolstad *et al.*, 2002; Simberloff, 1998) induisent une préférence pour une approche basée sur les habitats (Barbault *et al.*, 2004; Lindenmayer *et al.*, 2000; Winter & Möller, 2008). Lindenmayer *et al.* (2006) considèrent ainsi que la conservation de la biodiversité forestière dépend du maintien des habitats à toutes les échelles spatiales. Cette évidence scientifique, selon laquelle une espèce ou une guildes d'espèces ne peut pas représenter l'ensemble de la biodiversité d'une forêt, ne doit pas conduire à négliger l'importance de certaines d'entre elles en tant qu'outils pour la biologie de la conservation. Dans le cadre de nos travaux, l'étude des caractéristiques des cavités pour la conservation de *Limoniscus violaceus* a permis de définir une typologie d'habitat pertinente pour orienter le gestionnaire vers les cavités plus ou moins favorables pour les coléoptères saproxyliques. Lindenmayer et Hunter (2010) insistent ainsi sur la nécessité de fixer des priorités de conservation sur des espèces d'influence majeure (*e.g.* espèces parapluies, espèces ingénieurs) pour la biodiversité sans pour autant négliger les effets sur la biodiversité « ordinaire ».

2.2 L'AMÉNAGEMENT DE LA FORÊT DE GRÉSIGNE

2.2.1 ACTIONS ENVISAGÉES

Dans une forêt gérée, l'objectif de production de bois d'œuvre conduit le forestier à exploiter les arbres avant le début de l'altération du bois, lorsque l'augmentation du volume de bois commence à décroître. L'âge d'exploitabilité des arbres est alors défini afin de maximiser le revenu moyen annuel net de la forêt (Dubourdiou, 1997; Ducasse & Brustel, 2008; O.N.F., 1990). En Grésigne, il correspond à un optimum technico-économique compris entre 170 et 190 ans chez le chêne sessile (Sardin, 2002) pour des arbres dont la durée de vie peut atteindre plusieurs centaines d'années. On estime que dans un système productif, environs deux-tiers du cycle sylvigénétique (phases de maturité et de sénescence) sont tronqués. Les effets négatifs de cette exploitation sur la biodiversité, et plus particulièrement sur les organismes saproxyliques, ont été mis en évidence par de nombreux auteurs (*e.g. voir synthèse de Gosselin & Laroussinie, 2004*).

L'intégration au réseau Natura 2000 et l'application du document d'objectifs de la forêt de Grésigne (Site FR 7300951) se sont traduites par des mesures, au sein de l'aménagement forestier (2004-2021), visant le maintien de la biodiversité tout en assurant une production de bois d'œuvre de chênes de qualité et le maintien de l'équilibre « forêt-cervidés » (Ducasse & Brustel, 2008). Pour assurer les divers objectifs de gestion de la forêt, 3 séries d'aménagements ont été désignées:

- une série de **production** (2831 ha) dont l'objectif déterminant est la production de bois d'œuvre et de chênes sessiles tout en assurant la protection générale des milieux et des paysages.

Afin d'assurer le maintien d'un maillage cohérent des habitats du taupin violacé au sein de cette série, trois objectifs principaux sont poursuivis:

- La constitution d'un réseau de vieux peuplements par le maintien d'îlots de vieillissement dans tous les peuplements de plus de 100 ans devant faire l'objet de coupes d'améliorations ;
- L'augmentation du compartiment de bois mort par l'abandon de quelques houppiers après exploitation et le maintien d'arbres sénescents et à cavités afin de recruter un volume de bois mort de 15 m³/ha soit environ 10 tiges par hectare. Cette action fait par ailleurs l'objet d'une compensation financière dans le cadre d'un contrat Natura 2000 visant à indemniser la perte de revenus liée à l'immobilisation de 10 m³/ha de bois mort ;
- La préservation ou la reconstitution du potentiel d'arbres à cavités basses par traitement de 10 souches en taillis par hectare dans les jeunes peuplements (perchis et jeunes futaies), chacune devant évoluer à termes vers un arbre typique de futaie sur souche favorable à l'apparition de cavités basses.

- Une série de **protection et de production** (223 ha) dont l'objectif déterminant est la protection des peuplements considérés « *écologiquement fragiles* » de chênes pubescents. Aucune intervention sylvicole n'est envisagée au sein de cette série durant la durée de l'aménagement. Une structure en futaie irrégulière est recherchée avec un âge d'exploitabilité de 250 ans.
- Une série **d'intérêt écologique particulier** (476 ha) dont l'objectif déterminant est la conservation des habitats d'espèces (Coléoptères saproxyliques, *Limoniscus violaceus*, chiroptères, écrevisse à pattes blanches) et des habitats naturels (forêt de frênes et d'aulnes des ruisselets et des sources et forêts supraméditerranéennes française de chênes verts). Une structure en futaie irrégulière est recherchée avec un âge d'exploitabilité de 350 ans. Deux futures Réserves Intégrales sont intégrées à cette série, la Réserve Biologique Dirigée de Montoulieu et le projet de Réserve Biologique de Saint Clément.

Outre les bénéfices envisagés pour la biodiversité, ces mesures vont modifier le paysage forestier de la Grésigne par une structure en « *futaie sous futaie* » (Ducasse & Brustel, 2008). Ce type de peuplement avec sur-réserve existe par exemple sur le secteur des « Beaux Monts » en forêt de Compiègne avec un peuplement sur-mature de chênes sessiles de plus de 400 ans dominant un peuplement de hêtres d'environ 200 ans. Ducasse et Brustel (2008a) considèrent ainsi la possibilité en forêt de Grésigne de produire du bois d'œuvre de qualité tout en conservant un compartiment de vieux arbres destinés à suivre les différentes étapes du cycle sylvigénétique. Ils insistent également sur l'intérêt paysager de ce traitement. Le maintien de vieux arbres limite l'impression de « vide » perçu après une coupe définitive de régénération naturelle.

2.2.2 PROBLÉMATIQUE D'APPLICATION

Depuis 2004, l'application de certaines des recommandations énoncées a été limitée par quelques interrogations inhérentes à l'aménagement et politiques nationales. Ainsi, une « *réflexion globale* » concernant la création des deux réserves intégrales est actuellement en cours (Gacherieu, *com. pers.*).

Pour répondre à ces interrogations, des journées de formation continue ont été mises en place dans le cadre de contrats Natura 2000. Ainsi, deux fois par an, des entomologistes experts participent aux martelages avec les agents forestiers afin de produire un échange concernant les arbres à conserver en priorité pour la constitution du compartiment de bois mort.

Les échanges avec le personnel de l'Office National des Forêts en charge de la Grésigne ont aussi permis d'identifier deux principales questions concernant les mesures proposées par Ducasse (2004) :

- La constitution de réserves biologiques et d'une série dédiée à la préservation de la biodiversité ne sont-elles pas suffisantes pour le maintien des populations de *Limoniscus violaceus* ?
- Quels sont les modalités de création de brin de taillis dans la gestion courante ?

Parallèlement, l'observation de rejets de souches dans plusieurs parcelles de la forêt, y compris issus d'une régénération naturelle de franc pied, a conduit à une réflexion entre naturalistes, services instructeurs de l'État et agents forestiers sur le potentiel spontané de la forêt à constituer une futaie sur souche. Cette réflexion nous mène à la réalisation d'une étude au sein de la forêt permettant d'évaluer le potentiel de ces rejets à constituer une alternative à la création de brins de taillis.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce chapitre se compose de deux parties principales :

- la première est expérimentale. Elle étudie les processus de création des cavités en forêt de Grésigne au cours de l'itinéraire sylvicole.
- la seconde partie fournit une discussion des propositions de l'aménagement de la forêt de Grésigne pour la conservation de *Limoniscus violaceus* et aboutit à des propositions de gestion.

3.1 EXPÉRIENCES POUR LE RECRUTEMENT DE CAVITÉS BASSES

Le maintien des populations de *Limoniscus violaceus* en forêt de Grésigne nécessite d'assurer le recrutement de cavités qui pérennisera les populations en place lors de la disparition des cavités actuelles. L'aménagement propose de traiter 10 souches en taillis par hectare afin de recréer les conditions qui ont généré le stock de cavités actuellement présent dans la forêt. Il est reconnu que la présence actuelle des cavités basses en forêt de Grésigne est principalement liée à la conversion des anciens taillis en futaie sur souche (Brustel, 2001a; Ducasse, 2004).

Cette mesure suscite des interrogations : Les souches doivent-elles être recrutées de manière groupée ou non ? A quelle période l'intervention doit-elle avoir lieu ? Pour les forestiers, il serait par exemple plus simple de réaliser des « bouquets » de taillis dédiés à la préservation que d'identifier des arbres à conserver au sein du système productif (Gacherieu et Bourdilleau, *com. pers.*). Face à ces incertitudes, aucun recépage n'a été réalisé jusqu'à aujourd'hui, mais les forestiers ont commencé le repérage d'arbres à conserver pour la biodiversité et éventuellement à traiter en taillis dès le stade du perchis.

3.1.1 OBSERVATION DU COMPORTEMENT DES REJETS DE SOUCHES

En forêt de Grésigne, les parcelles de production sont principalement conduites en futaie régulière par régénération naturelle. Dans ce système, les rejets de souches sont traditionnellement éliminés dès les premières opérations sylvicoles (Servin, 1997). Ces rejets profitant de la vitalité de la souche se développeraient plus rapidement que la régénération issue du semis induisant un phénomène de sur-compétition délétère pour l'optimisation productive d'une parcelle (Servin, 1997). Pour autant, ces rejets recréent sans intervention spécifique les conditions de conversion de taillis en futaie favorable à la genèse des cavités. Ce phénomène pourrait assurer les objectifs de recrutement de cavités en forêt de Grésigne à la place de la mesure de création de brins de taillis. Selon les agents de

l'Office National des Forêts de la forêt de Grésigne, les rejets de souches, plus dynamiques et plus tendres, sont cependant abrutis en priorité par les ongulés sauvages. De même, des doutes sur les capacités d'une souche de chêne, exploité dans un contexte de futaie, à générer des rejets viables, ont été émis au cours de nos échanges. Il est reconnu que cette capacité décroît avec l'âge de l'arbre et de la souche (Roussel, 1978). Sous l'impulsion de la Direction Régionale de l'Environnement de Midi-Pyrénées, les ouvriers de la forêt de Grésigne ont alors procédé à la protection par engrillagement de 23 souches dans deux parcelles en régénération naturelle en décembre 2007. L'objectif était d'observer le comportement des rejets de souches protégés de la pression des ongulés. Chacun de ces engrillagements a été contrôlé au cours de l'automne 2010, soit environ 3 ans après leur mise en place.

3.1.2 ÉTUDE DES ORIGINES DES CAVITÉS BASSES

Parallèlement à l'expérimentation mise en place par l'Office National des Forêts, une étude des cavités basses et de leur origine a été conduite en 2009 et 2010. L'objectif était de comprendre les facteurs impliquant la présence des cavités actuelles et d'évaluer si le potentiel des rejets de souches peut constituer une alternative à la création de pieds de taillis au sein de la forêt.

Un total de 45 placettes de 1 ha a été étudié sur la forêt dans 4 stades de peuplements sur les années 2009 et 2010 : le perchis (30-45 ans), la jeune futaie (60-80 ans), la futaie (110-125 ans), et la vieille futaie (supérieure à 140 ans) (Lanier, 1994). La futaie est considérée vieille dans le cadre de l'itinéraire sylvicole de la Grésigne. Il est évident qu'un peuplement de 150 ans est jeune et peu mature si on considère l'ensemble du cycle sylvigénétique de la chênaie.

L'identification des parcelles a été réalisée d'après les données de l'aménagement. Chaque placette correspond à une unité de gestion afin d'éviter les problèmes de pseudo-réplicats. Elles ont été positionnées aléatoirement avec l'outil *Hawth's Analysis Tools* (Beyer, 2004) pour ArcGis (ESRI, 1999-2006). Au sein de chaque placette, chaque cavité a été caractérisée par son stade d'avancement et son origine (cf. Section I - Chapitre II). Le nombre d'arbres présent par placette est relevé hormis dans le stade du perchis. Dans nos résultats, nous distinguons les nécroses qui correspondent aux cavités de stade 1 des autres cavités qui ont réellement commencé leur processus d'évidement. L'objectif est de faire la distinction entre les cavités avérées et les cavités potentielles.

La conversion des anciens taillis en futaie sur souche a débuté en 1875. Aujourd'hui, les parcelles de vieilles futaies sont donc toutes issues de ce processus. En revanche, les parcelles de perchis et de futaie sont des peuplements de « franc pied » issus de régénération naturelle (Bourdilleau, *com. pers.*). L'enchaînement des stades perchis, jeune futaie et futaie est considéré comme représentatif de l'itinéraire sylvicole actuellement pratiqué en forêt de Grésigne (Bourdilleau, *com. pers.*).

Les résultats obtenus entre différents stades de peuplement sont comparés à l'aide de statistiques non paramétriques en raison de la non homogénéité des variances et de la non normalité de la distribution de certaines des données recueillies. Les moyennes sont ainsi comparées deux à deux avec un test de Wilcoxon. Les comparaisons de moyennes multiples sont réalisées avec un test de Kruskal-Wallis.

4. RÉSULTATS ET DISCUSSION DE L'ÉTUDE

4.1 CONTRÔLE DES ENGRILLAGEMENTS DE SOUCHES

Le contrôle des souches engrillagées par l'Office National des Forêts a été réalisé en septembre 2010, soit trois ans après leur mise en place. Sur les 23 engrillagements observés, deux étaient endommagés, certainement par des Cerfs voulant atteindre les pousses présentes à l'intérieur (Figure 1).



Figure 1 : De gauche à droite : Rejet sur souche abrouiti et engrillagement endommagé.

Les conditions environnementales dont dépend la bonne réussite de la régénération peuvent localement varier. L'évaluation de l'état des rejets s'est basée sur la comparaison des rejets engrillagés par rapport à la régénération naturelle.



Figure 2 : Exemple d'une souche ayant produit (à gauche) ou non (à droite) des rejets .

Dans 56 % des cas, les rejets portés par une souche se sont révélés plus dynamiques que le semis. Les rejets les plus vigoureux mesuraient entre 2m50 et 3m de hauteur dans les secteurs les plus favorables. En revanche, 40 % des souches ne présentaient pas de rejets ou des rejets apparemment non viables (rejets de quelques centimètres pour un semis d'au moins 1 m de hauteur). Ce résultat suggère que les souches n'ont pas toute la même capacité à fournir des rejets viables.

4.2 SUIVI DES CAVITÉS BASSES LE LONG DE L'ITINÉRAIRE SYLVICOLE

4.2.1 ORIGINES DES CAVITÉS

(a) ANALYSE GLOBALE

Il est établi que la vaste majorité des cavités basses actuellement présentes en Grésigne est liée à la conversion des vieux taillis en futaie sur souche (Ducasse & Brustel, 2008). Les deux facteurs principaux générateurs de nécroses et de cavités basses sont les blessures de pied (Figure 3) et les croissances sur souche (Figure 4) selon nos relevés (Figure 5):

- **Les blessures de pied.** Elles sont à l'origine de moins de 15 % des cavités observées. Elles résultent dans plus de 95 % des cas de la mauvaise conduite des travaux sylvicoles (=blessures anthropiques), due aux chocs des engins ou des troncs en cours de débardage (Figure 3). Elles peuvent également être liées à la chute d'un arbre. Les blessures de pied sont la principale cause de nécroses basses. Ces nécroses sont un état temporaire. Elles évoluent rapidement vers une cavité, suite à l'action des différents cortèges d'organismes saproxyliques.



Figure 3 : Illustration de blessures de pied résultantes des travaux sylvicoles.

- **La croissance sur souche :** La croissance d'un ou plusieurs brins sur une ancienne souche de taillis ou une jeune souche issue de la génération précédente est à l'origine de 83 % des cavités observées (Figure 4). L'apparition d'une cavité peut résulter dans ce cas de différents phénomènes :
 - Une souche qui rejette développe souvent plusieurs brins. Seuls deux ou trois, les plus dominants deviendront viables à long terme. La mort de l'un d'entre eux lorsqu'il a atteint un diamètre conséquent (=brin de cépée mort sur pied) entraîne une nécrose dont le bois mort est consommé par les organismes saproxyliques. Elle se propage alors dans la souche, formant une cavité qui affecte la cépée. Ce type de cavité est caractérisé par une entrée circulaire dont le diamètre correspond aux dimensions du brin mort. Il arrive également que la cavité constituée ne soit pas visible si l'arbre réussit à combler l'ouverture par cicatrisation. La cavité s'ouvrira alors vers l'extérieur avec le vieillissement de l'arbre, lequel devient alors plus perméable aux organismes saproxyliques.

- Lorsque plusieurs brins co-dominent, l'un d'entre eux finit par s'effondrer (=brin de cépée arraché). Ce phénomène entraîne l'ouverture brutale d'une cavité de grand volume présentant la plupart du temps des caractéristiques particulièrement intéressantes pour *Limoniscus violaceus*. L'exploitation de l'un des brins d'une cépée accélère cet événement (=brin de cépée coupé), notamment si la coupe intervient lorsque l'arbre a atteint un diamètre (au niveau de l'insertion du brin sur la souche) conséquent (environ 30 cm) (*obs. pers.*). La capacité de cicatrisation de la souche et du brin restant devient alors insuffisante pour résister à l'action des organismes saproxyliques qui creusent et évident une cavité de volume important en quelques décennies, malgré les défenses de l'arbre (Shigo, 1984). Cette action anthropique, possible à la suite d'une croissance sur souche, est la seconde origine responsable de l'apparition de nécrose au pied des arbres (Figure 4).



Figure 4 : De gauche à droite en partant du haut : Cavité apparue suite à l'effondrement d'une jumelle ; Cavité à entrée circulaire correspondant à la mort par concurrence d'un brin de cépée dominé ; Nécrose basse liée à la coupe d'un des brins de la cépée ; Évolution en cavité d'une nécrose liée à une coupe d'un des brins de la cépée.

D'autres éléments difficilement quantifiables influent sur ces phénomènes et notamment les conditions climatiques. Par exemple, les gels exceptionnellement vigoureux intervenus en 1985 seraient responsables de nombreuses nécroses dans certaines parcelles de la forêt (Bourdilleau, *com. pers.*). Ces événements ne sont pour autant pas une cause mais seulement un facteur qui contribue un peu plus à l'affaiblissement d'un arbre peu vigoureux.

Dans notre étude, nous avons observé des origines peu représentées. Par exemple, la croissance de champignons lignicoles. La colonisation par les champignons lignicoles intervient généralement suite à une blessure de l'arbre. Sur les arbres matures et sénescents, ils sont d'autant plus présents que l'arbre sera affaibli (Schwarze *et al.*, 2000). La petite quantité de vieux arbres dans la forêt explique certainement la faible représentation de cette origine dans nos résultats.

En raison de leur influence majeure sur l'apparition de nécroses et de cavités, seules les origines *croissance sur souche* et *blessure anthropique* sont considérées dans les analyses qui suivent.

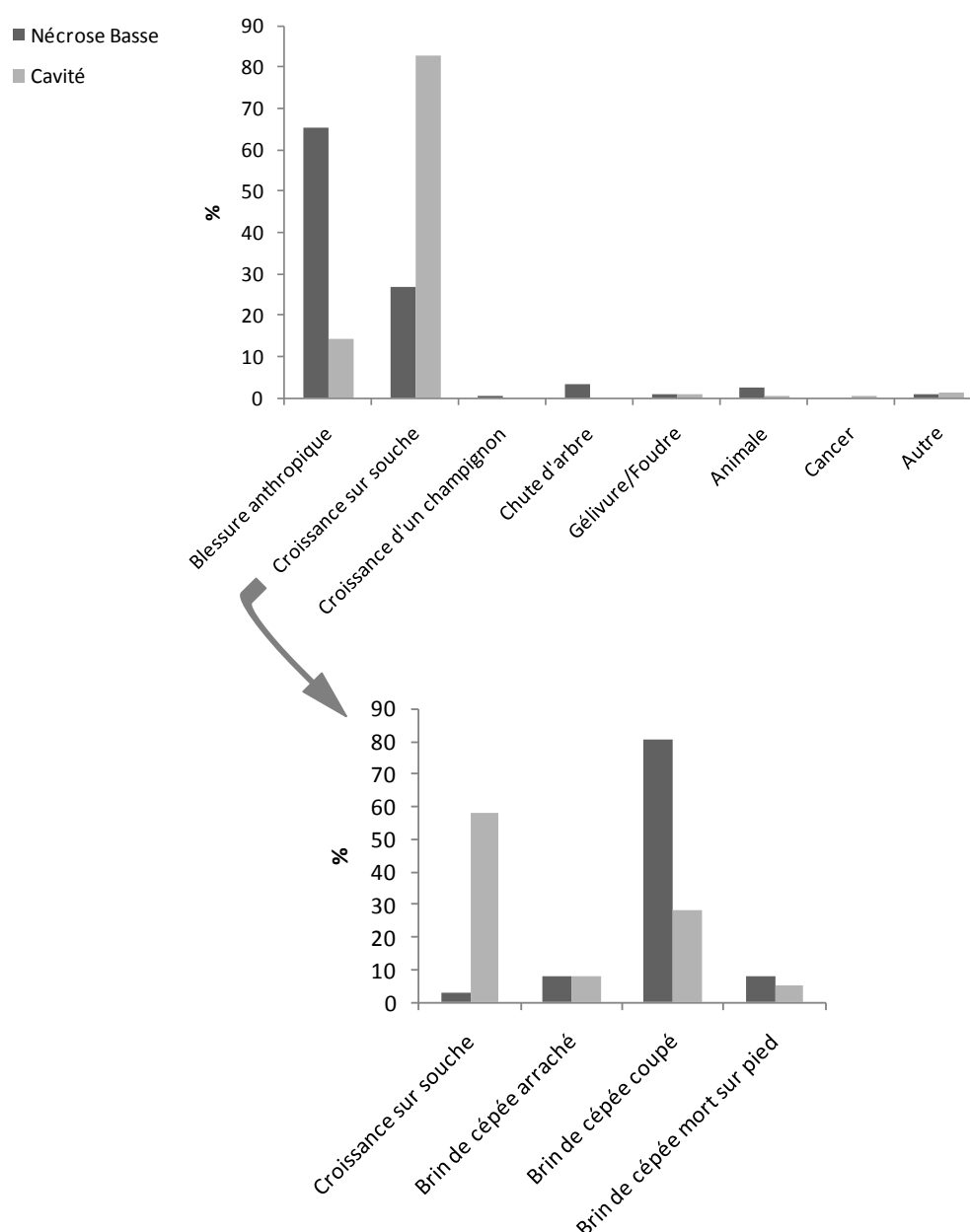


Figure 5 : Importance relative de chaque origine dans la formation de nécrose et de cavités basses en forêt de Grésigne.

(b) IMPORTANCE RELATIVE DES ORIGINES PAR STADE DE PEUPEMENTS

L'importance relative de chaque origine sur l'apparition des cavités et des nécroses diffère au cours de l'itinéraire sylvicole (Figure 6) (test d'homogénéité du khi deux : Cavités : $\chi^2 = 68.78$, $df = 6$, $p < 0.001$; Nécroses: $\chi^2 = 227.11$, $df = 6$, $p < 0.001$).

Dans le stade du perchis, les cavités sont principalement liées à la croissance de rejets de souches. Dans un contexte de régénération issue d'une futaie de franc pied, la croissance spontanée d'un ou plusieurs brins viables sur une souche semble donc possible.

Dans les peuplements de jeunes futaies, la contribution de la croissance sur souche augmente en comparaison des blessures anthropiques alors que dans les peuplements de futaie, la contribution de chacune de ces deux origines est équivalente. En revanche, dans les peuplements de vieilles futaies, lesquels sont issus de la conversion d'anciens taillis, la contribution des blessures anthropiques s'avère inférieure à 10 % pour la présence des cavités.

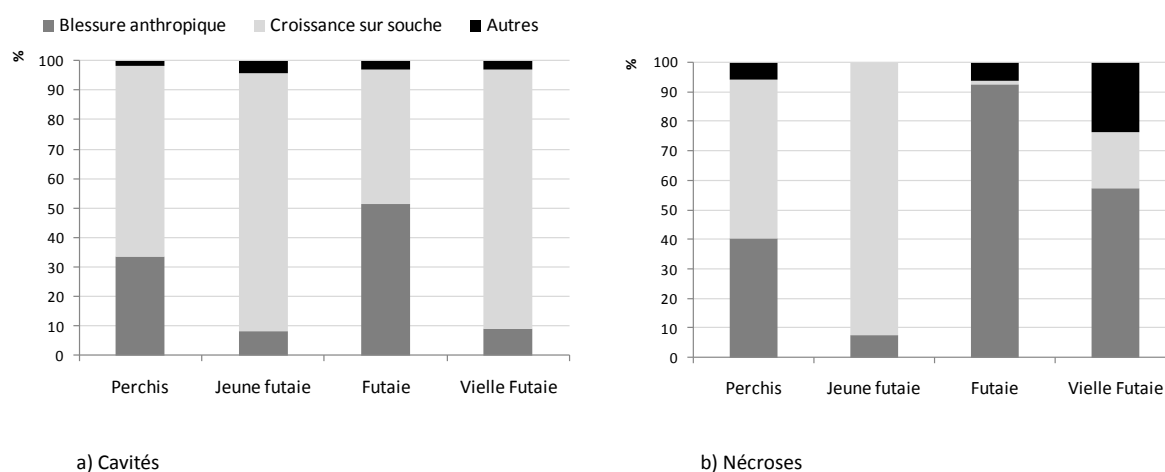


Figure 6 : Contribution des origines principales responsables de l'apparition de a) cavités et b) nécroses basses par stade de peuplement forestier.

Parallèlement, la contribution des origines sur la formation des nécroses basses est similaire à celle observée pour les cavités dans les stades du perchis et de la jeune futaie. Cela s'explique par un nombre de cavités et de nécroses équivalent dans ces stades de peuplement (Figure 7). En revanche, les blessures anthropiques apparaissent prédominantes dans la futaie et la vieille futaie. Le recrutement de nouvelles cavités en devenir dans les peuplements supérieurs à 110 ans est donc principalement lié aux blessures imputées aux arbres au cours des travaux sylvicoles.

4.2.2 ÉVOLUTION DU STOCK DE CAVITÉS AU COURS DE L'ITINÉRAIRE SYLVICOLE.

Au cours de l'itinéraire sylvicole, le forestier agit sur la densité d'arbres par hectare. Ainsi, on passe d'environ 2500 arbres au stade du perchis (Sardin, 2002) à 436 arbres (± 49) au stade de la jeune futaie, 198 (± 22) au stade de la futaie et 184 (± 21) au stade de la vieille futaie.

Le stock de cavités est donc étudié en termes de nombre de cavités à l'hectare et de proportion d'arbres à cavité par hectare (Figure 7).

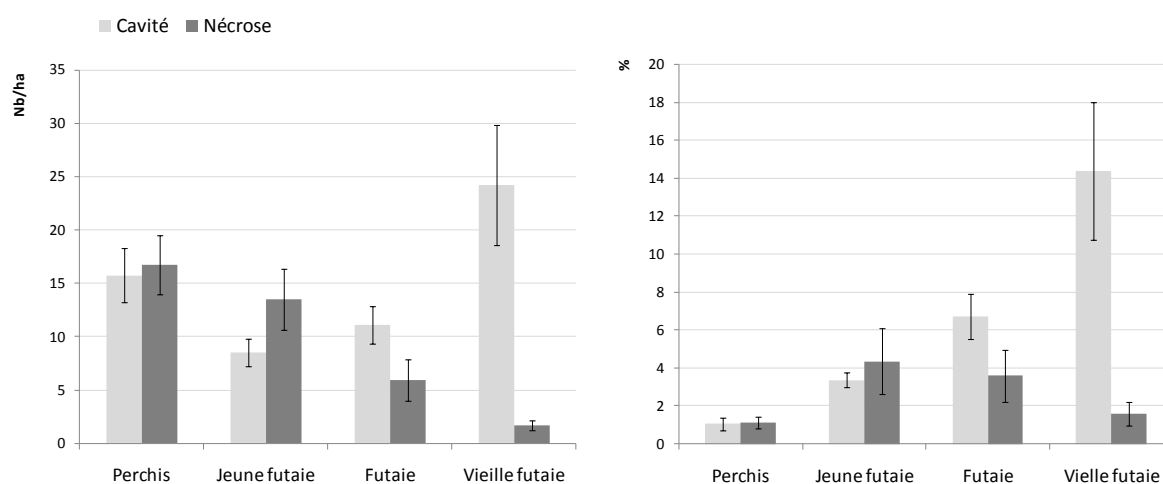


Figure 7 : a) Quantité et b) proportion de cavités et de nécroses basses observées par hectare selon les stades d'évolution de la futaie.

La quantité de cavités par hectare (Figure 3a) diminue entre le stade du perchis et de la jeune futaie (test de Wilcoxon : $W = 11$, $p = 0.038$) puis ré-augmente entre le stade de la jeune futaie et de la futaie (test de Wilcoxon : $W = 170$, $p = 0.008$). Elle est significativement plus élevée dans les vieilles futaies. A l'inverse, le nombre de nécroses diminue au cours du vieillissement du peuplement (régression linéaire: $F: 6.403$; $p = 0.01$).

Si on ramène le nombre de cavités et de nécroses observé à la densité d'arbres au sein de chaque placette (Figure 3b), on observe une proportion de cavités et de nécroses basses inférieure à 7 % dans tous les peuplements hormis dans les vieilles futaies où près de 15 % de cavités sont recensées. La proportion de cavités augmente avec l'âge du peuplement (régression linéaire: $F = 8.138$, $p = 0.006$). En revanche, la proportion de nécroses ne diffère pas significativement (Test de Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 0.5215$, $df = 3$, $p = 0.914$).

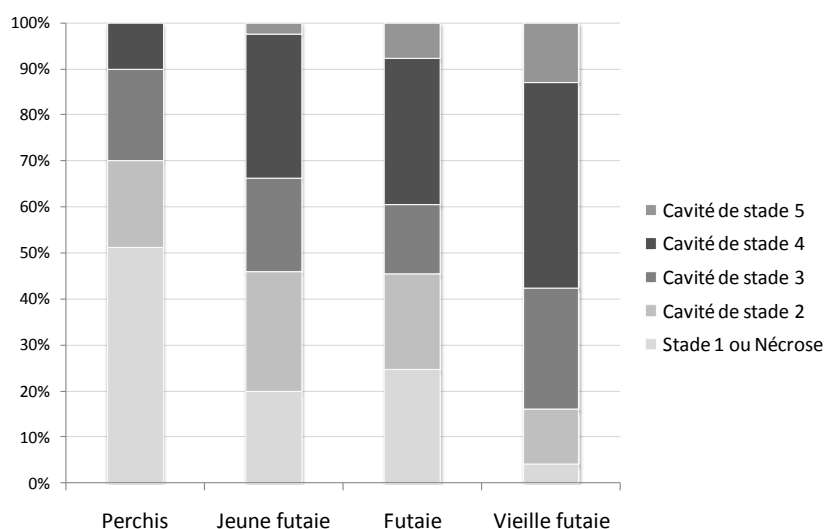


Figure 8 : Proportion de chaque état d’avancement des cavités par stade de peuplement

L’âge des peuplements n’influe pas seulement sur le stock de cavités et de nécroses. La composition en type de cavité selon leur état d’avancement évolue également (Figure 8). Jusqu’au stade de la futaie, la majorité des cavités a un état d’avancement inférieur au stade 3. Moins de 3 cavités par hectare sont ainsi potentiellement favorables pour accueillir *Limoniscus violaceus* (Figure 9) selon les résultats de modélisation du chapitre 2 de la section 3 de ce manuscrit. En revanche, dans les parcelles de vieilles futaies, 11.69 (± 3.75) cavités par hectare ont un état d’avancement supérieur à 3 avec un maximum de 42 cavités/ha (stades 4 et 5) sur un total de 78 cavités/ha (tous stades confondus) observées en parcelle 63. L’origine de ces cavités est exclusivement liée aux croissances sur souches hormis 3 % de cavités évoluées issues de blessures anthropiques dans les vieilles futaies.

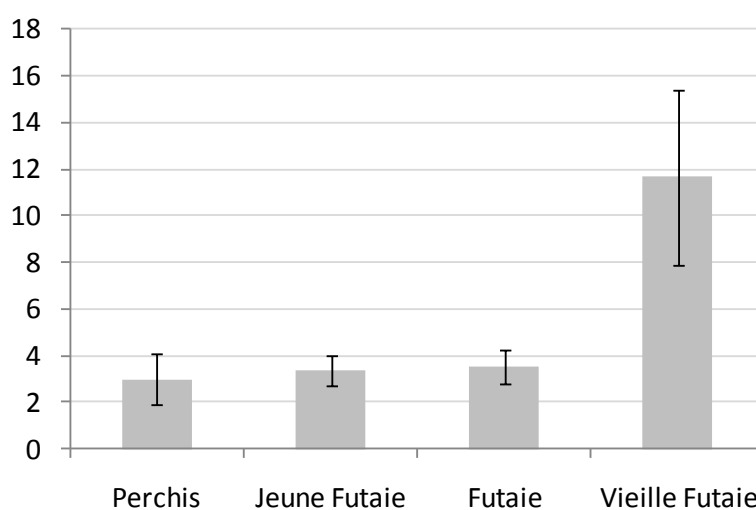


Figure 9 : Pour chaque stade de peuplement, nombre de cavités dont l’état d’avancement est de 4 ou 5.

5. DISCUSSION DES RÉSULTATS DU SUIVI DES CAVITÉS

Le développement de cavités basses en forêt de Grésigne a été fortement conditionné par la conversion des anciens taillis pour les parcelles de vieilles futaies (Ducasse & Brustel, 2008; Goux *et al.*, 2009). Ces parcelles sont caractérisées actuellement par la présence d'environ 12 cavités/ha potentiellement favorables pour *Limoniscus violaceus* (stades 4 et 5).

La conversion de taillis en futaie n'est cependant qu'une étape intégrée dans le processus de modification des objectifs de production au sein de la forêt. Ainsi, les peuplements sont dorénavant conduits en futaie régulière par régénération naturelle. Ce mode de traitement doit conduire en théorie à la disparition des cavités basses. Les arbres leur étant favorables sont éliminés en priorité afin d'obtenir des individus conformes aux standards de production (Sardin, 2002). Les guides de sylviculture conseillent d'éliminer, au cours des opérations de dépressage, les rejets de souches, qui par leur tendance à être plus vigoureux que la régénération du semis naturel, risquent de nuire à la qualité des arbres environnants (Sardin, 2002).

En forêt de Grésigne, seul un peu plus de la moitié des souches engrillagées a fourni des rejets viables. Ce résultat pourrait s'expliquer par des différences de vitalité entre les souches, la capacité de rejet des souches étant en partie conditionnée par l'état sanitaire de l'arbre avant l'exploitation (Roussel, 1978).

Selon les données de Sardin (2002) un peuplement de chênes sessiles est composé de 65 à 90 arbres par hectare à son âge d'exploitabilité. En considérant un taux de souches produisant des rejets viables de 50 % tel que le suggère le résultat évoqué plus haut, on peut postuler un potentiel supérieur à 30 arbres par hectare issus d'une croissance sur souche à la fin de la régénération.

En ce sens, les résultats d'échantillonnage démontrent que les cavités issues de croissance sur souches sont prédominantes dans les jeunes peuplements. La présence de plus de 15 cavités et de 15 nécroses par hectare, dans plus de 60 % des cas liés à une croissance sur souche, a été relevée au stade du perchis. Le processus de formation d'une cavité basse est donc entamé pour environ 20 arbres issus de croissance sur souche à ce stade. Ce résultat confirme nos intuitions concernant un potentiel de formation spontanée de rejets de souches viables au sein de la forêt. Il est surprenant lorsque l'on considère que les opérations de dégagement, de dépressage et de nettoyage aurait du éliminer ces éléments avant le stade du perchis. Les difficultés de régénération liée à la pression des cervidés et aux accidents climatiques (*e.g.* sécheresse) conduisent en réalité à minimiser la sélection durant les premières opérations sylvicoles (Bourdilleau, *com. pers.*). Notons en revanche que les rejets les plus vigoureux sont bien éliminés dès le stade du gaulis (Bourdilleau, *com. pers.*). Cette sélection peut expliquer la différence entre le nombre d'arbres potentiellement issus de croissance sur souche à l'issue de la régénération et celui observé au stade du perchis.

Dans les jeunes futaies, le nombre de cavités et de nécroses par hectare diminue. Cette diminution s'explique par une réduction importante du nombre d'arbres par rapport au stade du perchis. Lorsque l'on ramène ces observations à la quantité d'arbres sur la placette, on observe une augmentation de la proportion d'arbres à cavités et à nécroses. La majorité d'entre eux est issue de la croissance d'un ou plusieurs rejets sur une souche. Le passage du perchis affecte toutefois plus fortement la quantité de cavités que celle de nécroses. Ce résultat traduit la sélection effectuée par les forestiers durant les coupes d'éclaircies qui éliminent en priorité les arbres jugés indésirables (appelés les « loups » par les forestiers) parmi lesquels on retrouve régulièrement les arbres à cavités (*obs. pers.*). Au cours de cette sélection, le forestier aura également tendance à sélectionner l'un des brins d'une cépée. L'élimination des autres brins génère alors une nécrose basse expliquant l'effet moindre perçu sur la quantité de nécroses à l'hectare lors de la transition entre le perchis et la jeune futaie.

Entre la jeune futaie et la futaie, la quantité de nécroses continue de diminuer. Cependant, lorsque l'on ramène cette valeur au nombre d'arbres sur la placette, la proportion d'arbres porteurs d'une nécrose basse est similaire aux observations de la jeune futaie. Certaines d'entre elles ont évolué, sous l'action des organismes saproxyliques, vers une cavité entre ces deux stades. Une augmentation du nombre de cavités par hectare est observée. En revanche, les travaux sylvicoles réalisés durant les passages d'éclaircies ont généré des blessures à la base des arbres. Les relevés montrent que la quasi-totalité des nécroses de ce stade ont une origine liée à une blessure anthropique. La conjonction de l'évolution des anciennes nécroses et des blessures récentes explique que la proportion de nécroses soit inchangée entre la jeune futaie et la futaie, mais qu'en revanche la proportion de cavité augmente.

Malgré tout, les trois premiers stades de peuplements étudiés ne possèdent que trois cavités évoluées (stades 4 et 5) en moyenne à l'hectare. La totalité de ces cavités est issue d'une croissance sur souche. Ce résultat indique que les cavités issues de blessures anthropiques intervenant au cours de la sylviculture ne sont pas assez évoluées au stade de la futaie pour accueillir une population de *Limoniscus violaceus* à l'inverse des cavités issues de croissance sur souche. Dans le second cas, le processus de genèse de la cavité, qui débute lors des premières étapes de l'altération du bois de la souche, est initié dès la coupe de l'arbre de la génération précédente. La présence de nécroses liées aux travaux sylvicoles est à l'inverse favorisée dans les peuplements supérieurs à 110 ans. Les cavités issues de croissance sur souche sont forcément plus matures que les cavités résultantes de la mauvaise conduite des travaux sylvicoles. Elles sont plus intéressantes à peuplement équivalent pour la conservation de *Limoniscus violaceus*.

Dans leur globalité, ces résultats suggèrent que la sylviculture actuelle génère suffisamment de cavités pour atteindre les objectifs de dix arbres à cavités par hectare fixé par l'aménagement de la Grésigne avec plus de 15 cavités observées dès le stade du perchis. Cet objectif est inférieur aux 24 cavités observées en moyenne dont 12 potentiellement favorables pour *Limoniscus violaceus* dans les parcelles de vieille futaie sur souche. Il faut néanmoins considérer que ces observations sont affectées par l'itinéraire sylvicole, lequel incite les forestiers à éliminer les arbres à cavités. Ces valeurs auraient sans doute été supérieures si une consigne de préservation avait été émise par les gestionnaires dès les premières interventions sylvicoles.

Les observations de terrain démontrent également que les éclaircies pratiquées au cours de l'itinéraire sylvicole éliminent certaines de ces cavités alors que d'autres sont générées par les travaux forestiers. Les cavités issues de blessures anthropiques s'avèrent moins évoluées, puisque plus récentes. Il est donc recommandé d'orienter l'effort de conservation vers les cavités d'arbres issus de rejets de souches. Plusieurs arguments sont en faveur de cette recommandation.

- Les arbres blessés ne sont pas sélectionnés par le forestier. Ils résultent de la mauvaise conduite des travaux sylvicoles. Les arbres au bord des chemins de débardage sont particulièrement concernés mais les observations réalisées ont montré que tous les arbres peuvent potentiellement être affectés. Des arbres à fort enjeux économiques peuvent ainsi être abimés. Dans une démarche sylvicole, les forestiers cherchent à limiter ce genre de blessure qui peut entraîner une dévaluation du prix du bois et du volume vendu (nécessité de purger une partie de la grume).
- Les arbres à cavités de franc pied ont une taille plus faible à 30 cm du sol que les arbres issus d'une croissance sur souche (Goux *et al.*, 2009). On peut aussi s'interroger sur leur capacité à devenir favorable pour *Limoniscus violaceus* dans le contexte forestier actuel de la Grésigne par rapport aux arbres issus d'une croissance sur souche.
- Les rejets de souches favorisent l'apparition d'arbres à cavités favorables pour *Limoniscus violaceus*. Les arbres produits peuvent néanmoins être intégrer au cycle de production. Une souche qui rejette développe fréquemment deux ou trois brins viables. Selon les relations de dominances entre ces brins, certains persistent et d'autres meurent. Ce phénomène générateur de bois mort est particulièrement propice au développement d'une cavité. Dans d'autres cas, les brins d'une même cépée co-dominent. On parle alors de « jumelles » ou d'arbres « jumeaux » pour une cépée composée de 2 brins par exemple. Ces arbres se développent parfois sans trace apparente d'altération du bois jusqu'à leur âge d'exploitabilité (*obs. pers.*). Ce phénomène s'avère rarement observable car un des deux brins est généralement exploité avant l'autre au cours d'une des coupes d'éclaircies. D'après les observations et l'expérience acquise sur le terrain, la coupe tardive d'un des brins d'une cépée permet le développement rapide d'une cavité de grand volume à une ou deux éclaircies d'intervalles. Outre l'intérêt pour la constitution d'une cavité favorable pour *Limoniscus violaceus*, le brin exploité s'intègre à la vente d'une des coupes de la parcelle.
- Les rejets de souches les plus vigoureux (« loups ») ont une vitesse de croissance supérieure aux semis conduisant les forestiers à les éliminer en priorité. La raison principale est l'hétérogénéité apportée par ces arbres dans des peuplements que le forestier cherche à homogénéiser pour en simplifier la gestion. Ils ont par ailleurs tendance à développer d'importantes branchaisons qui concurrencent le reste de la régénération (problème pouvant être résolu par un simple élagage au cours des travaux sylvicoles si nécessaire). Ils représentent un intérêt fort pour la biodiversité car ils sont pourvoyeurs de nombreux micro-habitats (Larrieu, *com. pers.*). De plus, caractérisés par un fort accroissement, ils produisent plus rapidement que le semis une même quantité de

bois (Larrieu, *com. pers.*). Ils ont donc un réel potentiel économique, particulièrement dans les contextes où la régénération est difficile à acquérir, qui nécessite de la part du forestier une considération de la gestion par arbre remarquable et non uniquement par grande surface homogène (Larrieu, *com. pers.*).

6. DISCUSSION DES MESURES DE L'AMÉNAGEMENT ET PROPOSITIONS

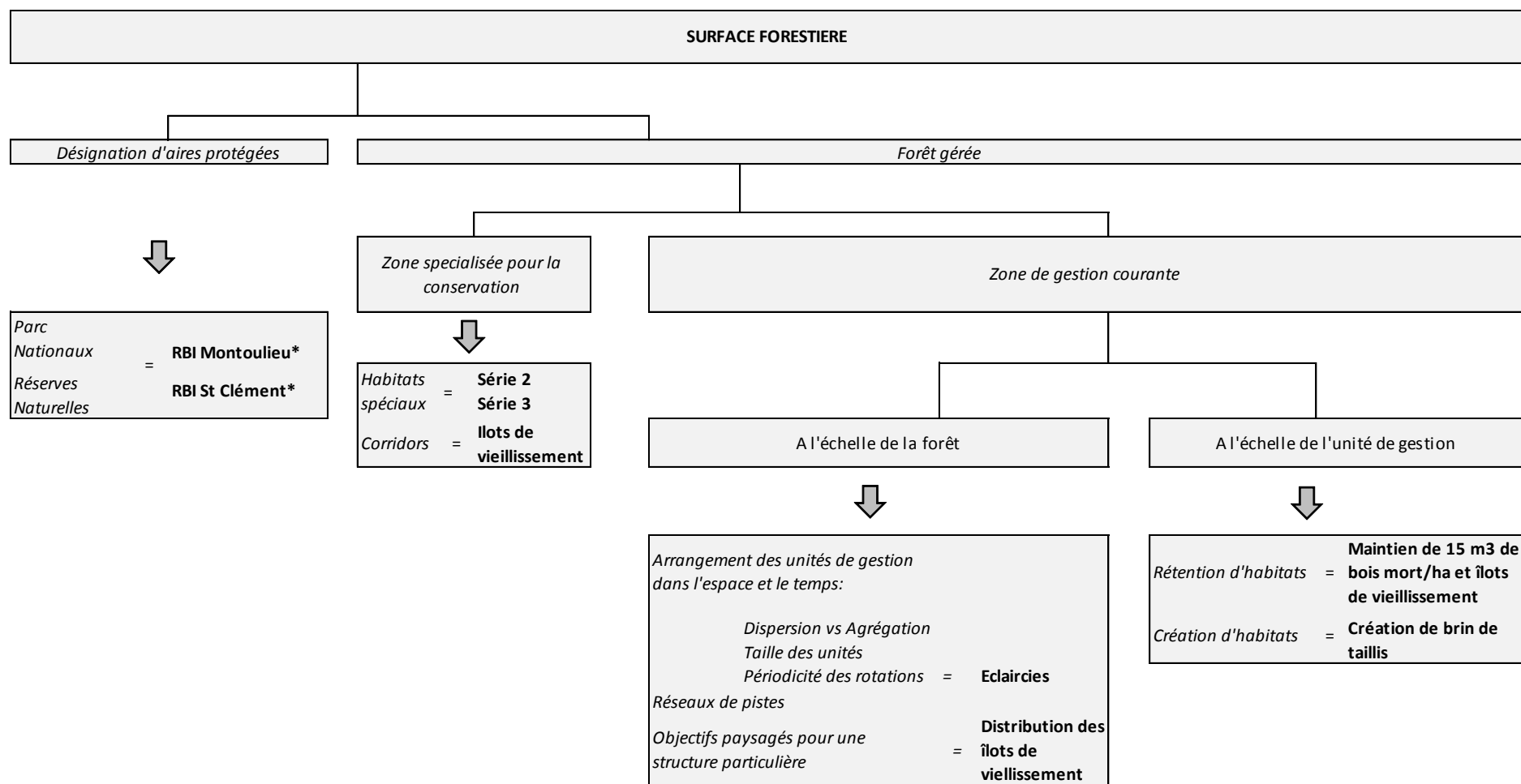
D'ACTIONS

6.1 IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

L'aménagement de la forêt de Grésigne propose différentes mesures pour la préservation de la biodiversité. Tel que le suggère Lindenmayer *et al.* (2006) qui énoncent des principes pour améliorer la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière, plusieurs approches complémentaires sont proposées : la constitution de réserves sans intervention sylvicole, de zones dédiées à la préservation de la biodiversité et exploitées, des pratiques de conservation dans la gestion courante des peuplements (Figure 10).

Ces approches prennent en considération différentes échelles spatiales (séries d'aménagement, îlots de vieillissement, recrutement d'arbres à cavités au sein de chaque parcelle) et temporelles (recrutements et préservation d'arbres à cavités dès le stade du perchis). En ce sens, la démarche peut être considérée holistique. La variété des approches permet de varier les solutions afin de minimiser les risques d'échec. L'aménagement répond ainsi à plusieurs des fondements conceptuels de la biologie de la conservation (Lindenmayer & Hunter, 2010).

Quels intérêts présentent ces mesures pour la préservation de *Limoniscus violaceus* ?



*: Projet de constitution de Réserve Biologique Intégrale

Figure 10: Cadre pour la conservation de la biodiversité forestière en forêt (Lindenmayer & Franklin, 2002; Lindenmayer *et al.*, 2006) avec en italique les recommandations de Lindenmayer *et al.* (2006) et en gras les mesures intégrées à l'aménagement de la forêt de Grésigne.

6.1.1 LES RÉSERVES BIOLOGIQUES

Les réserves ont un rôle essentiel pour la préservation de la biodiversité, d'autant plus important qu'elles couvrent une grande surface (Lindenmayer & Franklin, 2002). Il est donc légitime d'estimer que la constitution de zones sanctuaires serait satisfaisante pour la préservation de toute la biodiversité. Ce n'est pas pour autant leur vocation. Les réserves ont deux rôles principaux. Elles doivent être représentatives de la biodiversité locale et préserver cette biodiversité des processus qui la menacent (Margules & Pressey, 2000). Elles sont aussi rarement à même d'assurer seules une stratégie de conservation (Scott *et al.*, 2001), d'autant plus que les opportunités de création de réserves suffisamment grandes pour remplir un tel objectif sont extrêmement rares (Lindenmayer *et al.*, 2006). Dans le cas des forêts domaniales françaises, les Réserves Biologiques Intégrales au sein desquelles aucune intervention sylvicole n'est pratiquée constitue ainsi un « *témoin pour étudier la dynamique d'évolution naturelle des principaux habitats forestiers* » (O.N.F., 2010).

En forêt de Grésigne, deux projets de Réserves Biologiques Intégrales (RBI) ont été désignées. Le secteur de « Saint Clément » est un ensemble de 57 ha caractéristique de l'écosystème forestier grésignol (Figure 11). L'objectif de cette future réserve est de constituer un sanctuaire témoin de l'évolution spontanée des peuplements en même temps qu'un observatoire des phénomènes de saproxylation (Ducasse & Brustel, 2008). Le secteur de « Montoulieu » (43 ha) est quant à lui composé de deux habitats (*Chênaies – charmaies [à Chênes sessiles et Hêtres] aquitaniennes* et d'une *Chênaies [Hêtraies] ibero-atlantiques acidiphiles*) d'intérêt national qui ont motivé son classement en Réserve Biologique Dirigée en 1997.

Seul le secteur de « Saint Clément » présente un intérêt majeur pour la conservation de *Limoniscus violaceus* puisque l'espèce n'a encore jamais été trouvée à Montoulieu. La future RBI de « Saint Clément » ne concentre qu'une faible part des populations connues de l'espèce en forêt de Grésigne (Figure 11). Restreindre la stratégie de conservation du Taupin violacé à cet unique secteur n'est donc pas pertinent. Ce territoire doit être considéré comme une opportunité unique de compréhension des processus de formation des cavités basses au sein de la forêt sous un régime de perturbation naturelle.

6.2 ACTIONS HORS RÉSERVES

6.2.1 CONSTITUTION D'UN RÉSEAU D'AIRES DÉDIÉES À LA PRÉSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ

Outre la création programmée de deux Réserves Biologiques Intégrales, la constitution d'un réseau d'aires pour préserver la biodiversité est envisagée. Il se base sur deux séries d'aménagement (séries 2 et 3) et la mise en place d'îlots de vieillissement dans les parcelles de gestion courante.

(a) LA SÉRIE 2

L'objectif principal de la série 2 est la protection générale des sols et des milieux tout en maintenant une activité de production. L'aménagement en cours prévoit de traiter cette série par conversion en futaie irrégulière par parquets et bouquets. La qualité stationnelle est généralement médiocre, caractérisée par la présence prédominante du chêne pubescent. Même si certains de ces chênes peuvent potentiellement développer une cavité favorable pour le taupin violacé, ce cas s'avère en réalité extrêmement rare (*obs. pers.*). Les arbres sont situés en sommet de versant sur sol superficiel

et sec. Il reste pour la majorité d'entre eux de petite taille. Hors, nos travaux ont démontré une influence significative de la taille des arbres à 30 cm du sol pour *Limoniscus violaceus*. Cela nous conduit à considérer que cette série représente un faible enjeu pour la conservation de l'espèce en forêt de Grésigne. Elle n'était de toute façon pas destinée à cet objectif (Ducasse, 2004).

(b) LA SÉRIE 3

La série 3 est constituée d'un réseau de nombreuses parcelles intéressantes pour la conservation de *Limoniscus violaceus*. Elles contiennent les plus grosses populations connues de l'espèce dans la forêt (*obs. pers.*). L'intégration de parcelles aux qualités productives indéniables et à fort intérêt pour les populations du taupin violacé démontre la volonté de l'aménagement en cours de prendre en compte les enjeux de préservation de l'espèce au sein de la forêt. Notons par ailleurs que les secteurs situés en bord de cours d'eau sont fréquemment inondés et semblent non favorables pour *Limoniscus violaceus*.

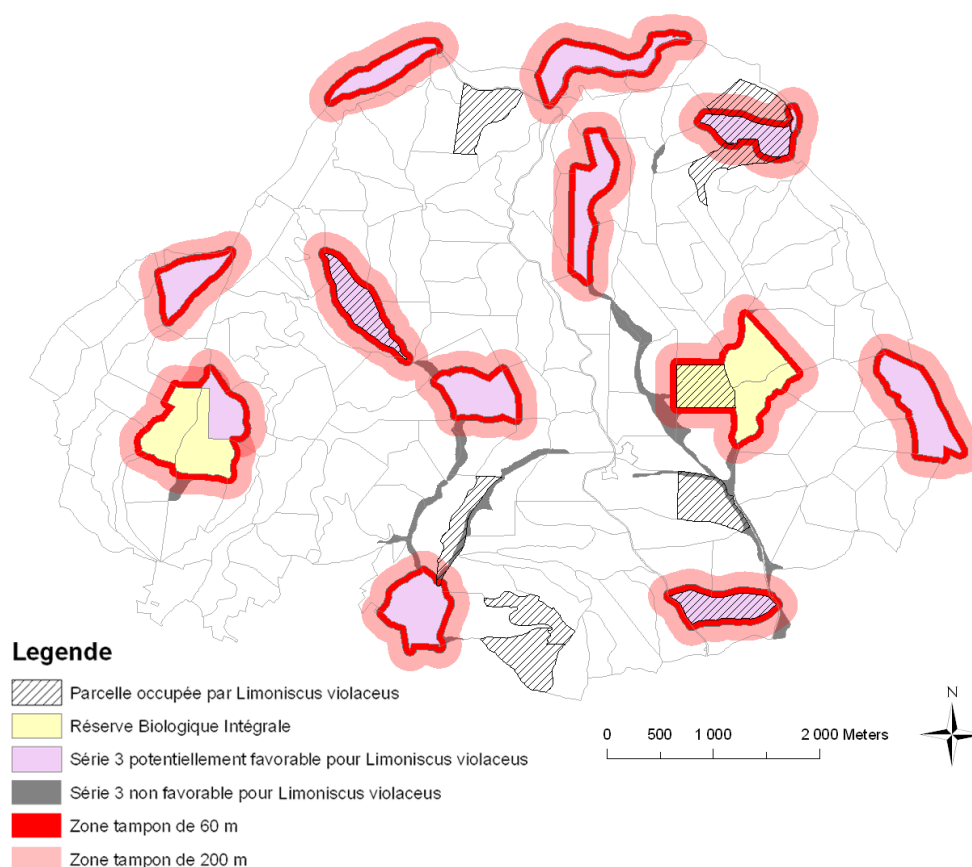


Figure 11 : Distribution de la série 3 et des Réserves Biologiques Intégrales.

La série 3, associée aux zones protégées de la forêt, ne peut cependant pas constituer à elle seule la stratégie de préservation de l'espèce. Nous avons considéré deux scénarios basés sur l'hypothétique capacité de dispersion de *Limoniscus violaceus* selon les réflexions menées dans la section précédente de cette thèse: 60 m = distance moyenne observée entre deux cavités habitées et 200 m = distance probablement rarement parcourue au cours d'une génération par l'espèce selon l'analogie avec les connaissances chez *Osmoderma eremita*. La projection de ces scénarios sur la série 3 et les zones protégées démontre que si les cavités habitées restent isolées à ces secteurs, les échanges entre populations, indispensables à la survie de l'espèce au sein de la forêt, seront impossibles (Figure 11).

Un autre point important à considérer est la structure d'âges de ces peuplements. Principalement composés de parcelles âgées, très peu d'entre eux assurent actuellement le recrutement de nouvelles cavités pour l'avenir. Les parcelles les plus âgées sont les plus favorables à la présence de *Limoniscus violaceus* mais également les plus sensibles aux événements accidentels. La tempête de l'hiver 2009 a provoqué de nombreux chablis en Grésigne et la disparition de nombreux arbres habités par *Limoniscus violaceus* (obs. pers.). Le phénomène est particulièrement visible dans la parcelle 35 par exemple (Figure 12).



Figure 12 : Exemple de cavités occupées par *Limoniscus violaceus* éventrées la tempête de l'hiver 2009 en forêt de Grésigne.

La conduite en futaie irrégulière telle que proposée dans l'aménagement est une solution afin de diversifier la structure d'âge des peuplements et ainsi d'assurer la présence de cavités aux différents stades de leur développement. Cependant, cette mesure ne permettra pas de résoudre les lacunes de ces zones pour la constitution d'un maillage d'habitat cohérent avec la capacité de dispersion de *Limoniscus violaceus*.

La série 3 constitue un « noyau dur » indispensable pour la conservation de l'espèce en raison du choix judicieux des parcelles qui la constituent. Sensible aux accidents naturels de par son âge élevé, cette série ne peut cependant pas assurer seule l'enjeu de préservation du taupin violacé en forêt de Grésigne. La mise en place de mesures au sein des autres séries et notamment la série 1 est donc indispensable.

(c) LA SÉRIE 1

La série 1 est dédiée à la production. Cela ne l'empêche pas d'héberger certaines des plus grosses populations de *Limoniscus violaceus* observées (*obs. pers.*). La mise en place d'îlots de vieillissement constitue la mesure principale dans les parcelles de plus de 100 ans avec la constitution d'un stock d'arbres pour la biodiversité. Dans les parcelles de moins de 100 ans, le recrutement de 10 tiges à l'hectare, initialement prévue pour être traitées en taillis, vise à assurer le recrutement de futures cavités.

(i) CONSTITUTION D'UN RÉSEAU D'HABITATS

La mise en place des îlots de vieillissement associés à des arbres favorables réservés au sein des parcelles doit spatialement permettre la constitution, à termes (d'autres îlots sont à venir), d'un réseau d'habitats satisfaisant pour la préservation des populations du *Limoniscus violaceus* en forêt de Grésigne (Figure 13).

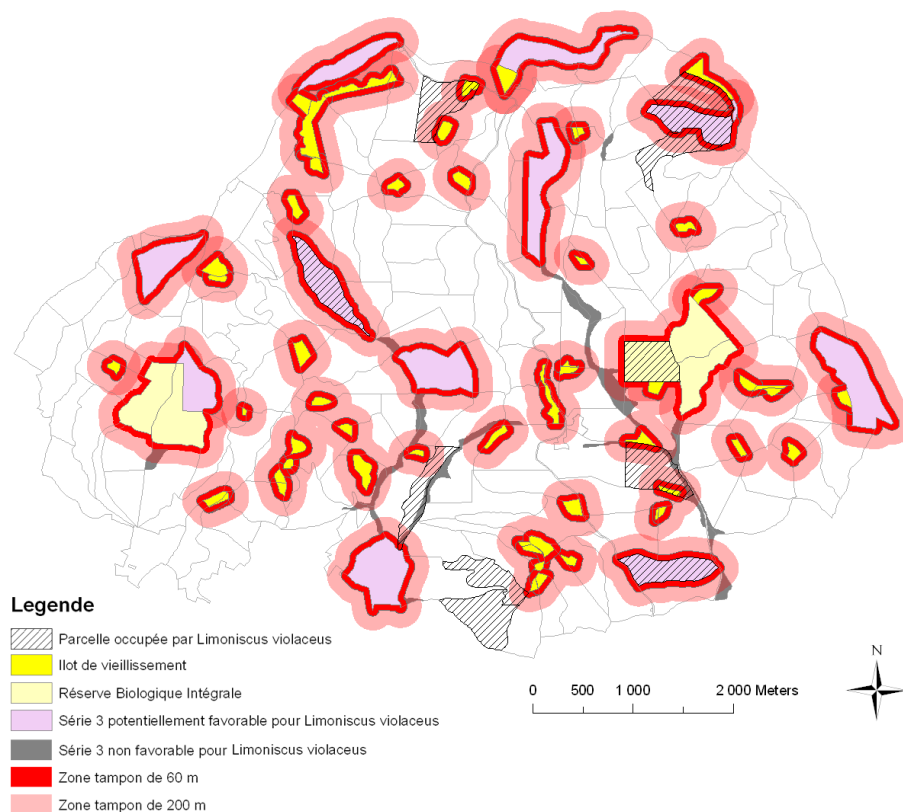


Figure 13: Distribution de la série 3, des Réserves Biologiques Intégrales et des îlots de vieillissement (à la fin 2010).

Les résultats des martelages réalisés depuis 2004 dans les parcelles de plus de 100 ans indiquent le marquage de seulement 2.1 cavités basses et 1 nécrose basse en moyenne parmi les 10 arbres réservés par hectare (données de l'Office National des Forêts). Les îlots de vieillissement désignés représentent en moyenne 9 % de la surface de ces parcelles soit 1.3 (± 0.14) hectares (données de l'Office National des Forêts). Ils contiennent ainsi en moyenne moins de 3 cavités. Ils ne sont donc actuellement pas capables de remplir à eux seuls l'objectif de recrutement de 10 arbres à cavités par hectare énoncé dans l'aménagement de la forêt, même si cette capacité augmentera avec leur maturation. Un suivi de leur ressource en cavités semble ainsi indispensable pour évaluer leur

contribution dans le recrutement et le maintien de la ressource en habitats favorables au taupin violacé.

L'aménagement considère la réalisation d'îlots de vieillissement afin de remplir les objectifs fixés concernant la préservation des habitats favorables aux coléoptères saproxyliques. Ducasse et Brustel (2008) précisent que la directive concernant les îlots (ou « grains ») de sénescence de l'Office National des Forêts n'était pas encore parue lors de sa réalisation.

Les îlots de vieillissement correspondent à des portions de forêt dont l'âge d'exploitabilité du peuplement est repoussé de plusieurs décennies. A l'inverse, les îlots de sénescence s'apparentent plus à de petites réserves au sein desquelles le peuplement est abandonné à sa libre évolution. Contrairement à une réserve, les îlots ne sont pas figés dans le temps ou dans l'espace.

En Grésigne, l'âge d'exploitabilité dans les îlots de vieillissement est repoussé à 250 ans minimum. Il est évident que si des arbres à cavité favorables pour *Limoniscus violaceus* sont présents lors du passage en coupe, ils devront être préservés et laissés à libre évolution. L'augmentation de l'âge d'exploitabilité devrait également favoriser l'apparition d'arbres de gros volume porteur d'une diversité de micro-habitats. Afin de respecter les objectifs énoncés par l'aménagement, ces arbres devront être maintenus. La mesure « îlots de vieillissement » a en effet pour vocation la préservation des habitats des coléoptères saproxyliques au sein de la forêt et non uniquement la préservation des cavités basses.

Le but de ces remarques n'est pas d'inciter à la conversion des îlots de vieillissements en îlots de sénescences. La présence d'arbres de gros volume ayant conservés leur qualité technologique et commerciale représente un intérêt économique non négligeable. La protection des arbres à cavité et porteurs de microhabitats reste indispensable afin d'assurer à termes la constitution d'un réseau d'habitats satisfaisant pour la conservation de la saproxylofaune.

Ces secteurs constitueront de plus des témoins dynamiques répartis sur l'ensemble du territoire de la forêt, contrairement aux Réserves Biologiques qui demeurent figées.

(ii) RESTAURATION DE L'HABITAT CAVITÉS BASSES

L'intervention humaine au sein des espaces naturels « gérés » est prédominante. Les objectifs associés à ces espaces (*e.g.* production, accueil du public, conservation) orientent les mesures de gestion qui y sont pratiquées. Par exemple, il peut être choisi de limiter le développement naturel d'un écosystème qui tend à se refermer pour préserver les espèces caractéristiques des milieux ouverts, autrefois maintenu par la pression de pâturage des grands herbivores. Le génie écologique est ainsi un des outils de la biologie de la conservation pour la restauration des habitats et la sauvegarde d'une biodiversité associée.

La création de brin de taillis envisagée par l'aménagement s'inscrit dans cette démarche. Le recours au génie écologique est cependant vivement critiqué par certains auteurs (Génot, 2008).

Dans le cadre de la gestion forestière, la réalisation d'actions ciblées comme le maintien de souches hautes lors de l'exploitation a démontré son intérêt pour la faune saproxylique dont des espèces

rare et menacée (Gibb *et al.*, 2006; Jonsell *et al.*, 2004). Ce type d'action représente un compromis entre préservation de la biodiversité et activité de production. Elle ne nécessite pas d'investissement dédié à la mesure de préservation (l'arbre exploité est dans tous les cas coupé). En revanche, une petite perte économique est liée à l'abandon d'une partie de la bille de pied, au risque de cœur excentré ou de dépréciation de la partie basale du brin (Larrieu, *com. pers.*). Ce type de gestion n'est, en aucun point, comparable avec les actions de génie écologique pratiquées pour la création d'habitats par mutilation volontaire des arbres (Mason *et al.*, 2005). Dans le cas des cavités d'arbres, différentes solutions de génie écologique ont ainsi été imaginées : par exemple, l'inoculation de champignons lignicoles à l'intérieur du tronc des arbres ou l'utilisation d'explosif (Bull & Partridge, 1986; Mason *et al.*, 2005). En Angleterre, des opérations de ré-érection d'arbres à cavités s'étant effondrés sont également réalisées (Alexander, 2009). La création d'habitats artificiels est une autre mesure envisageable (Green, 1996; Jansson *et al.*, 2009). Notons que ce type de mesure nécessite un investissement financier et humain important pour être réalisé. Aussi, il est difficile de transférer l'application de telles mesures au sein d'un aménagement forestier couvrant une surface de plus de 3500 ha.

Comme le signale Brustel (2001), le recours au génie écologique « est l'aveu d'échec de la conservation de ce qui pouvait l'être encore quelques années plus tôt et c'est une révélation des lacunes sur l'anticipation des problèmes qui ne manqueront pas de survenir dans quelques décennies, suite à des erreurs de gestion actuelles ». De plus, il nous éloigne des objectifs de conservation associés à *Limoniscus violaceus*. Est-ce l'espèce que nous cherchons à préserver ou l'ensemble des processus qui conduisent son habitat à lui devenir favorable ? La portée de la seconde formulation est bien plus grande en ce sens qu'elle sera bénéfique à l'ensemble des organismes qui contribuent de près ou de loin à la formation et à l'évolution des cavités basses.

Afin d'assurer le recrutement dynamique de nouvelles cavités basses, les résultats d'échantillonnages menés dans 45 parcelles de la forêt suggèrent que les peuplements ont la capacité spontanée d'avoir une quantité de cavités basses correspondant aux objectifs fixés par l'aménagement. Le recours à la création de brins de taillis, autant pertinent soit-il puisqu'il vise à recréer les conditions passées ayant conduit à son état actuel, ne semble pas la mesure la plus adaptée en priorité. La sélection d'arbres issus de rejet sur souche et qui seront préservés de l'action des travaux sylvicoles semble une alternative intéressante. C'est une mesure d'accompagnement qui ne nécessite pas la mobilisation lourde de moyens pour être réalisée, contrairement à la création de brin de taillis. Sa principale limite économique résulte de l'immobilisation de la surface forestière correspondant au développement d'un arbre et d'un éventuel effet négatif sur la qualité de la régénération environnante. Ces éléments restent négligeables en comparaison de l'effort financier requis pour la création de brin de taillis ou des pertes liées aux dommages imputés aux arbres par la mauvaise conduite des travaux sylvicoles.

D'un point de vue pratique pour le forestier, cette mesure implique que les arbres à cavité devant être conservés ne seront pas groupés. Elle suivra une distribution opportuniste. Une répartition dispersive dans les parcelles semble plus pertinente puisque l'objectif de cette mesure n'est pas de créer un nouveau zonage (après les réserves, les séries d'aménagement et les îlots de vieillissement) mais bien d'intégrer la présence d'arbres à cavité dans la gestion courante.

6.3 PROPOSITION D' ACTIONS POUR LA MAINTIEN DES POPULATIONS DE

LIMONISCUS VIOLACEUS EN FORÊT DE GRÉSIGNE

La constitution de deux Réserves Biologiques Intégrales dépasse les seuls enjeux de conservation de *Limoniscus violaceus* au sein de la forêt. Aussi, les propositions d'actions suivantes concernent les zones hors réserves. La principale problématique d'application de l'aménagement concerne les processus de recrutement des cavités d'arbres dès les plus jeunes peuplements de la forêt. Issus des résultats présentés ci-dessus, plusieurs actions sont proposées au cours de l'itinéraire sylvicole afin de pérenniser la disponibilité en habitats favorables pour *Limoniscus violaceus*. Ces actions se concentrent autour du potentiel identifié par l'utilisation des rejets de souches pour le recrutement d'arbres à cavité.

6.3.1 AU COURS DE LA RÉGÉNÉRATION



Figure 14: Rejets de souche dans une parcelle en régénération.

La régénération est le processus qui conduit à l'émergence d'un nouveau peuplement. La première étape d'une régénération naturelle par coupes progressives est la glandée des arbres dit « semenciers » (Lanier, 1994). L'année suivante, le peuplement est au stade du semis (< 1 m de hauteur dominante). L'évolution du semis conduit au fourré (jusqu'à 2 m de hauteur dominante) puis au gaulis (jusqu'à 8 m de hauteur dominante). Au cours du processus de régénération, plusieurs travaux sylvicoles sont effectués (dégagements, nettoyage, dépressage). Ils façonnent de manière radicale le peuplement en réduisant par plus de trois le nombre d'arbres présents à l'hectare (Sardin, 2002). C'est également l'occasion pour les forestiers d'éliminer les arbres qui ne correspondent pas aux standards de production ou qui sont considérés nuisibles pour la qualité de la régénération et la régularité du peuplement.

La fin de ce processus est entérinée par la coupe de régénération définitive (Lanier, 1994).

Afin d'assurer le recrutement d'arbres d'avenir pour la préservation des populations de *Limoniscus violaceus* et de toute la biodiversité associée à son habitat, il est proposé de maintenir les rejets de souches (Figure 14) au cours de la régénération. Cette proposition n'est pas quantitative. L'objectif est d'obtenir à termes au moins 10 arbres à cavités comme le préconise l'aménagement par sa mesure de création de taillis. Durant le parcours des stades du fourré et du gaulis, des rejets de souches particulièrement vigoureux produisant des arbres 2 à 3 fois plus gros que la régénération environnante ont été observés. Ces arbres apparaissent particulièrement intéressants pour la préservation de *Limoniscus violaceus* selon l'expérience acquise. Ces observations ont été réalisées hors protocole. En réalité, ces stades étaient inclus dans le protocole d'échantillonnage *a priori* pour évaluer la présence de rejets avant les premières interventions sylvicoles. Quatre parcelles ont été échantillonnées. La densité importante d'arbres ne permet pas de pouvoir évaluer dans de bonnes

conditions les variables considérées à des fins analytiques. Ce travail a néanmoins permis d'acquérir de l'expérience de terrain.

Le principal facteur limitant le développement de rejets de souche semble être la pression des ongulés sauvages qui abrutissent les jeunes arbres. Ce phénomène affecte également l'ensemble de la régénération. Le contrôle de leur population constitue un enjeu à la fois pour la bonne conduite de la régénération, et donc pour la production, mais également pour la protection des rejets de souche, et donc la préservation de *Limoniscus violaceus*.

6.3.2 DÈS LE STADE DU PERCHIS

Le stade du perchis est apparu particulièrement intéressant pour une évaluation initiale de la présence de rejets de souches. C'est le stade où le forestier commence à réaliser les coupes d'éclaircies ou d'amélioration par lesquels il sélectionne les arbres d'avenir pour la production. En forêt de Grésigne, des arbres sont réservés pour la biodiversité et marqués par des plaquettes triangulaires bleues afin qu'ils ne soient pas exploités dès ce stade. Environ 10 étaient actuellement repérés afin d'être éventuellement traités en taillis. Il est préconisé de repérer par ordre de priorité :

- 1) Les perches sur souches présentant déjà une cavité ou une nécrose basse (Figure 15) ;
- 2) Les perches de cépée *i.e.* les souches qui portent deux ou plusieurs brins, même si aucune cavité ni nécrose n'est apparente ;
- 3) Les arbres de franc pied présentant une cavité ou une nécrose qui n'affecte pas sa viabilité (*e.g.* léger écorçage ou frottis d'animaux).



Figure 15: Rejet sur souche dans une parcelle au stade du perchis

Les arbres présentant le plus grand diamètre à 30 cm du sol seront à privilégier. Dans le cas où aucune perche sur souche ne serait identifiée, une action spécifique telle que le recours à la création de brin de taillis pourra être envisagée. La décision devra être prise au cas par cas selon l'enjeu représenté par la parcelle pour la pérennisation du réseau d'habitats pour *Limoniscus violaceus*.

Au cours des martelages, le forestier sélectionne les arbres devant être exploités durant la coupe d'éclaircie ou d'amélioration. Les martelages seront l'occasion de faire un suivi des arbres sélectionnés pour la biodiversité au stade du perchis.

Les arbres à cavité issus de croissance sur souche sont à ce stade une priorité pour la préservation de *Limoniscus violaceus*. Ceux présentant la plus importante circonférence à 30 cm du sol et l'état d'avancement le plus évolué seront à privilégier.

Les arbres de cépée, même s'ils n'ont pas de trace apparente d'altération du bois au pied présentent également un enjeu fort pour la constitution du réseau d'habitats favorables à *Limoniscus violaceus* (Figure 16). Parmi eux, on distinguera les brins joints (le tronc des deux arbres est fusionné) des brins quasi-disjoints (le tronc des deux arbres est libre et réuni uniquement sur quelques centimètres de hauteur). Les premiers apparaissent plus favorables à l'apparition rapide d'une cavité de grand volume après l'exploitation de l'un des deux brins (*obs. pers.*). Le phénomène sera favorisé si la coupe intervient au cours de l'hiver (Dujesiefken *et al.*, 2005). En raison d'une taille de souche multipliée par deux ou trois selon le nombre d'arbres portés, la cavité favorisée par cette exploitation sera d'autant plus grande qu'elle interviendra tardivement (Figure 16).

Si plusieurs d'entre elles sont disponibles, il est conseillé de ne pas réaliser ce type d'exploitation en même temps pour toutes les cépées. L'étalement de cette mesure au cours de différentes coupes d'amélioration permettra de favoriser des cavités à différents stades d'évolution, nécessaire pour assurer une disponibilité continue dans le temps d'habitats favorables pour *Limoniscus violaceus*.



Figure 16: De gauche à droite : Cépée sans trace d'altération du bois ; Brin de cépée récemment exploité ; Cavité résultante de la coupe tardive d'un des brins jumeaux.

Les mesures proposées ci-dessus sont applicables à l'échelle de chaque unité de gestion (sous-parcelle à l'échelle de laquelle les décisions de gestion sont prises). Il est évident que leur mise en application ne pourra être homogène au sein de toute la forêt. Ainsi, dans certaines unités de gestion, plus de dix arbres par hectare seront favorables pour *Limoniscus violaceus*. A l'inverse, certaines en seront dépourvues. Les enjeux associés à une parcelle déficitaire en cavités devront être raisonnés en fonction de la distribution spatiale de la ressource au sein de la forêt.

Une zone avec un déficit de cavités basses ne constitue pas forcément un problème si la ressource est abondante dans les parcelles environnantes. En revanche, de larges secteurs sans ressources fragmentent fortement la répartition de l'habitat à l'échelle de la forêt.

La prise en compte de cette fragmentation a pour objectif de viabiliser les métapopulations de l'espèce en s'assurant que des échanges entre populations sont possibles. Elle pourra conduire à envisager la réalisation d'actions spécifiques telles que la création de brins de taillis si la situation est jugée critique pour la conservation de *Limoniscus violaceus*. L'utilisation de ce type de pratique constitue cependant une solution de dernier recours pour des secteurs dont l'enjeu sera défini par la collaboration entre les naturalistes et les forestiers de l'Office National des Forêts.

Notons que dans le cadre de cette étude, une solution alternative est apportée afin de constituer un stock de 10 cavités par hectare, objectif actuel au sein de la forêt. Cette valeur repose sur les qualités d'expertises des entomologistes ayant contribué à l'élaboration de l'aménagement forestier. Elle est cohérente, en tant que minimum, avec les connaissances acquises chez un autre coléoptère cavicole (Ranius, 2000). Des études sur la taille minimale des métapopulations (Hanski *et al.*, 1996) requise pour garantir l'avenir de *Limoniscus violaceus* sont nécessaires afin de s'assurer que cette quantité d'habitats sera suffisante pour maintenir les populations de *Limoniscus violaceus* à long terme.

Les forestiers ne doivent donc pas considérer cette valeur comme un maximum mais comme un minimum à atteindre dans le cadre de la gestion courante. L'utilisation de la règle de décision élaborée pour évaluer les habitats de *Limoniscus violaceus* (cf. Section III – Chapitre II) permettra de qualifier les cavités recrutées pour assurer sa conservation. La présence de 10 cavités peu évoluées pour des arbres de petite circonférence à 30 cm du sol dans un peuplement arrivant à son âge d'exploitabilité devra ainsi être considérée comme un échec dans le processus de recrutement mis en place. Aussi, seule une implication forte de la part des forestiers permettra le succès des mesures proposées.

La stratégie de gestion proposée pour la pérennisation d'un réseau d'habitats favorables à *Limoniscus violaceus* en forêt de Grésigne résulte d'expérimentations et d'observations de terrain. Il est évident que les fondements scientifiques des mesures proposées sont encore lacunaires. Comme l'indique Soulé (1985), « *le biologiste de la conservation doit élaborer des recommandations de gestion avant même d'être complètement confortable avec les bases théoriques et empiriques de son analyse* ». Recommander des mesures simples accompagnant le fonctionnement de l'écosystème, plutôt que de réaliser une action complexe basée sur la mobilisation de moyens importants tels que le nécessite la plupart du temps le génie écologique, semble être pertinent écologiquement et économiquement. Une mesure de préservation sur le long terme ne peut s'envisager sans considération économique lorsque l'on connaît les difficultés pour acquérir ou renouveler les budgets alloués à la préservation de la biodiversité. L'opportunité d'utiliser les rejets de souches plutôt que de réaliser des travaux sylvicoles pour la création de brins de taillis apparaît ainsi plus appropriée d'un point de vue de sa faisabilité à long terme pour les forestiers (Gacherieu, *com. pers.*).

Le succès de la stratégie de préservation de *Limoniscus violaceus* requiert une évaluation continue des mesures qui seront mises en place. Cette évaluation est l'occasion de proposer un protocole de suivi adaptatif au sein de la forêt (Lindenmayer & Likens, 2009). Il permettra d'engranger d'importantes données sur le long terme visant l'amélioration de notre connaissance sur les processus de formation des cavités favorables pour l'espèce à différentes échelles de la forêt. Celles-ci permettront l'étude des effets (*e.g.* conditions stationnelles, événement climatique) qui influent sur le phénomène. Les résultats obtenus ont pour objectif le développement d'un modèle intégrant l'évolution de la ressource en cavités dans les peuplements. C'est le principe de gestion adaptative présentée sous le titre « *apprendre en faisant* » par Walters et Holing (1990). Ce type de gestion est couramment utilisé dans les milieux agricoles ou les tests de terrain, nommées « essais », permettent d'ajuster les décisions de gestion des parcelles agricoles environnantes. Son but est de réduire l'incertitude par l'acquisition de preuves scientifiques (Walters & Holling, 1990). Elle conduit à formuler des hypothèses et des objectifs qui évoluent avec l'augmentation de la connaissance (Lindenmayer & Likens, 2009).

La mise en place d'une telle gestion nécessite l'élaboration d'un protocole de suivi dont les résultats permettront d'identifier les effets considérés (Walters & Holling, 1990). Le martelage est une étape décisive dans la conduite des peuplements puisqu'il sélectionne les arbres qui seront exploités. C'est ainsi le moment idéal pour évaluer le stock de cavités présentes et préserver les éléments les plus favorables pour la conservation de *Limoniscus violaceus*. La mise en place d'un protocole standardisé au sein de chaque unité de gestion devant passer en martelage est proposée. Son but est d'assurer à termes la présence suffisante d'arbres à cavité. Il aura également pour objectif l'étude des facteurs à différentes échelles qui influencent cette présence comme l'effet des conditions stationnelles (*e.g.* les unités de gestion peu fertiles sont-elles plus propices à l'apparition d'arbres à cavité ?), des facteurs climatiques (*e.g.* la sécheresse précédente a-t-elle impacté le recrutement de cavités ?) ou des caractéristiques de chaque arbre. La conduite de ce protocole devra résulter d'une démarche collaborative active entre les forestiers et les scientifiques (Lindenmayer & Likens, 2009; Walters & Holling, 1990).

Il est actuellement envisagé de réaliser pour chaque unité de gestion au moins une placette de 1 ha au sein de laquelle chaque arbre issu de croissance sur souche sera caractérisé par le nombre de brins portés, la circonférence à 30 cm et à 130 cm du sol. Pour les arbres porteurs d'une cavité, on relèvera également leur état d'avancement. La hauteur dominante des arbres associés à la connaissance de leur âge permettra d'évaluer plus précisément la fertilité de chaque station (Sardin, 2002).

Outre l'objectif clair de biologie de la conservation associé à ce protocole, on peut espérer que les données acquises au cours d'un tel suivi permettront d'optimiser le système productif. Par exemple, la connaissance du nombre de blessures induites au pied des arbres au cours des travaux sylvicoles permet de justifier des pénalités envers l'exploitant forestier afin de limiter la dévaluation des arbres. De même, une meilleure connaissance de la fertilité des unités de gestion offre une meilleure analyse des enjeux de production dans la forêt.

Pour élargir la qualité de suivi de la biodiversité au sein de la forêt de Grésigne, il peut également être envisagé de réaliser le relevé des micro-habitats présents dans les placettes échantillonnées (Larrieu & Gonin, 2008; Vuidot *et al.*, 2011; Winter & Möller, 2008). Ce type de données pourrait alors permettre d'identifier lesquels sont sous représentés afin de mieux appréhender les effets de la gestion sur la biodiversité. Une étude de cet ordre regroupant les résultats d'échantillonnage de micro-habitats au sein de différents contextes forestiers en Midi-Pyrénées, dont la forêt de Grésigne, est actuellement en cours, initiée par l'UMR Dynafor (INRA) avec la participation du Conservatoire Régional des Espaces Naturels de Midi-Pyrénées et l'École d'Ingénieurs de Purpan.

Chapitre II. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES POUR LA CONSERVATION DE *LIMONISCUS VIOLACEUS*

Par une approche pluridisciplinaire, les études réalisées au cours de cette thèse ont eu pour objectif d'apporter un ensemble de connaissances et d'outils permettant aux gestionnaires d'espaces naturels d'appréhender la problématique de conservation associée à *Limoniscus violaceus*. Différentes échelles ont été considérées, depuis la connaissance de la répartition de l'espèce à l'échelle européenne aux caractéristiques des cavités qui lui sont favorables.

Prochainement, la France devra rendre son rapport sur l'« *état de conservation* » de *Limoniscus violaceus* à travers son territoire. Lors de l'évaluation de 2000-2006, il a été jugé « défavorable mauvais » (Bensettiti & Trouvilliez, 2009). En raison de la méconnaissance de l'espèce, cette évaluation était basée quasi exclusivement sur le « *dire d'expert* » (Brustel, *com. pers.*) malgré les recommandations qui demandent l'utilisation de « valeurs de références favorables » (VRF) afin de déterminer s'il est « favorable » ; « défavorable inadéquat » ou « défavorable mauvais ».

L'enjeu que constitue une telle démarche est l'occasion de proposer les fondements d'une réflexion relative à la conservation de *Limoniscus violaceus* et des enjeux qui lui sont associés sur la base de nos résultats. Afin de la guider, les quatre critères d'évaluations retenus par l'article 17 de la directive « Habitats » sont repris : « l'aire de répartition », « les populations », « les habitats » et « les perspectives futures ».

1. L'AIRE DE REPARTITION

1.1 ÉTAT DES LIEUX

Les résultats de l'étude de l'ensemble des données disponibles concernant *Limoniscus violaceus* (*cf.* Section II) mettent en exergue l'importante fragmentation de sa répartition. En France, il est aujourd'hui connu au sein de 13 sites sur un total de 16 localités où l'espèce a déjà été recensée au moins une fois (Figure 1 et Tableau I).

L'intégration des localités habitées par l'espèce au sein du réseau Natura 2000 constitue l'outil majeur mis en place par la communauté européenne pour la préservation de l'espèce. Cependant, des incohérences ont été mises en évidence entre les données disponibles et les zones Natura 2000 désignées pour l'espèce (*cf.* Section II). Cela se traduit par des sites Natura 2000 désignés pour l'espèce sans que sa présence ne soit avérée. A l'inverse, des sites Natura 2000 pour lesquels nous disposons de données ne l'intègrent pas (Figure 1). La poursuite d'une stratégie nationale de

conservation de *Limoniscus violaceus*, que la France s'est engagée à réaliser vis à vis de la commission européenne, requiert aussi une intégration moins ambiguë des connaissances concernant la répartition de l'espèce.

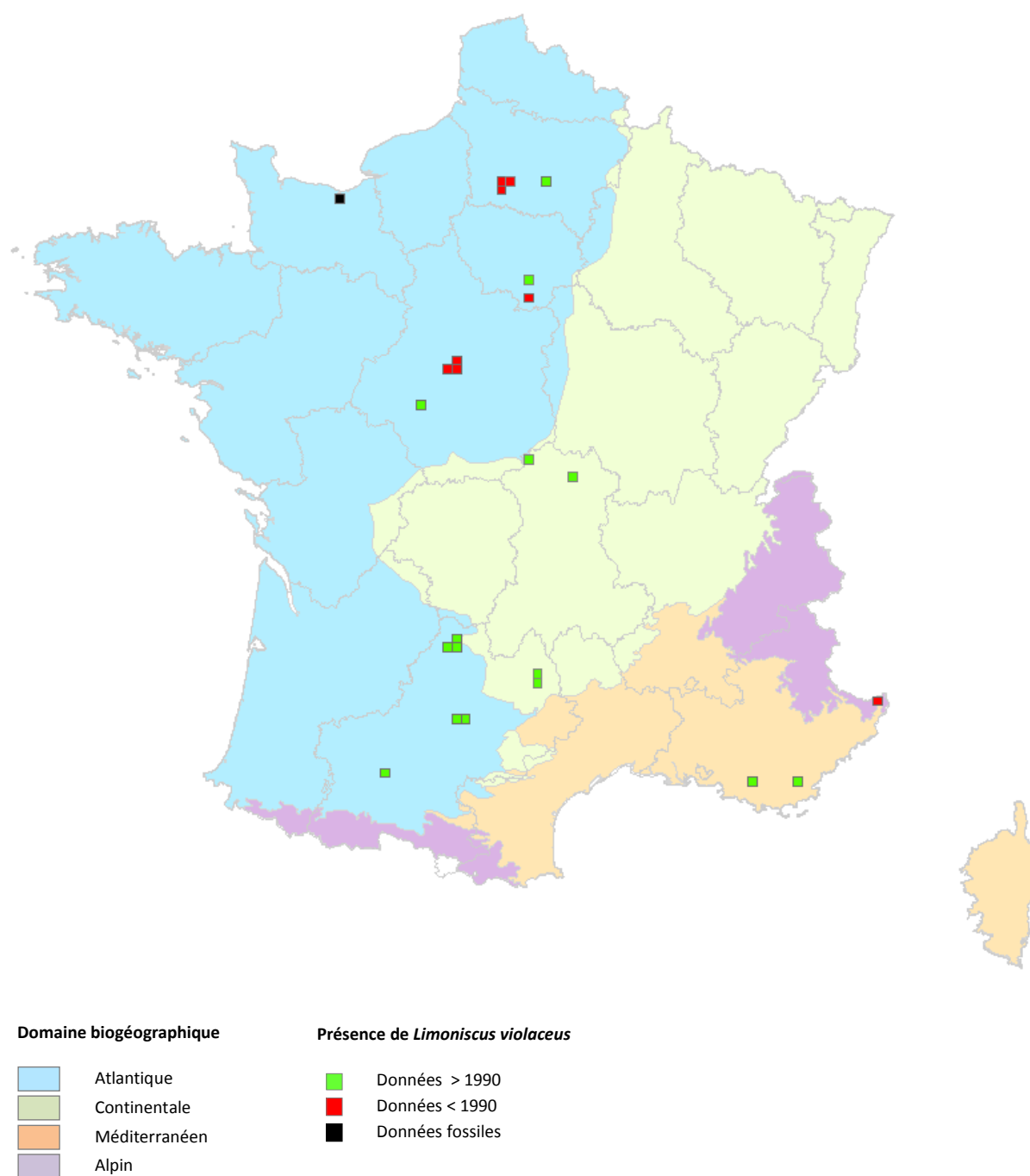


Figure 1 : Distribution de *Limoniscus violaceus* en France par unité de 10 km sur 10Km (Lambert 93).

Présence averée	Domaine Biogéographique	Région	Dpt	Code N2000	Nom Natura 2000	Capture la plus récente	Localité	Désigné pour <i>Limoniscus violaceus</i>
Donnée fossille	Atlantique	Normandie	14				Touffréville	
non	Atlantique	Ile de France	77	FR1100798	La Bassé		Inconnue	Oui
	Atlantique	Pays de la Loire	53	FR5200639	Vallée de l'Erve en aval de Saint- Pierre-sur-Erve		Inconnue	Oui
	Méditerranéen	P.A.C.A	04,83	FR9301615	Basses Gorges du Verdon		Inconnue	Oui
	Méditerranéen	P.A.C.A	04,83	FR9301616	Grand Canyon du Verdon - Plateau de la Palud		Inconnue	Oui
oui	Atlantique	Centre	37	Non		2007	Forêt de Loches, l'étang du Pas aux Ânes	
	Atlantique	Centre	41	FR2402001	Sologne	1938	Foret de Boulogne, Marchais aulneux	Non
	Atlantique	Ile de France	77,91	FR1100795	Massif de Fontainebleau	2008	Massif de Fontainebleau	Oui
	Atlantique	Midi Pyrénées	32	FR7300897	Vallée et coteaux de la Lauze	2009	Simorre	Non
	Atlantique	Midi Pyrénées	46	FR7300905	Vieux chênes de Cantegrel	1993	Vieux Chênes de Cantegrel	Oui
	Atlantique	Midi Pyrénées	46	FR7300906	Vieux chênes de la Panonnie	2007	Vieux Chênes de la Pannonie	Oui
	Atlantique	Midi Pyrénées	46	FR7300907	Vieux chênes des Imbards	2007	Vieux Chênes des Imbards	Oui
	Atlantique	Midi Pyrénées	81	FR7300951	Forêt de la Grésigne	2010	Foret de la Grésigne	Oui
	Atlantique	Picardie	60	FR2200382	Massif forestier de Compiègne	2009	Massif forestier de Compiègne - les Beaux Monts	Oui
	Atlantique	Picardie	60	FR2200377	Massif forestier de Hez Froidmont et Mont César	1934	Massif forestier de Hez Froidmont et Mont César	Oui
	Continentale	Auvergne	3	FR8301015	Vallée de l'Allier Nord	2009	Châtel-de-Neuvre	Non
	Continentale	Auvergne	3	FR8301021	Forêt de Tronçais	2010	Forêt de Tronçais	Oui
	Continentale	Midi Pyrénées	12	FR7302001	Vieux arbres de la haute vallée de l'Aveyron et des abords du Causse Comtal	2007	Les Bourines et le Touriol	Oui
	Méditerranéen	P.A.C.A	6	Non		1969	La pia (Tende)	
	Méditerranéen	P.A.C.A	83	FR9301622	La plaine et le massif des Maures	2010	Massif des maures, la Garde Freinet	Oui
	Méditerranéen	P.A.C.A	13,83	FR9301606	Massif de la Sainte Baume	2008	Massif de la Sainte Baume	Oui

Tableau I : Synthèse et cohérence avec le réseau Natura 2000 des données de distribution relatives à *Limoniscus violaceus* en France.

1.2 AMÉLIORER NOS CONNAISSANCES

Limoniscus violaceus est caractérisé par des mœurs « cryptiques ». Sa découverte est un challenge qui explique le peu de données disponibles à travers toute son aire de répartition (cf. Section II). La majorité d'entre elles résulte de la contribution de quelques entomologistes ayant acquis une forte expérience pour le découvrir. Afin d'entamer une démarche qui conduira à une meilleure connaissance de la distribution de cette espèce sur notre territoire, des outils facilitant la détection de *Limoniscus violaceus* étaient donc nécessaires.

Dans cette perspective, une méthode de piégeage standardisée, basée sur le principe de l'émergence, a été élaborée (cf. Section III – Chapitre I). Son utilisation a permis de confirmer la présence de l'espèce dans les 5 sites d'études visités à travers la France. En considérant un choix aléatoire des cavités échantillonnées, les résultats acquis recommandent l'échantillonnage de 20 cavités pour s'assurer de la présence de *Limoniscus violaceus* au sein d'un site. L'identification de variables mésologiques indicatrices des habitats favorables pour l'espèce (« approche indirecte ») permet de réduire cet effort d'échantillonnage (cf. Section III - Chapitre II). Dans les sites où *Limoniscus violaceus* est recherché, l'identification préalable des cavités les plus favorables à sa présence doit être menée avant d'envisager la pose de pièges à émergence.

Mettre en place une démarche de prospection à l'échelle nationale nécessite de fixer un cadre pour définir les secteurs devant être prospectés en priorité. Deux approches peuvent être considérées pour atteindre cet objectif.

La première consiste à identifier les sites potentiellement favorables à *Limoniscus violaceus* selon leurs caractéristiques environnementales. Les techniques de modélisation de distributions d'espèces (MDEs) constituent un outil particulièrement intéressant pour la réaliser (Guisan & Thuiller, 2005; Guisan & Zimmermann, 2000). Le principe est de confronter des données environnementales spatialisées avec les données de présences et d'absences d'une espèce. Elles ont conduit à cartographier les secteurs potentiellement favorables pour *Lucanus cervus* en Belgique à partir des données d'occupation du sol et de conditions climatiques (Thomaes *et al.*, 2008). Dans notre cas, nous disposons uniquement de quelques données de présence qui s'avèrent fragmentaires à l'échelle de la France. Sans donnée d'absences, l'obtention d'un modèle discriminant apparaît plus difficile car ces dernières apportent un effet de « contre-balance » (Hirzel *et al.*, 2006). Des techniques ont toutefois été développées pour modéliser la distribution des espèces sans considération de données d'absences (Elith *et al.*, 2006; Hirzel *et al.*, 2002). Lachat et Butler (2009) prédisent ainsi la distribution de 55 espèces parmi 9 groupes d'espèces - à partir d'informations bioclimatiques, topographiques et d'occupation des sols - afin de définir les secteurs prioritaires pour la conservation de la biodiversité en Suisse. Dans une perspective de recherche, la réussite d'une telle démarche nécessitera l'acquisition de connaissances supplémentaires sur les secteurs habités par *Limoniscus violaceus* afin d'espérer identifier un modèle qui puisse être discriminant à l'échelle de la France.

La seconde approche consiste à identifier un cortège d'espèces caractéristique et indicateur de la présence de *Limoniscus violaceus* (De Caceres & Legendre, 2009; Dufrene & Legendre, 1997). Elle a été réalisée sur la base des 231 espèces de coléoptères saproxyliques observées par piégeage à

émergence (cf. Section IV). Les sites où sont présents à la fois *Cardiophorus gramineus*, *Ischnodes sanguinicollis* et une des deux espèces *Allecula morio* ou *Allecula rhenana* apparaissent prioritaires pour les futures prospections. Ce résultat est cohérent avec les connaissances naturalistes disponibles sur la faune des cavités basses, qui considèrent *Cardiophorus gramineus* et *Ischnodes sanguinicollis* comme des espèces co-occurentes avec *Limoniscus violaceus* (cf. Section II).

Cette étude a été restreinte à l'étude des coléoptères saproxyliques des cavités basses. De nouvelles approches basées sur l'utilisation d'autres taxons ou sur la faune vivant dans d'autres (micro)habitats pourraient conduire à l'identification d'autres espèces témoins de contextes historiques et forestiers similaires à ceux de *Limoniscus violaceus*. Par exemple, 4 des 5 sites d'études hébergent également la cétoine *Osmoderma eremita*. Elle est absente de la forêt de Grésigne en raison de la sylviculture en taillis pratiquée durant plusieurs siècles qui a mené à l'élimination de tous les gros arbres à cavités hautes qui lui sont favorables. Ainsi, l'intensification de la sylviculture a conduit à sa disparition de la plupart des massifs forestiers français (Vignon, 2006). En forêt de Fontainebleau, de Compiègne et de la Sainte Baume, sa présence témoigne d'une implication historique pour la conservation du patrimoine biologique de ces sites (Ranius *et al.*, 2005). Ces trois massifs, pour les petites parties préservées (e.g. Réserves Biologiques), sont certainement parmi les derniers milieux forestiers présentant des caractéristiques « sub-naturelles » en forêt de plaine même si les traces de l'activité anthropique y sont prédominantes. On peut citer la forêt de Bercé ou les Gorges du Verdon dans lesquels *Osmoderma eremita* est recensé dans des contextes similaires et où la présence de *Limoniscus violaceus* peut être suspectée.

En Aveyron, les deux espèces ont parfois été observées au sein d'un même arbre, porteur de multiples cavités. Les arbres y sont traditionnellement traités en têtard depuis plusieurs centaines d'années. Ces arbres de bocage ont constitué pour *Osmoderma eremita* un milieu de substitution particulièrement adéquat suite à la disparition de son habitat dans les milieux forestiers (Ranius *et al.*, 2005; Vignon, 2006). Les découvertes récentes dans de nouveaux sites bocagers de *Limoniscus violaceus* suggèrent qu'un processus similaire a pu se produire pour cette espèce. On sait que les deux espèces dépendent d'un habitat mature caractéristique des vieux arbres ; même si les résultats de l'étude menée en forêt de Grésigne (cf. Section VI – Chapitre I) démontrent que certains phénomènes favorisent le développement des cavités basses sur des arbres jeunes. Plusieurs similitudes ont été mis en évidence concernant la structure des populations (cf. Section V – Chapitre I) ou le comportement de dispersion (cf. Section V – Chapitre II) entre les deux espèces. On peut donc postuler que les 300 localités connues pour *Osmoderma eremita* en France (Ranius *et al.*, 2005) sont potentiellement favorables pour *Limoniscus violaceus*. En ce sens, elles constituent également une priorité pour les futures prospections.

2. LES POPULATIONS

2.1 TAILLE DES POPULATIONS

Par analogie avec les connaissances concernant les autres coléoptères cavicoles, il est admis que les populations de *Limoniscus violaceus* sont structurées en métapopulation. Ainsi, chaque cavité constitue une population locale pour l'espèce. La persistance d'une métapopulation est conditionnée par les processus d'extinction et de colonisation (Hanski *et al.*, 1996). Elle dépend d'un nombre minimum d'interactions entre populations locales (*ibid*). Pour *Limoniscus violaceus*, ces interactions sont assurées par les individus qui quittent la cavité. Il est reconnu chez les espèces cavicoles qu'ils représentent uniquement une fraction de la population locale (Larsson & Svensson, 2011). Chez *Osmoderma eremita* par exemple, on estime à environ 15 % le taux de dispersion chaque année (Ranius & Hedin, 2001).

Par l'utilisation d'un piégeage par émergence, seuls les individus qui sortent de la cavité sont observés. En moyenne, un mâle et deux femelles ont ce comportement. Les similitudes avec les données acquises chez d'autres coléoptères cavicoles (*Osmoderma eremita* et *Elater ferrugineus*) évoquent une taille de population locale d'environ 10 individus adultes par cavité chaque année (*cf.* Section V – Chapitre I). Ce résultat s'avère cohérent avec les observations naturalistes issus de l'examen minutieux du terreau de cavités basses habitées par l'espèce (Iablokoff, 1943; Zach, 2003). Il peut servir de base pour estimer la taille des populations, comme le requiert la procédure d'évaluation de « l'état de conservation » d'une espèce d'après la connaissance des cavités habitées et/ou favorables pour l'espèce. Des études supplémentaires sont cependant nécessaires pour valider cette première approche.

La méthode la plus simple pour estimer la taille d'une population est de dénombrer la totalité des individus qui la composent. Pour *Limoniscus violaceus*, cela revient à dénombrer le nombre total d'individus présents dans une cavité. L'examen minutieux des cavités basses fournit ainsi des indications sur la taille des populations locales de l'espèce. Cependant, les difficultés d'accessibilités à l'intérieure d'une cavité et les capacités de l'espèce à s'enfouir dans le sol affectent l'exploitabilité des résultats. Cette méthode s'avère néfaste à l'intégrité de la qualité de l'habitat. Elle est donc déconseillée dans la perspective d'une étude standardisée.

Afin d'estimer la taille des populations, différents modèles basés sur l'utilisation des résultats obtenus par la technique de marquages-recaptures ont été développés (*e.g.* Craig, 1953; Jolly, 1965). Dans les travaux menés chez *Osmoderma eremita*, les individus sont capturés à l'aide de pièges fosses disposés dans le terreau des cavités d'arbres, puis individualisés par un système de perforation des élytres (*voire détails dans* Dubois, 2009). Plus de 99 % des individus recapturés le sont dans le même piège (*i.e.* la même cavité) que celui de la première capture (Ranius, 2001). Dans le cas de *Limoniscus violaceus*, une expérience similaire est envisageable par piégeage à émergence. Les individus capturés une première fois peuvent être marqués puis relâchés dans la cavité. Le suivi de chacun des pièges devra être conduit chaque jour afin de suivre la cinétique de recapture. En raison des fluctuations interannuelles observées chez *Osmoderma eremita*, il est conseillé de réaliser une telle étude sur plusieurs années (Dubois, 2009; Ranius, 2001). Une même cavité ne devra pas être

étudiée deux années consécutives afin de ne pas perturber trop fortement les processus d'émigration et d'immigration. Une rotation entre les cavités étudiées et non étudiées intégrant l'isolement de chacune d'entre elles devra être considérée.

2.2 SURVIE DES POPULATIONS

Les échanges entre les populations locales qui permettent la survie d'une métapopulation dépendent de leur isolement et des capacités de dispersion de l'espèce. L'observation du patron d'occurrence des cavités habitées par *Limoniscus violaceus* suggère que sa capacité de dispersion est limitée. Des parcours supérieurs à 200 m sont certainement exceptionnels, tels qu'observés chez *Osmoderma eremita* (cf. Section V – Chapitre II). Ce comportement est fréquent chez les organismes qui vivent dans un milieu stable et rare et permet aux espèces de survivre y compris dans des contextes de fragmentation de leur habitat (Huxel & Hastings, 1999). La conduite d'études focalisées sur les capacités de dispersion de l'espèce est néanmoins nécessaire pour compléter et valider cette première approche. A court terme, l'étude des capacités de vol en conditions contrôlées apparaît être la méthode la plus simple à envisager (cf. Section V - Chapitre II). Affranchi du contexte environnemental, elle conduit à des observations de distance de vol supérieures aux résultats issus d'étude *in situ* (Dubois, 2009). A moyen terme, l'utilisation des outils moléculaires, de par leur développement et l'amélioration des méthodes d'analyses associées, est une perspective de recherche particulièrement prometteuse. Ils nécessitent cependant pour la plupart d'entre eux l'acquisition d'un nombre d'individus suffisant par population afin de différencier la variation génétique intra-population de la variation inter-population. Pour augmenter les chances de réussite d'une telle démarche, l'identification d'une substance attractive, une phéromone par exemple, représente un défi majeur. Augmenter la capturabilité de l'espèce conduit à une acquisition plus facile du matériel biologique requis pour les analyses moléculaires. Une telle substance permet d'envisager la conduite d'expériences de colonisation et favorise la mise en place d'une étude par marquage-recapture afin d'étudier les capacités de dispersion de l'espèce (cf. Section V – Chapitre II).

La principale lacune pour la conservation de *Limoniscus violaceus* concerne la méconnaissance de la taille minimum des métapopulations nécessaire pour assurer la survie à long terme de l'espèce (Hanski *et al.*, 1996). Elle dépend d'un nombre minimum de populations locales en interactions (*i.e.* d'un nombre minimum de cavités favorables à l'espèce) dans un périmètre cohérent avec les capacités de dispersion de l'espèce (*ibid*). Elle peut être estimée par la fraction d'habitats favorables non habités (Hanski *et al.*, 1996). Ranius (2000) démontre chez *Osmoderma eremita* un accroissement du taux d'occupation des cavités avec l'augmentation de leur nombre à une échelle locale. Il met en évidence une importance supérieure de la dynamique des habitats, en raison d'une forte sensibilité aux événements aléatoires, sur les processus démographiques pour la persistance de l'espèce (Ranius, 2007). La dynamique des métapopulations de l'espèce est lente, plusieurs siècles pouvant séparer le début du processus de fragmentation de l'habitat et l'extinction des populations locales (Ranius & Hedin, 2004). Dans certains secteurs où l'habitat de l'espèce a quasiment totalement disparu, l'espèce peut parfois persister durant plusieurs décennies dans une seule cavité (*ibid*). Ce phénomène renvoie à la notion de délai d'extinction (Hanski & Ovaskainen, 2002). Dubois (2009) propose que la variabilité de développement observé chez l'espèce (certaines larves ont un développement en 2 ans et d'autres en 3 ans pour une même population) est un facteur qui pourrait minimiser les problèmes génétiques (*e.g.* consanguinité), expliquant cette persistance à long terme.

Limoniscus violaceus est connu dans plusieurs sites au sein d'un arbre unique isolé excluant toute possibilité d'échanges avec une autre population (*obs. pers.*). L'observation d'individus au sein d'une cavité habitée durant plusieurs années ne signifie donc pas que l'espèce n'est pas en train de subir un processus d'extinction. Dans une perspective de recherche, l'étude de la fraction des cavités favorables habitées par *Limoniscus violaceus* peut être envisagée par l'utilisation des résultats de modélisation (*cf.* Section III - Chapitre II) associés à la mise en place d'un protocole de piégeage des cavités les plus favorables, lequel sera inactivé dès le premier individu observé afin de limiter l'impact de l'expérience sur le fonctionnement de la population (*cf.* Section III – Chapitre I). La principale difficulté est le faible nombre de sites actuellement connus en France, le nombre réduit d'arbres connus dans chacun d'entre eux et leur éloignement qui complexifie l'acquisition des données nécessaires pour la réalisation de ce type d'analyse.

3. LES HABITATS

L'importance de la dynamique des habitats pour la survie des populations a été évoquée dans la partie précédente. Elle va conditionner la continuité de la ressource pour l'espèce et les possibilités d'interactions entre populations. Le suivi des habitats favorables à une espèce est indispensable dans le cadre de la biologie de la conservation (Huxel & Hastings, 1999).

Dans cette perspective, un modèle pour l'évaluation des habitats favorables pour *Limoniscus violaceus* a été développé (*cf.* Section III – Chapitre II). Il se compose de deux variables : l'état d'avancement de la cavité et la circonférence de l'arbre à 30 cm du sol. L'identification des valeurs seuils pour lesquels l'habitat devient favorable à *Limoniscus violaceus* a permis de produire une règle de décision (Tableau I).

Tableau I: Règle de décision pour évaluer de la potentialité d'accueil d'une cavité pour *Limoniscus violaceus*.

		Etat d'avancement de la cavité		
		<3	3 ou 4	5
Circonférence de l'arbre à 30 cm du sol (cm)	<235	--	-	-
	235-360	--	+	+
	>360	--	+	++

(--): présence improbable; (-): présence peu probable; (+): présence probable;

(++): présence

Ce modèle indicateur présente l'avantage d'être simple et conditionné par des variables dont l'acquisition est peu coûteuse. Il n'a pas pour vocation d'exprimer les détails écologiques qui permettent à *Limoniscus violaceus* de réaliser son développement. MacNally (2000) met en exergue les limites de l'utilisation d'un tel modèle pour une interprétation par inférence de relations causales. Les différents auteurs travaillant sur *Limoniscus violaceus* s'accordent d'ailleurs à dire que sa présence dépend avant tout de la qualité du terreau présent au sein de la cavité (*cf.* Section II).

L'élevage de larves jusqu'à leur état adulte est ainsi possible dans des flacons en plastique lorsque l'on isole le terreau favorable d'une cavité (*obs. pers.*).

La qualité d'un habitat est caractérisée par la faune qui le compose (Speight & Castella, 2001). Dans le cas des cavités basses, 377 espèces de coléoptères dont 231 saproxyliques ont été observées (cf. Section III). L'étude de la distribution de ces espèces indique que les cavités habitées par *Limoniscus violaceus* hébergent un cortège d'espèces singulier composé de plusieurs espèces rares et menacées. La complémentarité des assemblages démontre que ces cavités ont également la capacité d'accueillir la plupart des espèces saproxyliques observées. *Limoniscus violaceus* apparaît être potentiellement une espèce parapluie pertinente, dont la conservation est favorable à une large fraction de la biodiversité forestière plus ou moins dépendante des cavités basses.

Ce résultat s'explique par les exigences de l'espèce envers les cavités les plus évoluées. Un emboîtement des assemblages durant la formation des cavités évoque que la plupart des espèces habitant les cavités en cours d'évolution peuvent se développer dans celles de stade ultime. Un effet de la taille de l'arbre à 30 cm du sol est toutefois identifié. La circonférence d'un arbre et la probabilité qu'il accueille une cavité augmente avec son âge (Ranius *et al.*, 2009b). Cet effet traduit la sensibilité de certaines d'entre elles à la maturité de la souche.

L'analyse des assemblages d'espèces et de leur complémentarité a également été conduite selon la typologie d'évaluation des habitats pour *Limoniscus violaceus*. Les habitats qui lui sont favorables hébergent la quasi-totalité de la faune observée au cours de nos relevés. Dans une perspective de conservation, l'approche « habitat » apparaît alors plus pertinente que l'approche « espèce » pour deux raisons principales. Mesurer les deux variables nécessaires pour évaluer une cavité basse est plus simple que de mettre en place une stratégie de piégeage qui validera la présence de *Limoniscus violaceus* au sein de la cavité. La préservation de cavités favorables pour *Limoniscus violaceus* apparaît bénéfique pour la quasi-totalité des espèces échantillonnées et sera donc favorable pour la biodiversité y compris si elle n'est pas habitée par *Limoniscus violaceus*. En ce sens, l'approche « habitat » répond aux objectifs d'une stratégie de conservation orientée envers une espèce parapluie. Elle n'affranchit cependant pas les gestionnaires d'entreprendre une démarche d'évaluation de la faune présente au sein de cet habitat sur un site particulier afin d'établir les enjeux de conservation (*e.g.* présence d'espèces remarquables) qui lui sont associés.

La pertinence, pour la préservation d'une fraction de la biodiversité forestière, de la conservation des habitats favorables pour *Limoniscus violaceus*, nous conduit à recommander aux gestionnaires d'assurer le maintien des cavités basses, y compris lorsque *Limoniscus violaceus* n'est pas présent. Cela s'avère par ailleurs obligatoire dans les sites où *Limoniscus violaceus* est connu, selon les engagements pris par la France vis-à-vis de la commission européenne. L'étude des facteurs qui ont conduit les cavités à devenir favorables pour *Limoniscus violaceus* en forêt de Grésigne démontre le potentiel intéressant des rejets de souches pour assurer le recrutement de cavités basses dans les peuplements forestiers. Les mesures prises par l'aménagement et de nouvelles recommandations font de la forêt de Grésigne un cas d'école pour la prise en considération de la problématique *Limoniscus violaceus* dans les milieux forestiers.

Afin d'élargir le champ de notre réflexion sur l'importance des cavités basses pour la biodiversité forestière, il serait intéressant d'envisager des analyses multi-taxons. La mise en place d'une stratégie de conservation autour d'une espèce parapluie a pour vocation la préservation de toutes

les espèces qui dépendent plus ou moins de son habitat (Simberloff, 1998). Les cavités basses sont importantes pour les coléoptères saproxyliques ainsi que pour de nombreux autres organismes. Un total de 105 espèces d'araignées a par exemple été identifié dans nos échantillons d'émergence dont certaines espèces remarquables telles que *Bassaniana versicolor* ssp. *baudueri* (Keyserling, 1880) ou *Diploana nigroreticulata* (Simon, 1879) (Déjean et Danflous, *com. pers.*). Cependant, la réponse des taxons à l'anthropisation des milieux forestiers n'est pas toujours homogène (Paillet *et al.*, 2010). Des recommandations de gestion différentes peuvent donc être énoncées selon les espèces considérées. Il est important d'évaluer l'intérêt des mesures que nous proposons pour d'autres taxons.

L'appréhension de la biodiversité peut aussi être indirecte. La présence d'une diversité de micro-habitats traduit l'intérêt d'un milieu pour la biodiversité (Larrieu & Gonin, 2008). L'étude des relations entre la présence des cavités basses et les autres micro-habitats est indispensable afin de comprendre les effets des perturbations anthropiques sur la biodiversité forestière. Le taillis pratiqué en forêt de Grésigne a été favorable au maintien des cavités basses d'arbres et à leur faune associée. Elle a conduit à l'inverse à la disparition de nombreux autres micro-habitats comme par exemple les cavités de tronc ou la présence de gros bois mort au sol. La compréhension de la contribution et de la complémentarité des micro-habitats pour la biodiversité forestière représente un enjeu fondamental pour leur intégration dans les décisions de gestions. Elle permettra d'orienter le gestionnaire sur les ressources lacunaires pour la biodiversité au sein d'un espace en gestion.

4. PERSPECTIVES FUTURES

De nombreuses incertitudes sur le statut de *Limoniscus violaceus* en France demeurent en raison de la méconnaissance de sa distribution. Avant de pouvoir juger de l'évolution de ses populations sur notre territoire, une démarche nationale visant à produire un état initial des conditions de sa présence au sein de chaque site avéré ou potentiel est nécessaire.

Peu de zones à travers l'Europe, à l'instar de la forêt de Grésigne, ont entrepris une réelle stratégie de conservation orientée envers cette espèce. En forêt de Loches par exemple, où des captures récentes attestent de sa présence, l'absence de recrutement d'arbres à cavité condamne irrémédiablement les populations connues (*obs. pers.*).

Pour ces raisons, la situation de *Limoniscus violaceus* doit être considérée comme préoccupante dans chaque site où l'espèce est recensée.

La sanctuarisation de zones de quelques centaines d'hectares (*e.g.* Massif de Fontainebleau) est certainement insuffisante pour qu'un régime de perturbation naturelle assure le maintien de la disponibilité en cavités à long terme (Munks *et al.*, 2009). Aussi, des mesures dans le cadre de la gestion courante des espaces forestiers sont nécessaires pour assurer la pérennisation des populations de *Limoniscus violaceus* (*cf.* Section VI – Chapitre I). Elles impliquent une intégration des problématiques de préservation de la biodiversité par le gestionnaire dans sa réflexion sur la conduite des peuplements. Leur pertinence sera favorisée par le dialogue entre forestiers et naturalistes. Il encourage une formation réciproque permettant à chacun d'assimiler les contraintes de son interlocuteur. Brustel (2001a) insiste sur ce besoin de formation qui augmente la capacité d'adaptation des individus face à une situation singulière, développe l'intérêt et les convictions de chacun favorables à l'émulation et à l'innovation.

Les travaux de cette thèse sont un premier fondement à la conservation de *Limoniscus violaceus*. Ils ne visent pas la mise à disposition de connaissances figées dans le temps. L'utilisation et l'application des principaux résultats énoncés doivent se subordonner aux spécificités locales et aux nouvelles avancées de recherche à venir. Espérons qu'ils inciteront de nouvelles études dont les aboutissements permettront la réduction du déficit de connaissances actuel envers cette espèce.

Le but de l'établissement d'une stratégie de conservation pour *Limoniscus violaceus* dépasse la préservation d'une espèce menacée. Il doit motiver la perception de l'espace forestier comme une entité dont le fonctionnement dépend de l'activité et des relations entre chacun de ses protagonistes, dont on ne peut exclure ni les insectes, ni les forestiers. La persistance et l'adaptation des milieux forestiers aux modifications auxquelles ils sont et seront assujettis dépendra certainement de la diversité qu'ils représentent (Elmqvist *et al.*, 2003). Ces modifications pourront être d'ordre global. Comment ne pas évoquer la problématique des changements climatiques dont les effets attendus affecteront la distribution des espèces et le fonctionnement des écosystèmes (Araujo *et al.*, 2011) ? Elles seront également fortement impactées par les choix de sociétés. Quels seront les effets de l'augmentation des objectifs d'exploitation de la ressource naturelle « bois » énoncée pour la poursuite d'un « développement durable » ?

Les cavités d'arbres représentent un des microhabitats garant de l'entité forestière. Leur préservation doit résulter d'une anticipation des conditions qui ont conduit à leur raréfaction à travers les surfaces boisées. L'opportunité de recourir au génie écologique pour en favoriser la présence présente le risque de s'éloigner des raisons qui font d'elles un microhabitat remarquable, témoin de la maturité des arbres. Il est indispensable de considérer les processus qui conduisent à leur formation, lesquels dépendent d'une diversité d'organismes dont la préservation est cristallisée par « l'outil de conservation » *Limoniscus violaceus*.

Pour conclure, je reprendrais le commentaire de Sainte-Claire-Deville (1935-1938), dont la pertinence reste, 70 ans après, toujours d'actualité:

« Nos espèces sont très inégalement distribuées. Certaines, comme le Limoniscus violaceus, sont réellement très rares, très localisées et ne subsistent plus que dans un petit nombre de vieilles forêts particulièrement bien conservées dont l'énumération s'impose ».

BIBLIOGRAPHIE

- Akaike H, 1978. A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics*, 30: 9-14.
- Alacs EA, Spencer PBS, de Tores PJ, Krauss SL, 2011. Population genetic structure of island and mainland populations of the quokka, *Setonix brachyurus* (Macropodidae): a comparison of AFLP and microsatellite markers. *Conservation Genetics*, 12: 297-309.
- Alexander KNA, 2009. The violet click beetle *Limoniscus violaceus* (Muller, PWJ) (Coleoptera, Elateridae) in England: historic landscapes, ecology and the implications for conservation action. Pages 119-131 *dans* Buse J, Alexander KNA, Ranius T, Assmann T, Saproxylic Beetles: Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats - Proceedings of the 5th Symposium and Workshop. *Pensoft Publishers*, Sofia.
- Alinvi O, Ball JP, Danell K, Hjältén J, Pettersson RB, 2007. Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and eclector traps to traditional bark sieving and a refinement. *Journal of Insect Conservation*, 11: 99-112.
- Amarasekare P, 1998. Allee effects in metapopulation dynamics. *The American Naturalist*, 152: 298-302.
- Andersen T, Carstensen J, Hernandez-Garcia E, Duarte CM, 2009. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution*, 24: 49-57.
- Anderson MJ, 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32-46.
- Anderson MJ, Willis TJ, 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84: 511-525.
- Arakaki N, Nagayama A, Kobayashi A, Tarora K, Kishita M, Sadoyama Y, Mougi N, Kijima K, Suzuki Y, Akino T, Yasui H, Fukaya M, Yasuda T, Wakamura S, Yamamura K, 2008. Estimation of abundance and dispersal distance of the sugarcane click beetle *Melanotus sakishimensis* Ohira (Coleoptera: Elateridae) on Kurima Island, Okinawa, by mark-recapture experiments. *Applied Entomology and Zoology*, 43: 409-419.
- Araujo MB, Alagador D, Cabeza M, Nogues-Bravo D, Thuiller W, 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters*, 14: 484-492.
- Aristophanous M, 2010. Does your preservative preserve? A comparison of the efficacy of some pitfall trap solutions in preserving the internal reproductive organs of dung beetles. *ZooKeys*, 34: 1-16.
- Arnould P, Cieslak C, 2004. Mise en scène d'objets de nature à Paris et Varsovie : les arbres remarquables de deux forêts périurbaines. *Natures Sciences Societes*, 12: 157-171.
- Assmann T, Janssen J, 1999. The effect of habitat changes on the endangered ground beetle *Carabus Nitens* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Insect Conservation*, 3: 107-116.
- Baguette M, 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology*, 5: 213-224.
- Bailey S, 2007. Increasing connectivity in fragmented landscapes: An investigation of evidence for biodiversity gain in woodlands. *Forest Ecology and Management*, 238: 7-23.
- Barbault R, 1997. Biodiversité: introduction à la biologie de la conservation. Hachette, Les fondamentaux, Paris. 160 p.
- Barbault R, Chevassus-au-Louis B, Teyssedre A, 2004. Biodiversité et changements globaux: enjeux de société et défis pour la recherche. ADPF, Paris. 241 p.
- Barbier S, Chevalier R, Loussot P, Berges L, Gosselin F, 2009. Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, 258: S176-S186.

- Becker EC, 1956. Revision of the nearctic species of *Agriotes* (Coleoptera, Elateridae). *The Canadian Entomologist*, 88, suppl. I: 1-101.
- Behura SK, 2006. Molecular marker systems in insects: current trends and future avenues. *Molecular Ecology*, 15: 3087-3113.
- Bengtsson J, Nilsson SG, Franc A, Menozzi P, 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39-50.
- Bensettiti F, Trouvilliez J, 2009. Rapport synthétique des résultats de la France sur l'état de conservation des habitats et des espèces conformément à l'article 17 de la directive habitats. Rapport SPN 2009 / 12. 50p.
- Best DJ, Roberts DE, 1975. Algorithm AS 89: The upper tail probabilities of Spearman's rho. *Applied Statistics*, 24: 377-379.
- Beyer HL, 2004. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. <http://www.spatialecology.com/htools>. .
- Blondel J, 2005. Bois mort et cavités: leur rôle pour l'avifaune cavicole. Pages 137-144 dans Vallauri D, André J, Dodelin B, Eynard-Machet R, Rambaud D, Bois mort et à cavités: une clé pour des forêts vivantes. *Lavoisier*, Paris.
- Bobiec A, Gutowsky JM, Laudenslayer WF, Pawlaczyk P, Zub K, 2005. The afterlife of a tree. WWF Poland. 248 p.
- Boiteau G, Meloche F, Vincent C, Leskey TC, 2009. Effectiveness of Glues Used for Harmonic Radar Tag Attachment and Impact on Survival and Behavior of Three Insect Pests. *Environmental Entomology*, 38: 168-175.
- Bouget C, 2009. Représentation sociale et intérêt écologique de la nécromasse. Programme "Biodiversité et gestion forestière". Rapport scientifique final. 49 p.
- Bouget C, Brin A, Brustel H, 2011. Exploring the "last biotic frontier": Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecology and Management*, 261: 211-220.
- Bouget C, Brustel H, Nageleisen LM, 2005. Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois: synthèse et mise au point sémantique. *Compte-Rendu Biologies*, 328: 936-948.
- Branton M, Richardson JS, 2010. Assessing the value of the umbrella-species concept for conservation planning with meta-analysis. *Conservation Biology*, 25: 9-20.
- Brassil CE, 2001. Mean time to extinction of a metapopulation with an Allee effect. *Ecological Modelling*, 143: 9-16.
- Brechtel F, 1992. Alt- und Totholz - voller Leben. Naturschutz bei uns, 2:1-49. Landesamt für Umweltschutz und Gewerbeaufsicht, Rheinland-Pfalz, Oppenheim, Deutschland.
- Brézard JM, 2007. La biodiversité forestière. Les particularités de la forêt publique. *Rendez-vous techniques de l'ONF*, 16: 23-26.
- Brin A, 2008. Le bois mort et les coléoptères associés dans les plantation de pin maritime (*Pinus pinaster*, L.). Université de Bordeaux 1, *Science et Environnement*, Bordeaux. Thèse de doctorat, 182 p.
- Brin A, Brustel H, Jactel H, 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Annals of Forest Science*, 66: 11.
- Brouwers NC, Newton AC, 2009. Movement rates of woodland invertebrates: a systematic review of empirical evidence. *Insect Conservation and Diversity*, 2: 10-22.
- Brownie C, Hines JE, Nichols JD, Pollock KH, Hestbeck JB, 1993. Capture-Recapture studies for multiple strata including non-markovian transitions. *Biometrics*, 49: 1173-1187.
- Bruneau de Miré P, 2008. Rôle des réserves de Fontainebleau dans le maintien en Ile-de-France d'une faune saproxylique. Espèces indicatrices de la naturalité d'un massif forestier. *Ann. Sci. Rés. Bios. Trans. Vosges du Nord-Pfälzerwald*, 17: 79-89.
- Brustel H, 2001a. Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts française. Institut National Polytechnique, *Sciences Agronomiques*, Toulouse. Thèse de doctorat, 297 p.
- Brustel H, 2001b. Etude préliminaire au document d'objectifs de la forêt domaniale de Grésigne, Coléoptères Saproxyliques. Document de Synthèse (Convention d'étude ESAP / ONF SID Castres du 16/12/1999). 22 p.

- Brustel H, 2001c. "Oh, cette Grésigne !", données faunistiques nouvelles pour cette forêt (Coleoptera). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 106: 473-482.
- Brustel H, 2004. Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts française [Saproxylic beetles and biological value of French forests]. Institut National Polytechnique, *Sciences Agronomiques*, Toulouse. Doctoral thesis, 297 p.
- Brustel H, Clary J, 2000. Oh, cette Grésigne! Acquisitions remarquables pour cette forêt et le Sud-Ouest de la France: données faunistiques et perspectives de conservation; supplément au catalogue de Jean Rabil, 1992, 1995 (Coleoptera). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 105: 357-374.
- Brustel H, Jover T, Goux N, Valladares L, 2006. Recensement des habitats à *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) sur les devèzes de Bertholène (Aveyron). Rapport d'étude E.I.P. 9 p.
- Brustel H, Rogé J, 1998. Sur quelques coléoptères rares ou peu connus du Sud Ouest de la France. *L'Entomologiste*, 54: 203-209.
- Brustel H, Valladares L, Boutron E, Goux N, 2009. Recensement des habitats à *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) et de son cortège faunistique associé en Midi-Pyrénées. Rapport d'étude EIP.
- Brustel H, Valladares L, Van Meer C, 2004. Contribution à la connaissance de Coléoptères saproxyliques remarquables des Pyrénées et des régions voisines. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 109: 413-424.
- Bull EL, Partridge AD, 1986. Methods of killing trees for use by cavity nesters. *Wildlife Society Bulletin*, 14: 142-146.
- Buse J, Ranius T, Assmann T, 2008. An endangered longhorn beetle associated with old oaks and its possible role as an ecosystem engineer. *Conservation Biology*.
- Buse J, Schröder B, Assmann T, 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle - A case study for saproxylic insect conservation. *Biological Conservation*, 137: 372-381.
- Cantonnet F, Casset L, Toda G, 1997. Coléoptères du massif de Fontainebleau et de ses environs. Association des naturalistes de la vallée du Loing et du massif de Fontainebleau : 1-251.
- Carey AB, 1983. Cavities in trees in hardwood forests. pages 167-184 in *Snag habitat management symposium*. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.
- Carey AB, Healy WM, 1981. Cavities in trees around spring seeps in the maple-beech-birch forest type. USDA, Forest service. 11 p.
- Carignan V, Villard MA, 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 78: 45-61.
- Castella E, Speight CD, 1996. Knowledge representation using fuzzy coded variables: an example based on the used of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assesment of riverine wetlands. *Ecological Modelling*, 85: 13-25.
- Chan KMA, 2008. Value and advocacy in conservation biology: Crisis discipline or discipline in crisis? *Conservation Biology*, 22: 1-3.
- Charrier S, Petit S, Burel F, 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio-tracing study. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 61: 133-144.
- Chevan A, Sutherland M, 1991. Hierarchical partitioning. *The American Statistician*, 45: 90-96.
- Chytrý M, Tichý L, Holt J, Botta-Dukat Z, 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, 13: 79-90.
- Cizek L, Schlaghamersky J, Borucky J, Hauck D, Helesic J, 2009. Range expansion of an endangered beetle: Alpine Longhorn *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae) spreads to the lowlands of Central Europe. *Entomologica Fennica*, 20: 200-206.
- Clarke KR, Warwick RM, 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E, Plymouth.
- Colas G, 1974. Guide de l'entomologiste. L'entomologiste sur le terrain ; préparation et conservation des insectes et des collections., Boubée N. & Cie, Paris. 329 p.

- Colpitts BG, Boiteau G, 2004. Harmonic radar transceiver design: Miniature tags for insect tracking. *Ieee Transactions on Antennas and Propagation*, 52: 2825-2832.
- Colwell RK, Mao CX, Chang J, 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85: 2717-2727.
- Condillier G, 1939-1940. Sur la capture de *Limoniscus violaceus* Müll. à la Sainte-Baume (Var) (Col. Elateridae). *Annales de la Société d'Histoire Naturelle de Toulon*, 23: 77.
- Conn PB, Kendall WL, Samuel MD, 2004. A general model for the analysis of mark-resight, mark-recapture, and band-recovery data under tag loss. *Biometrics*, 60: 900-909.
- Conseil des Communautés Européennes, 2004. Directive 92/43/CEE DU CONSEIL du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages. L206. Office des publications officielles des Communautés européennes. 57 p.
- Craig CC, 1953. On the utilization of marked specimens in estimating populations of flying insects. *Biometrika*, 40: 170-176.
- Cronin JT, Hayes JL, Turchin P, 2000. Evaluation of traps used to monitor southern pine beetle aerial population and sex ratios. *Agricultural and Forest Entomology*, 2: 69-76.
- Dajoz R, 1974. Les insectes xylophages et leur rôle dans la dégradation du bois mort. Pages 257-287 dans Pesson P, Ecologie forestière. *Gauthier-Villars*, Paris.
- Davies Z, Tyler C, Stewart G, Pullin A, 2007. Are current management recommendations for saproxylic invertebrates effective? A systematic review. *Biodiversity and Conservation*, 17: 209-234.
- De Caceres M, 2010. indicpecies: Functions to assess the strength and significance of relationship of species site group associations. R package version 1.5, <http://cran.r-project.org/web/packages/indicpecies/index.html>.
- De Caceres M, Legendre P, 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90: 3566-3574.
- De Caceres M, Legendre P, Moretti M, 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *OIKOS*, 119: 1674-1684.
- Delpy D, Burle F, 1992. Contribution à la connaissance des Coléoptères du Lot et des causses du Quercy. III. Elateridae. *L'Entomologiste*, 48: 93-98.
- den Boer PJ, 1990. The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. *Biological Conservation*, 54: 175-192.
- Diefenbach LMG, Redaelli LR, Gassen DN, 1998. Characterization of the internal reproductive organs and their state as diapause indicator in *Phytalus sanctipauli* Blanchard, 1850 (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 58: 541-546.
- Dimitrakopoulos PG, Memtsas D, Troumbis AY, 2004. Questioning the effectiveness of the Natura 2000 Special Areas of Conservation strategy: the case of Crete. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 199-207.
- DIREN Ile-de-France, O.N.F., 2007. Document d'Objectifs du site Natura 2000 « Massif de Fontainebleau ». 433 p.
- DIREN Picardie, 2008. Elaboration du DOCOB Natura 2000 « Massif de Compiègne » Réunion du groupe de travail Natura 2000 – 8 Décembre 2008: Beaux Monts et vieux peuplements.
- Djupstrom LB, Perhans K, Weslien J, Schroeder LM, Gustafsson L, Wikberg S, 2010. Co-variation of lichens, bryophytes, saproxylic beetles and dead wood in Swedish boreal forests. *Systematics and biodiversity*, 8: 247-256.
- Dobré M, Lewis N, Granet AM, 2006. Comment les Français voient la forêt et sa gestion ? *Rendez-vous techniques*, 11: 55-63.
- Dubois G, 2009. Ecologie des coléoptères saproxyliques : Biologie des populations et conservation d'*Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae) Rennes 1 University, *Ecole doctorale Vie-Agro-Santé*, Rennes. Thèse de doctorat, 186 p.
- Dubois G, Vignon V, 2008. First results of radio-tracking of *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae) in French chestnut orchards. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie Supplement*, 10: 131-138.

- Dubois GF, Le Gouar PJ, Delettre YR, Brustel H, Vernon P, 2010. Sex-biased and body condition dependent dispersal capacity in the endangered saproxylic beetle *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae). *Journal of Insect Conservation*, 14: 679-687.
- Dubois GF, Vernon P, Brustel H, 2009a. A flight mill for large beetles such as *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae). Pages 219-224 *dans* Buse J, Alexander KNA, Ranius T, Assmann T, Saproxylic Beetles: Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats - Proceedings of the 5th Symposium and Workshop. *Pensoft Publishers*, Sofia.
- Dubois GF, Vignon V, Delettre YR, Rantier Y, Vernon P, Burel F, 2009b. Factors affecting the occurrence of the endangered saproxylic beetle *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Coleoptera: Cetoniidae) in an agricultural landscape. *Landscape and Urban Planning*, 91: 152-159.
- Dubourdieu J, 1997. Manuel d'aménagement forestier: Gestion durable et intégrée des écosystèmes forestiers. ONF. *Technique et Documentation*. Lavoisier, Paris. 244 p.
- Ducasse JJ, 2004. Forêt domaniale de Grésigne: Aménagement forestier (2004-2021). ONF, Agence Interdépartementale de l'Aveyron, Lot, Tarn et Tarn & Garonne. 114 p.
- Ducasse JJ, Brustel H, 2008. "Ah, cette Grésigne ! ": de Rabil à Natura 2000. *Revue Forestière Française*, LX: 345-362.
- Dudareva N, Negre F, Nagegowda DA, Orlova I, 2006. Plant volatiles: Recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25: 417-440.
- Dufrene M, Legendre P, 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Dugelay A, 1958. La hêtraie de la Sainte Baume: Enseignement du passé - perspectives d'avenir. *Revue Forestière Française*, 1: 1-26.
- Dujesiefken D, Liese W, Shortle W, Minocha R, 2005. Response of beech and oaks to wounds made at different times of the year. *European Journal of Forest Research*, 124: 113-117.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE, 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elmqvist T, Folke C, Nystrom M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Norberg J, 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1: 488-494.
- ESRI, 1999-2006. ArcGIS version 9.2 software. Environmental Systems Research Institute. .
- Fahrig L, 2001. How much habitat is enough ? *Biological Conservation*, 100: 65-74.
- Fahrig L, 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 487-515.
- Faith DP, Minchin PR, Belbin L, 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69: 57-68.
- Fäldt J, Eriksson M, Valterova I, Borg-Karlson AK, 2000. Comparison of headspace techniques for sampling volatile natural products in a dynamic system. *Zeitschrift Fur Naturforschung C-a Journal of Biosciences*, 55: 180-188.
- Fäldt J, Jonsell M, Nordlander G, Borg-Karlson AK, 1999. Volatiles of bracket fungi *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius* and their functions as insect attractants. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 567-590.
- Fan Z, Shifley SR, Spetich MA, Thompson FR, Larsen DR, 2003. Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 1481-1494.
- Fan Z, Shifley SR, Thompson FR, Larsen DR, 2004. Simulated cavity tree dynamics under alternative timber harvest regimes. *Forest Ecology and Management*, 193: 399-412.
- Fernández N, Palomares F, 2000. The selection of breeding dens by the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*): implications for its conservation. *Biological Conservation*, 94: 51-61.

- Ficetola GF, Denoel M, 2009. Ecological thresholds: an assessment of methods to identify abrupt changes in species-habitat relationships. *Ecography*, 32: 1075-1084.
- Fielding AH, Bell JF, 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.
- Fox JC, Hamilton F, Ades PK, 2008. Models of tree-level hollow incidence in Victorian State forests. *Forest Ecology and Management*, 225: 2846-2857.
- Francke W, Dettner K, 2005. Chemical signalling in beetles. *Topics in Current Chemistry*, 240: 85-166.
- François R, Haugel JC, Bocquillon JC, Yvinec JH, 2009. Le site des Beaux Monts/Mont du Tremble en forêt domaniale de Compiègne (Oise): Un patrimoine naturel exceptionnel d'enjeu Européen. Demande d'une création de Réserve Biologique Domaniale - Document de travail - 31 p. .
- Franzen M, Nilsson SG, 2007. What is the required minimum landscape size for dispersal studies? *Journal of Animal Ecology*, 76: 1224-1230.
- Fremlin M, 2009. Stag beetle (*Lucanus cervus*, (L., 1758), Lucanidae) urban behaviour. Pages 161-176 dans Buse J, Alexander KNA, Ranius T, Assmann T, Saproxylic Beetles: Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats - Proceedings of the 5th Symposium and Workshop. *Pensoft Publishers*, Sofia.
- Génot JC, 2008. La nature malade de la gestion. La gestion de la biodiversité ou la domination de la nature. Sang de la Terre. 238 p.
- Gibb H, Pettersson RB, Hjältén J, Hilszczański J, Ball JP, Johansson T, Altegrim O, Danell K, 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles : Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, 129: 437-450.
- Gilljam J, 2009. Metapopulation persistence of insects living in hollow oaks: effects of adding oaks in the surrounding landscape. 33 p.
- Gold CS, Pena JE, Karamura EB, 2001. Biology and integrated pest management for the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae). *Integrated Pest Management Reviews*, 6: 79-155.
- Gosselin M, Laroussinie O, 2004. Biodiversité et gestion forestière: Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique. Etudes gestion des territoires 20, *Cemagref, Gip ECOFOR*. 320 p.
- Gotelli N, Colwell R, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Goux N, Valladares L, Brustel H, 2008. Nouvelles observations de *Podeonius acuticornis* (Germar, 1824) en France (Coleoptera, Elateridae, Physorhinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 113: 231-237.
- Goux N, Zagatti P, Brustel H, 2009. Emergence of beetles from hollow trees - habitat requirements for *Limoniscus violaceus* (PWJ Muller, 1821) (Elateridae). Pages 133-148 dans Buse J, Alexander KNA, Ranius T, Assmann T, Saproxylic Beetles: Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats - Proceedings of the 5th Symposium and Workshop. *Pensoft Publisher*, Sofia.
- Grant Hokit D, Ascunce M, Ernst J, Branch L, Clark A, 2009. Ecological metrics predict connectivity better than geographic distance. *Conservation Genetics*, 11: 149-159.
- Green EF, 1996. Click beetle is spoilt rotten. *English Nature*, 24: 10.
- Grodzinska-Jurczak M, Cent J, 2010. Expansion of Nature Conservation Areas: Problems with Natura 2000 Implementation in Poland? *Environmental Management*, 47: 11-27.
- Groffman P, Baron J, Blett T, Gold A, Goodman I, Gunderson L, Levinson B, Palmer M, Paerl H, Peterson G, Poff N, Rejeski D, Reynolds J, Turner M, Weathers K, Wiens J, 2006. Ecological thresholds: The key to successful environmental management or an important concept with no practical application? *Ecosystems*, 9: 1-13.
- Gros A, Hovestadt T, Poethke HJ, 2008. Evolution of sex-biased dispersal: The role of sex-specific dispersal costs, demographic stochasticity, and inbreeding. *Ecological Modelling*, 219: 226-233.

- Gros A, Poethke HJ, Hovestadt T, 2009. Sex-specific spatio-temporal variability in reproductive success promotes the evolution of sex-biased dispersal. *Theoretical Population Biology*, 76: 13-18.
- Guisan A, Thuiller W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan A, Zimmermann NE, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Halkka A, Lappalainen L, 2001. La protection des forêts en Europe. Rapport WWF. 35 p.
- Hammond HEJ, Langor DW, Spence JR, 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 34: 1-19.
- Hanski I, 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396: 41-49.
- Hanski I, Alho J, Moilanen A, 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology*, 81: 239-251.
- Hanski I, Moilanen A, Gyllenberg M, 1996. Minimum viable metapopulation size. *The American Naturalist*, 147: 527-541.
- Hanski I, Ovaskainen O, 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology*, 16: 666-673.
- Hanski I, Saastamoinen M, Ovaskainen O, 2006. Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *Journal of Animal Ecology*, 75: 91-100.
- Hanski I, Saccheri I, 2006. Molecular-Level variation affects population growth in a butterfly metapopulation. *PLoS Biology*, 4: e129.
- Hansson L, 2003. Why ecology fails at application: should we consider variability more than regularity? *OIKOS*, 100: 624-627.
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkamper GW, Cromack Jr. K, Cummins KW, 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133-302.
- Harvey DJ, Hawes CJ, Gange AC, Finch P, Chesmore D, Farr I, 2011. Development of non-invasive monitoring methods for larvae and adults of the stag beetle, *Lucanus cervus*. *Insect Conservation and Diversity*, 4: 4-14.
- Hatsch E, Dupouyer JL, Dubreuil B, Guillaud J, 1999. Impact du champignon parasite *Phellinus robustus* et de cavités nidifiables sur la croissance des chênes sessile et pédonculé. *Revue Forestière Française*, 101: 511-521.
- Healy WM, Brooks RT, DeGraaf RM, 1989. Cavity trees in sawtimber-size oak stands in central Massachusetts. *Northern Journal of Applied Forestry*, 6: 61-65.
- Hedgren O, Weslien I, 2008. Detecting rare species with random or subjective sampling: a case study of red-listed saproxylic beetles in boreal Sweden. *Conservation Biology*, 22: 212-215.
- Hedin J, Ranius T, 2002. Using radio telemetry to study dispersal of the beetle *Osmoderma eremita*, an inhabitant of tree hollows. *Computers and Electronics in Agriculture*, 35: 171-180.
- Hedin J, Ranius T, Nilsson SG, Smith HG, 2008. Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodiversity and Conservation*, 17: 675-684.
- Hein S, Pfenning B, Hovestadt T, Poethke HJ, 2004. Patch density, movement pattern, and realised dispersal distances in a patch-matrix landscape - a simulation study. *Ecological Modelling*, 174: 411-420.
- Helyar SJ, Hemmer-Hansen J, Bekkevold D, Taylor MI, Ogden R, Limborg MT, Cariani A, Maes GE, Diopere E, Carvalho GR, Nielsen EE, 2011. Application of SNPs for population genetics of nonmodel organisms: new opportunities and challenges. *Molecular Ecology Resources*, 11: 123-136.
- Hiedanpää J, 2002. European-wide conservation versus local well-being: the reception of the Natura 2000 Reserve Network in Karvia, SW-Finland. *Landscape and Urban Planning*, 61: 113-123.
- Hirzel AH, Hausser J, Chessel D, Perrin N, 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83: 2027-2036.

- Hirzel AH, Le Lay G, Helfer V, Randin C, Guisan A, 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, 199: 142-152.
- Hjalten J, Stenbacka F, Andersson J, 2010. Saproxylic beetle assemblages on low stumps, high stumps and logs: Implications for environmental effects of stump harvesting. *Forest Ecology and Management*, 260: 1149-1155.
- Hope ACA, 1968. A simplified Monte Carlo significance test procedure. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (Statistics in Society)*, 30: 582-598.
- Horak J, Vavrova E, Chobot K, 2010. Habitat preferences influencing populations, distribution and conservation of the endangered saproxylic beetle *Cucujus cinnaberinus* (Coleoptera: Cucujidae) at the landscape level. *European Journal of Entomology*, 107: 81-88.
- Hosmer DW, Lemeshow S, 2000. Applied Logistic Regression, 2nd Edition. Wiley, New York. 392 p.
- Hothorn T, Hornik K, Strobl C, Zeileis A, 2010. party: A laboratory for recursive partitioning. R package version 0.9-99991, <http://cran.r-project.org/web/packages/party/index.html>.
- Hothorn T, Hornik K, Zeileis A, 2006. Unbiased recursive partitioning: A conditional inference framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 15: 651-674.
- Houlbert C, Barthe E, 1935. Melandryidae. Tableaux analytiques des coléoptères de la faune Franco-Rhénane. Famille LXX, Miscellanea Entomologica, 35 : 72 p.
- Humphry SJ, Linit MJ, 1989. Tethered flight of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera, Cerambycidae) with respect to beetle age and sex. *Environmental Entomology*, 18: 124-126.
- Huxel GR, Hastings A, 1999. Habitat loss, fragmentation, and restoration. *Restoration Ecology*, 7: 309-315.
- lablokoff AK, 1943. Ethologie de quelques élaterides du massif de Fontainebleau. *Memoires du Museum national d'Histoire naturelle (France)*, 18: 83-160.
- Imms AD, 1964. A general textbook of Entomology (including the anatomy, physiology, development, and classification of insects). 9th ed. entirely revised 1957, reprinted with minor corrections 1964 / revised by O.W. Richards and R.G. Davies. Methuen and Co. Ltd., London. 886 p.
- Irmiler U, Arp H, Notzold R, 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation*, 14: 227-235.
- Jactel H, Gaillard J, 1991. A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boern)(Col, Scolytidae) with an automatically recording flight mill. *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie*, 112: 138-145.
- Jansson N, 2009. Habitat requirements and preservation of the beetle assemblages associated with hollow oaks. Linköping University, *Department of Physics, Chemistry and Biology, Division of Ecology*, Linköping, Sweden. Doctoral thesis, 43 p.
- Jansson N, Antonsson K, 2003. The work with old trees and saproxylic beetles in Östergötland Sweden. Pages 41-43 *dans* Bowen C, Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles. *Peoples' Trust for Endangered Species*, Royal Holloway, University of London.
- Jansson N, Avci M, Coskun M, Sarikaya M, Brustel H, Dubois G, Wilde I, Dagley J, Hammond P, 2010. A comparison of the saproxylic beetle fauna on hollow oaks (*Quercus sp.*) in Turkey and Western Europe. *Oral presentation* to the 6th European symposium and workshop on conservation of saproxylic beetles. June 15-17, 2010, Ljubljana.
- Jansson N, Ranius T, Larsson A, Milberg P, 2009. Boxes mimicking tree hollows can help conservation of saproxylic beetles. *Biodiversity and Conservation*, 18: 3891-3908.
- Jaquiere J, Broquet T, Hirzel AH, Yearsley J, Perrin N, 2010. Inferring landscape effects on dispersal from genetic distances: how far can we go? *Molecular Ecology*, 20: 692-705.
- Johansson T, Olsson J, Hjalten J, Jonsson BG, Ericson L, 2006. Beetle attraction to sporocarps and wood infected with mycelia of decay fungi in old-growth spruce forests of northern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 237: 335-341.
- Jolly GM, 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - Stochastic model. *Biometrika*, 52: 225-247.

- Jonsell M, Hansson J, Wedmo L, 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation*, 138: 89-99.
- Jonsell M, Nittérus K, Stighäll K, 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biological Conservation*, 118: 163-117.
- Jonsell M, Nordlander G, Jonsson M, 1999. Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. *Journal of Insect Conservation*, 3: 145-161.
- Jonsell M, Schroeder M, Larsson T, 2003. The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography*, 26: 421-428.
- Jonsson M, 2003. Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Ecological Entomology*, 28: 159-167.
- Jonsson M, Johannesen J, Seitz A, 2003. Comparative genetic structure of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Journal of Insect Conservation*, 7.
- 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.
- Jönsson N, Méndez M, Ranius T, 2004. Nutrient richness of wood mould in tree hollows with the Scarabaeid beetle *Osmoderma eremita*. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27: 79-82.
- Julliard R, 2000. Sex-specific dispersal in spatially varying environments leads to habitat-dependent evolutionarily stable offspring sex ratios. *Behavioral Ecology*, 11: 421-428.
- Juutinen A, Monkkonen M, Sippola AL, 2006. Cost-efficiency of decaying wood as a surrogate for overall species richness in boreal forests. *Conservation Biology*, 20: 74-84.
- Kalinova B, Podskalska H, Ruzicka J, Hoskovec M, 2009. Irresistible bouquet of death-how are burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorus) attracted by carcasses. *Naturwissenschaften*, 96: 889-899.
- Kappes H, Topp W, 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in managed broadleaved forest in central Europe. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1905-1924.
- 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: 35-43.
- Kelner-Pillault S, 1967. Etude écologique du peuplement entomologique des terreaux d'arbres creux. (Châtaigniers et saules). *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale*, 9: 1-228.
- Kendall WL, Conn PB, Hines JE, 2006. Combining multistate capture-recapture data with tag recoveries to estimate demographic parameters. *Ecology*, 87: 169-177.
- Kerth G, Petit E, 2005. Colonization and dispersal in a social species, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Molecular Ecology*, 14: 3943-3950.
- Keulartz J, 2009. European Nature Conservation and Restoration Policy-Problems and Perspectives. *Restoration Ecology*, 17: 446-450.
- Kindt R, 2011. Package *BiodiversityR* version 1.5, <http://cran.r-project.org/web/packages/BiodiversityR/index.html>.
- Kindt R, Coe R, 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: World Agroforestry Centre (ICRAF). 196 p.
- Kindt R, Van Damme P, Simons AJ, 2006. Patterns of species richness at varying scales in western Kenya: Planning for agroecosystem diversification. *Biodiversity and Conservation*, 15: 3235-3249.
- Kirby KJ, Watkins C, editors. 1998. The Ecological History of European forests. CAB International, Oxon.
- Lachat T, Butler R, 2009. Identifying conservation and restoration priorities for saproxylic and old-growth forest species: A case study in Switzerland. *Environmental Management*, 44: 105-118.

- Lambeck RJ, 1997. Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, 11: 849-856.
- Lanier L, 1994. Précis de sylviculture. Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts, Nancy. 477 p.
- Larrieu L, Gonin P, 2008. L'indice de biodiversité potentielle (ibp): une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, LX: 727-748.
- Larsson M, Svensson G, 2011. Monitoring spatiotemporal variation in abundance and dispersal by a pheromone-kairomone system in the threatened saproxylic beetles *Osmoderma eremita* and *Elater ferrugineus*. *Journal of Insect Conservation*: 1-12.
- Larsson MC, Hedin J, Svensson GP, Tolasch T, Francke W, 2003. Characteristic odor of *Osmoderma eremita* identified as a male released pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 29: 575-587.
- Larsson MC, Svensson GP, 2009. Pheromone monitoring of rare and threatened insects: exploiting a pheromone-kairomone system to estimate prey and predator abundance. *Conservation Biology*, 23: 1516-1525.
- Larsson TB, 2001. Biodiversity evaluation tools for European forests. Pages 75-81 dans Franc A, Laroussinie O, Karjalainen T, Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management at the Forest Management Unit Level. *European Forest Institute*, Joensuu.
- Lawton JH, 1988. Population Dynamics - More Time Means More Variation. *Nature*, 334: 563-563.
- Lawton JH, 1999. Are there general laws in ecology? *OIKOS*, 84: 177-192.
- Le Lay G, Engler R, Franc E, Guisan A, 2010. Prospective sampling based on model ensembles improves the detection of rare species. *Ecography*, 33: 1015-1027.
- Leather SR, Walters KFA, Bale JS, 1993. The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, New York.
- Lebreton JD, Pradel R, 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, 29: 353-369.
- Legendre P, Gallagher ED, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129: 271-280.
- Legendre P, Legendre L, 1998. Numerical ecology. Elsevier. 870 p.
- Leseigneur L, 1972. Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse. Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon, suppl. février 1972. 381 p.
- Lindenmayer D, Franklin JF, 2002. Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach. Island Press, Washington, DC.
- Lindenmayer D, Hunter M, 2010. Some guiding concepts for conservation biology. *Conservation Biology*, 24: 1459-1468.
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Donnelly CF, Tanton MT, Nix HA, 1993. The abundance and development of cavities in Eucalyptus trees: a case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 60: 77-104.
- Lindenmayer DB, Franklin JF, Fischer J, 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 131: 433-445.
- Lindenmayer DB, Likens GE, 2009. Adaptive monitoring: a new paradigm for long-term research and monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 24: 482-486.
- Lindenmayer DB, Manning AD, Smith PL, Possingham HP, Fischer J, Oliver I, McCarthy MA, 2002. The focal-species approach and landscape restoration: a critique. *Conservation Biology*, 16: 338-345.
- Lindenmayer DB, Margules CR, Botkin DB, 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14: 941-950.
- Loehle C, 2011. Complexity and the problem of ill-posed questions in ecology. *Ecological Complexity*, 8: 60-67.
- Mac Nally R, 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between and reconciliation of 'predictive' and 'explanatory' models. *Biodiversity and Conservation*, 9: 655-671.

- Mac Nally R, 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1397-1401.
- Magurran AE, 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Princeton University Press, Princeton, USA. 192 p.
- Maiorano L, Falcucci A, Garton EO, Boitani L, 2007. Contribution of the natura 2000 network to biodiversity conservation in Italy. *Conservation Biology*, 21: 1433-1444.
- Manel S, Williams HC, Ormerod SJ, 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38: 921-931.
- Margules CR, Pressey RL, 2000. Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-253.
- Martikainen P, Kouki J, 2003. Sampling the rarest: threatened beetles in boreal forest biodiversity inventories. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1815-1831.
- Mason F, Nardi G, Whitmore D, 2005. Recherches sur la restauration des habitats du bois mort: l'exemple du Life "Bosco della fontana" (Italie). Pages 285-290 dans Vallauri D, André J, Dodelin B, Eynard-Machet R, Rambaud D, Bois mort et à cavités: une clé pour des forêts vivantes. *Lavoisier*, Paris.
- Matern A, Desender K, Drees C, Gaublomme E, Paill WG, Assmann T, 2009. Genetic diversity and population structure of the endangered insect species *Carabus variolosus* in its western distribution range: Implications for conservation. *Conservation Genetics*, 10: 391-405.
- Matern A, Drees C, Kleinwachter M, Assmann T, 2007. Habitat modelling for the conservation of the rare ground beetle species *Carabus variolosus* (Coleoptera, Carabidae) in the riparian zones of headwaters. *Biological Conservation*, 136: 618-627.
- Mattheck C, Bethge K, Tesari I, 2006. Shear effects on failure of hollow trees. *Trees*, 20.
- Mattheck C, Bethge K, West PW, 1994. Breakage of hollow tree stems. *Trees*, 9: 47-50.
- McGeoch MA, Chown SL, 1998. Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 46-47.
- MCPFE, 2003. Improved Pan-European indicators for sustainable forest management, Vienna, 6pp.
- Mendel H, Owen JA, 1990. *Limoniscus violaceus* (Muller) (Col.: Elateridae), the violet click beetle in Britain. *Entomologist*, 109: 43-46.
- Mennechez G, Petit S, Schtickzelle N, Baguette M, 2004. Modelling mortality and dispersal: consequences of parameter generalisation on metapopulation dynamics. *OIKOS*, 106: 243-252.
- Merivee E, Rahi M, Bresciani J, Ravn HP, Luik A, 1998. Antennal sensilla of the click beetle, *Limonius aeruginosus* (Olivier) (Coleoptera : Elateridae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 27: 311-318.
- Merivee E, Rahi M, Luik A, 1997. Distribution of olfactory and some other antennal sensilla in the male click beetle *Agriotes obscurus* L. (Coleoptera: Elateridae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 26: 75-83.
- Merivee E, Rahi M, Luik A, 1999. Antennal sensilla of the click beetle, *Melanotus villosus* (Geoffroy) (Coleoptera : Elateridae). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, 28: 41-51.
- Mertlik J, Dušánek V, 2006. Description of five new species of click-beetles (Coleoptera, Elateridae) from the Palaearctic region with remarks about the distributions 22 additional species. *Folia Heyrovskyana*, 13: 145-162.
- Moilanen A, Hanski I, 1998. Metapopulation dynamics: effect of habitat quality and landscape structure. *Ecology*, 79: 2503-2515.
- Moilanen A, Nieminen M, 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, 83: 1131-1145.
- Mountford EP, 2002. Fallen dead wood levels in the near-natural beech forest at La Tillaie reserve, Fontainebleau, France. *Forestry*, 75: 203-208.

- Müller J, Bußler H, Bense U, Brustel H, Flechtner G, Fowles A, Kahlen M, Möller G, Mühle H, Schmidl J, Zabransky P, 2005. Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldoekologie Online*, 2: 106-113.
- Müller J, Bütler R, 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129: 981-992.
- Munks SA, Koch AJ, Wapstra M, 2009. From guiding principles for the conservation of forest biodiversity to on-ground practice: Lessons from tree hollow management in Tasmania. *Forest Ecology and Management*, 258: 516-524.
- Mutshinda CM, O'Hara RB, Woiwod IP, 2009. What drives community dynamics? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276: 2923-2929.
- Nagelkerke NJD, 1991. A note on general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, 78: 691-692.
- Nakazawa M, 2010. fmsb: Functions for medical statistics book with some demographic data. R package version 0.2 <http://cran.r-project.org/web/packages/fmsb/index.html>.
- Nieto A, Alexander KNA, 2010. European Red List of Saproxylic Beetles. Publications Office of the European Union, Luxembourg. 45 p.
- Nijkamp P, Vindigni G, Nunes P, 2008. Economic valuation of biodiversity: A comparative study. *Ecological Economics*, 67: 217-231.
- Nilsson SG, 1997. Forests in the temperate-boreal transition: natural and manmade features. *Ecological Bulletins*, 46: 61-71.
- Nilsson SG, Baranowski R, 1994. Indicators of megatree continuity - Swedish distribution of click beetles (Elateridae) dependent on hollow trees. (traduit du suédois CUGGE, A., 1999). *Entomologisk Tidskrift*, 115: 81-97.
- Noblecourt T, 2008. Inventaire de l'entomofaune forestière de la forêt de Tronçais, RBD de la Futaie Colbert, RBI de Nantigny et parcelle gérée (2005-2007) (Coleoptera) France, Allier. Rapport d'étude dans le cadre de Natura 2000, Quillan: Office National des Forêts, Pôle National d'Entomologie Forestière. Septembre 2008, 93 p.
- Nordenhem H, 1989. Age, sexual development, and seasonal occurrence of the pine weevil *Hylobius abietis* (L.). *Journal of Applied Entomology*, 108: 260-270.
- North A, Ovaskainen O, 2007. Interactions between dispersal, competition, and landscape heterogeneity. *OIKOS*, 116: 1106-1119.
- Noss RF, 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4: 355-364.
- Noss RF, 1996. Conservation biology, value and advocacy *Conservation Biology*, 10: 904.
- Noss RF, 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management*, 115: 135-146.
- O.N.F., 1990. Directives nationales de gestion de la forêt domaniale et directives nationales pour l'aménagement des forêts appartenant aux collectivités publiques et autres personnes morales bénéficiant du régime forestier. Office National des Forêts, Paris 25p.
- O.N.F., 1992. Etude de la richesse biologique et des dynamiques forestières en forêt domaniale de la Sainte-Baume (VAR) - Bureau d'Etudes Aménagement et Environnement Déc. 1992.
- O.N.F., 2001. Site Natura 2000 PR 110 - FR 9301606 Massif de la sainte Baume. Document d'objectifs. 110 p.
- O.N.F., 2005. Document d'objectifs de la Zone Spéciale de Conservation: "Forêt de la Grésigne", site FR 7300951. Office National des Forêts. 71 p.
- O.N.F., 2010. La gestion durable des forêts publiques... "Produire plus de bois, tout en préservant mieux la biodiversité"....en forêt domaniale. Office National des Forêts, 28 p.
- O'Neal ME, Landis D, A., Rothwell E, Kempel L, Reihnard D, 2004. Tracking insects with harmonic radar: a case study. *American Entomologist*, 50: 212-218.
- Oikonomou V, Dimitrakopoulos PG, Troumbis AY, 2011. Incorporating ecosystem function concept in environmental planning and decision making by means of multi-criteria evaluation: The case-study of kalloní, Lesbos, Greece. *Environmental Management*, 47: 77-92.

- Oksanen J, 2011. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara RG, Simpson GL, Solymos P, Stevens MH, Wagner H, 2010. Vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oleska A, Chybicki IJ, 2010. Inferring dispersal abilities of saproxylic beetles from spatial genetic structure. oral presentation to the 6th European symposium and workshop on conservation of saproxylic beetles. June 15-17, 2010, Ljubljana.
- Ostermann OP, 1998. The need for management of nature conservation sites designated under Natura 2000. *Journal of Applied Ecology*, 35: 968-973.
- Otto HJ, 1998. Écologie forestière. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 397 p.
- Ovaskainen O, 2004. Habitat-specific movement parameters estimated using mark-recapture data and a diffusion model. *Ecology*, 85: 242-257.
- Paillet Y, Berges L, Hjalten J, Odor P, Avon C, Bernhardt-Romermann M, Bijlsma RJ, De Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Meszaros I, Sebastia MT, Schmidt W, Standovar T, Tothmeresz B, Uotila A, Valladares F, Vellak K, Virtanen R, 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology*, 24: 101-112.
- Painter JN, Siitonen J, Hanski I, 2007. Phylogeographical patterns and genetic diversity in three species of Eurasian boreal forest beetles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 267-279.
- Paradise CJ, Dunson WA, 1997. Insect species interactions and resource effects in treeholes: are helodid beetles bottom-up facilitators of midge populations? *Oecologia*, 109: 303-312.
- Pasquet RS, Peltier A, Hufford MB, Oudin E, Saulnier J, Paul L, Knudsen JT, Herren HR, Gepts P, 2008. Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 13456-13461.
- Paulian R, 1988. Biologie des Coléoptères. *Lechevalier*, Paris. 720 p.
- Pearce D, Moran D, 1994. The economic value of biodiversity. Earthscan Publications Limited and IUCN - The World Conservation Union, London. 172 p.
- Peltonen A, Hanski I, 1991. Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. *Ecology*, 72: 1698-1708.
- Phipps J, 1966. Ovulation and Oocyte Resorption in Acridoidea (Orthoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London Series a-General Entomology*, 41: 78-81.
- Polis GA, Barnes JD, Seely MK, Henschel MK, Enders MM, 1998. Predation as a major cost of reproduction in Namib Desert tenebrionid beetles. *Ecology*, 79: 2560-2566.
- Psychoudakis D, Moulder W, Chen CC, Zhu HP, Volakis JL, 2008. A portable low-power harmonic radar system and conformal tag for insect tracking. *Ieee Antennas and Wireless Propagation Letters*, 7: 444-447.
- Pulliam HR, 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- R Development Core Team, 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Rabil J, 1992. Ah, cette Grésigne! Catalogue des Coléoptères de la forêt de Grésigne (Tarn). *Nouvelles archives du muséum d'histoire naturelle de Lyon*, 29_30: 1-174.
- Rabil J, 1995. Ah! cette Grésigne...! *L'Entomologiste*, 51: 3-6.
- Ranius T, 2000. Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Animal Conservation*, 3: 37-43.
- Ranius T, 2001. Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia*, 126: 208-215.
- Ranius T, 2002a. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biological Conservation*, 103: 85-91.

- Ranius T, 2002b. *Osmoderma eremita* as an indicator of species richness of beetles in tree hollows. *Biodiversity and Conservation*, 11: 931-941.
- Ranius T, 2002c. Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Animal Biodiversity and Conservation*, 25: 53-68.
- Ranius T, 2006. Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48: 177-188.
- Ranius T, 2007. Extinction risks in metapopulations of a beetle inhabiting hollow trees predicted from time series. *Ecography*, 30: 716-726.
- Ranius T, Aguado LO, Antonsson K, Audisio P, Ballerio A, Carpaneto GM, Chobot K, Gjurašin B, Hanssen O, Huijbregts H, Lakatos F, Martin O, Neculiseanu Z, Nikitsky NB, Paill W, Pirnat A, Rizun V, Ruicnescu V, Stegner J, Süda I, Szwako P, Tamutis V, Telnov D, Tsinkevich V, Versteirt V, Vignon V, Vögeli M, Zach P, 2005. *Osmoderma eremita* (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) in Europe. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28: 1-44.
- Ranius T, Hedin J, 2001. The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia*, 126: 363-370.
- Ranius T, Hedin J, 2004. Hermit beetle (*Osmoderma eremita*) in a fragmented landscape: predicting occupancy patterns. Pages 162-170 *dans* Akçakaya R, Burgman M, Kindvall O, Wood CC, Sjögren-Gulve P, Hatfield JS, McCarthy MA, Species conservation and management: case studies. *Oxford University Press*, New York.
- Ranius T, Jansson N, 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation*, 95: 85-94.
- Ranius T, Johansson V, Fahrig L, 2010. A comparison of patch connectivity measures using data on invertebrates in hollow oaks. *Ecography*, 33: 971-978.
- Ranius T, Kindvall O, 2006. Extinction risk of wood-living model species in forest landscapes as related to forest history and conservation strategy. *Landscape Ecology*, 21: 687-698.
- Ranius T, Niklasson M, Berg N, 2009a. A comparison of methods for estimating the age of hollow oaks. *Ecoscience*, 16: 167-174.
- Ranius T, Niklasson M, Berg N, 2009b. Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management*, 257: 303-310.
- Ranius T, Nilsson S, 1997. Habitat of *Osmoderma eremita* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae), a beetle living in hollow trees. *Journal of Insect Conservation*, 1: 193-204.
- Ranius T, Svensson GP, Berg N, Niklasson M, Larsson MC, 2009c. The successional change of hollow oaks affects their suitability for an inhabiting beetle, *Osmoderma eremita*. *Annales Zoologici Fennici*, 46: 205-216.
- Raphael MG, Molina R, Molina N, editors. 2007. Conservation of rare or little-known species - biological, social and economic considerations. Island Press, Washington. 392 p.
- Rémy E, 2001. Natura 2000: une expertise partagée. *Economie Rurale*, 262: 19-34.
- Revelle W, 2011. psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research. R package version 1.0-94, <http://cran.r-project.org/web/packages/psych/index.html>.
- Reynolds DR, Riley JR, 2002. Remote-sensing, telemetric and computer-based technologies for investigating insect movement: a survey of existing and potential techniques. *Computers and Electronics in Agriculture*, 35: 271-307.
- Riecken U, Raths U, 1996. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici*, 33: 109-116.
- Riley JR, Smith AD, 2002. Design considerations for an harmonic radar to investigate the flight of insects at low altitude. *Computers and Electronics in Agriculture*, 35: 151-169.
- Rink M, Sinsch U, 2007. Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles: implications for conservation. *Journal of Zoology*, 272: 235-243.
- Ripley B, 2010. boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions (Canty). R package version 1.2-43, <http://cran.r-project.org/web/packages/boot/index.html>.

- Robinson EJM, Richardson TO, Sendova-Franks AB, Feinerman O, Franks NR, 2009. Radio tagging reveals the roles of corpulence, experience and social information in ant decision making. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 627-636.
- Roderick GK, 1996. Geographic structure insect populations: Gene flow, phylogeography, and their uses. *Annual Review of Entomology*, 41: 325-352.
- Rodrigues ASL, Brooks TM, 2007. Shortcuts for biodiversity conservation planning: The effectiveness of surrogates. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38: 713-737.
- Roland J, McKinnon G, Backhouse C, Taylor PD, 1996. Even smaller radar tags on insects. *Nature*, 381: 120-120.
- Rolstad J, Gjerde I, Gundersen VS, Saetersdal M, 2002. Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology*, 16: 253-257.
- Roussel L, 1978. Lumières, gourmands et rejets sur souches. *Revue Forestière Française*, 3: 186-197.
- Rukke BA, 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: 561-572.
- Ruther J, Meiners T, Steidle JLM, 2002. Rich in phenomena-lacking in terms. A classification of kairomones. *Chemoecology*, 12: 161-167.
- Růžička J, Jansson N, Coskun M, 2006. Complementary description of *Catops hanusi* (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae), with notes on its bionomy and occurrence in Turkey. *Entomological Problems*, 36: 43-46.
- Ryman N, Palm S, Andre C, Carvalho GR, Dahlgren TG, Jorde PE, Laikre L, Larsson LC, Palme A, Ruzzante DE, 2006. Power for detecting genetic divergence: differences between statistical methods and marker loci. *Molecular Ecology*, 15: 2031-2045.
- Saint-Germain M, Drapeau P, Hébert C, 2004. Xylophagous insect species composition and patterns of substratum use on fire-killed black spruce in central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 677-685.
- Sainte-Claire-Deville J, 1935-1938. Catalogue raisonné des coléoptères de France. *L'Abeille*, XXXVI, p. 1-467 et 1-8.
- Sardin T, 2002. Guide de sylviculture des chênes du Sud-Ouest. Office National des Forêts, 88p.
- Schneider C, 2003. The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology*, 28: 252-256.
- Schuldt A, Assmann T, 2010. Invertebrate diversity and national responsibility for species conservation across Europe - A multi-taxon approach. *Biological Conservation*, 143: 2747-2756.
- Schwarze FWMR, Engels J, Mattheck C, 2000. Fungal strategies of wood decay in tree. Springer. 185 p.
- Scott JM, Abbitt RJ, Groves CR, 2001. What are we protecting? The United States conservation portfolio. *Conservation Biology in Practice*, 2: 18-19.
- Sedgeley JA, 2001. Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand. *Journal of Applied Ecology*, 38: 425-438.
- Servin E, 1997. Les Chênes sessiles et pédonculés. Guide des sylviculteurs. Institut pour le Développement Forestier. 97 p. p.
- Shigo AL, 1984. Compartmentalization - a conceptual-framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Annual Review of Phytopathology*, 22: 189-214.
- Siitonen J, 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49: 11-41.
- Simberloff D, 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era? *Biological Conservation*, 83: 247-257.
- Simberloff D, 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity *Forest Ecology and Management*, 115: 101-111.
- Simberloff D, 2004. Community ecology: Is it time to move on? *American Naturalist*, 163: 787-799.

- Simila M, Kouki J, Monkkonen M, Sippola AL, Huhta E, 2006. Co-variation and indicators, of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests? *Ecological Indicators*, 6: 686-700.
- Sing T, Sander O, Beerenwinkel N, Lengauer T, 2009. ROCR: Visualizing the performance of scoring classifiers. R package version 1.0-4, <http://cran.r-project.org/web/packages/ROCR/index.html>.
- Singh T, 1958. Ovulation and Corpus luteum formation in *Locusta migratoria* Reiche and Fairmaire and *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 110: 1-20.
- Snäll T, Pennanen J, Kivistö L, Hanski I, 2005. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape. *OIKOS*, 109: 209-222.
- Sokolova MI, Zinkevich NS, Zakharov IA, 2002. Bacteria in ovarioles of females from maleless families of ladybird beetles *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) naturally infected with Rickettsia, Wolbachia, and Spiroplasma. *Journal of Invertebrate Pathology*, 79: 72-79.
- Soulé ME, 1985. What is conservation biology? *Bioscience*, 35: 727-734.
- Soulé ME, Wilcox BA, editors. 1980. Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Sinauer Associates, Sunderland. 395 p.
- Speight MCD, 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Nature and Environment Series (42). Council of Europe, Strasbourg. 82 p.
- Speight MCD, Castella E, 2001. An approach to interpretation of lists of insects using digitised biological information about the species. *Journal of Insect Conservation*, 5: 131-139.
- Stevens VM, Turlure C, Baguette M, 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews*, 85: 625-642.
- Stokland JN, Tomter SM, Söderberg U, 2004. Developpement of dead wood indicators for biodiversity monitoring : Experiences from Scandinavia. Pages 207-226 dans Marchetti M, Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality. *EFI Proceedings No. 51*.
- Strauss B, Biedermann R, 2007. Evaluating temporal and spatial generality: How valid are species-habitat relationship models? *Ecological Modelling*, 204: 104-114.
- Svensson GP, Larsson MC, 2008. Enantiomeric specificity in a pheromone-kairomone system of two threatened saproxylic beetles, *Osmoderma eremita* and *Elater ferrugineus*. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 189-197.
- Svensson GP, Larsson MC, Hedin J, 2004. Attraction of the larval predator *Elater ferrugineus* to the sex pheromone of its prey, *Osmoderma eremita*, and its implication for conservation biology. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 353-363.
- Sverdrup-Thygeson A, 2010. Colonization of experimentally arranged resource patches - a case study of fungivorous beetles. *Entomologica Fennica*, 21: 139-150.
- 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: 486-493.
- Sverdrup-Thygeson A, Skarpaas O, Odegaard F, 2010. Hollow oaks and beetle conservation: the significance of the surroundings. *Biodiversity and Conservation*, 19: 837-852.
- Swart JAA, van der Windt HJ, Keulartz J, 2001. Valuation of nature in conservation and restoration. *Restoration Ecology*, 9: 230-238.
- Swets JA, 1988. Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. *Science*, 240: 1285-1293.
- Sword GA, Lorch PD, Gwynne DT, 2005. Migratory bands give crickets protection. *Nature*, 433: 703-703.
- Taylor RAJ, Bauer LS, Poland TM, Windell KN, 2010. Flight performance of *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) on a flight mill and in free flight. *Journal of Insect Behavior*, 23: 128-148.
- Temesgen H, Barrett TM, Latta G, 2008. Estimating cavity tree abundance using nearest neighbor imputation methods for western Oregon and Washington forests. *Silva Fennica*, 42: 337-354.

- Thakeow P, Weißbecker B, Schütz S, 2006. Volatile organic compounds emitted from fungal-rotting beech (*Fagus sylvatica*). *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.*, 15: 157-160.
- Thomaes A, Kervyn T, Maes D, 2008. Applying species distribution modelling for the conservation of the threatened saproxylic Stag Beetle (*Lucanus cervus*). *Biological Conservation*, 141: 1400-1410.
- Thomas CD, 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 267: 139-145.
- Thomas SL, 2007. Effects of forest management on click beetles (Coleoptera: Elateridae) assemblages in the Acadian forest of Maine. University of Maine. 193 p.
- Thompson GG, Thompson SA, Withers PC, Fraser J, 2007. Determining adequate trapping effort and species richness using species accumulation curves for environmental impact assessments. *Austral Ecology*, 32: 570-580.
- Tillon L, 2005. Biodiversité, dynamique et conservation des petits mammifères cavicoles. Pages 137-144 dans Vallauri D, André J, Dodelin B, Eynard-Machet R, Rambaud D, Bois mort et à cavités: une clé pour des forêts vivantes. *Lavoisier*, Paris.
- Tilman D, May RM, Lehman C, Nowak M, 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371: 65-66.
- Togashi K, 1990. A field experiment on dispersal of newly emerged adults of *Monochamus alternatus* (Coleoptera, Cerambycidae). *Researches on Population Ecology*, 32: 1-13.
- Tolasch T, 2008. Sex pheromone of *Ectinus aterrimus* (Linné, 1761) (Coleoptera : Elateridae). *Chemoecology*, 18: 177-180.
- Tolasch T, Fragstein MV, Steidle JLM, 2007. Sex Pheromone of *Elater ferrugineus* L. (Coleoptera: Elateridae). *Journal of Chemical Ecology*, 33: 2156-2166.
- Tolasch T, von Fragstein M, Steidle JLM, 2010. Sex Pheromone of *Agriotes acuminatus* (Stephens, 1830) (Coleoptera: Elateridae). *Journal of Chemical Ecology*, 36: 314-318.
- Tracy GR, Brussard PF, 1996. The importance of science in conservation biology. *Conservation Biology*, 10: 918-919.
- Traill LW, Bradshaw CJA, Brook BW, 2007. Minimum viable population size: A meta analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*, 139: 159-166.
- Tronquet M, 2008. Le piège à émergence forestier, version moderne de la caisse d'élevage; l'un des instruments de mesure de la biodiversité en milieu boisé. *R.A.R.E.*, 17: 106-114.
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C, 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*, 17: 229-239.
- Vaillant F, 1978. Les Systemus et leur habitat dendrotelme. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 83: 73-85.
- Vallauri D, 2005. Le bois mort, une lacune des forêts en France et en Europe. Pages 9-18 dans Vallauri D, André J, Dodelin B, Eynard-Machet R, Rambaud D, Bois mort et à cavités: une clé pour des forêts vivantes. *Lavoisier*, Paris.
- Velle L, 2010. *Limoniscus violaceus* (P. W. J. Müller, 1821) dans le département de l'Allier : confirmation de sa présence en forêt de Tronçais et nouvelle localité (Coleoptera Elateridae). *L'Entomologiste*, 67: 29-31.
- Vignon V, 2006. Le pique-prune: histoire d'une sauvegarde. Page 31. O.G.E - Cofiroute.
- Viikari V, Chisum J, Seppa H, 2010. Wireless Passive Photo Detector for Insect Tracking. *Microwave and Optical Technology Letters*, 52: 2312-2315.
- Vinatier F, Chailleux A, Duyck PF, Salmon F, Lescourret F, Tixier P, 2010. Radiotelemetry unravels movements of a walking insect species in heterogeneous environments. *Animal Behaviour*, 80: 221-229.
- von Oheimb G, Westphal C, Hardtle W, 2007. Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). *European Journal of Forest Research*, 126: 359-370.
- Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F, 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, 144: 441-450.

- Wainhouse D, Staley J, J. J, Bosswell R, 2005. The effect of environmentally induced changes in the bark of young conifers on feeding behaviour and reproductive development of adult *Hylobius abietis* (Coleoptera: Curculionidae). *Bulletin of Entomological Research*, 95: 151-159.
- Walsh C, Mac Nally R, 2008. hier.part: Hierarchical Partitioning. R package version 1.0-3, <http://cran.r-project.org/web/packages/hier.part/index.html>.
- Walters CJ, Holling CS, 1990. Large-Scale management experiments and learning by doing. *Ecology*, 71: 2060-2068.
- Warnes GR, 2010. gplots: Various R programming tools for plotting data. R package version 2.8, <http://cran.r-project.org/web/packages/gplots/index.html>.
- Whitlock MC, 1992. Nonequilibrium population structure in forked fungus beetles - extinction, colonization, and the genetic variance among populations. *American Naturalist*, 139: 952-970.
- Wikars LO, Sahlin E, Ranius T, 2005. A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. *Canadian Entomologist*, 137: 304-324.
- Wikelski M, Moskowicz D, Adelman JS, Cochran J, Wilcove DS, May ML, 2006. Simple rules guide dragonfly migration. *Biology Letters*, 2: 325-329.
- Wikelski M, Moxley J, Eaton-Mordas A, Lopez-Uribe MM, Holland R, Moskowicz D, Roubik DW, Kays R, 2010. Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry. *PLoS ONE*, 5: 6.
- Williams DW, Li GH, Gao RT, 2004. Tracking movements of individual *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera : Cerambycidae) adults: Application of harmonic radar. *Environmental Entomology*, 33: 644-649.
- Willott SJ, 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *Journal of Applied Ecology*, 38: 484-486.
- Wilson EO, editor. 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington. 583 p.
- Wilson O, 2000. The future of life. Vintage books. 229 p.
- Windell KN, Kautz J, 2007. Determining how much weight emerald ash borers can carry in flight ? Forest Health Protection - Technical Report 0734-2815, 49 p.
- Winter S, Möller G, 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255: 1251-1261.
- Zach P, 2003. The occurrence and conservation status of *Limoniscus violaceus* and *Ampedus quadrisignatus* (Coleoptera, Elateridae) in Central Slovakia. Pages 12-16 dans Bowen C, Proceedings of the second pan-European conference on saproxylic beetles. *Peoples' Trust for Endangered Species*, Royal Holloway, University of London.
- Zhu HP, Psychoudakis D, Brazee RD, Thistle HW, Volakis JL, 2011. Capability of patch antennas in a portable harmonic radar system to track insects. *Transactions of the ASABE*, 54: 355-362.
- Zurell D, Berger U, Cabral JS, Jeltsch F, Meynard CN, Munkemüller T, Nehrbass N, Pagel J, Reineking B, Schröder B, Grimm V, 2010. The virtual ecologist approach: simulating data and observers. *OIKOS*, 119: 622-635.

SUPPLÉMENT

Supplément I : Liste des espèces de coléoptères observées par piégeage à émergence avec :

- **N**: abondance totale
- Site d'étude :
 - **AV**: Site FR 1100795 Vieux arbres de la haute vallée de l'aveyron et des abords du causse comtal
 - **CP** : Site FR220382 Massif forestier de Compiègne
 - **FT** : Site FR7302001 Massif de Fontainebleau
 - **GR** : Site FR300951 Forêt de la Grésigne
 - **SB** : Site FR9301606 Massif de la Sainte Baume
- **Ana** : Espèces intégrées aux analyses sur les cortèges d'espèces.
- **Sapro** : Espèces saproxyliques (*sensu* French Information System on Saproxylic Beetle Ecology (Frisbee)(Bouget et al., 2008))
- **Cav**: Espèces cavicoles (*sensu* Brustel *com.pers*)
- **IUCN** : Niveau de menace selon les critères IUCN (Nieto & Alexander, 2010)
- Espèces saproxyliques bioindicatrices des forêts françaises de qualité (Brustel, 2001):
 - **If** : Niveau de sténocécie
 - **lpn** : Niveau de rareté pour la moitié Nord de la France
 - **lps** : Niveau de rareté pour la moitié Sud de la France
- **UWR** : Espèces reliques des forêts anciennes (Müller *et al.*, 2005).

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	Ipn	UWR
Aderidae	<i>Aderus populneus</i>	(Creutzer in Panzer, 1796)	8	8					oui	oui	Fac					
Aderidae	<i>Euglenes oculatus</i>	(Paykull, 1798)	61	1	2		58		oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Dorcatoma androgyna</i>	Büche, 2001	10				10		oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Dorcatoma chrysomelina</i>	Sturm, 1837	113		34	21	58		oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Dorcatoma flavicornis</i>	(Fabricius, 1792)	9				9		oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Dorcatoma setosella</i>	Mulsant & Rey, 1864	1				1		oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Hadrobregmus denticollis</i>	(Creutzer in Panzer, 1796)	24				24		oui	oui	non					
Anobiidae	<i>Hemicoelus costatus</i>	(Aragona, 1830)	7					7	oui	oui	non					
Anobiidae	<i>Hemicoelus nitidus</i>	(Fabricius, 1792)	82	16		13	31	22	oui	oui	non					
Anobiidae	<i>Mizodorcatoma dommeri</i>	(Rosenhauer, 1856)	1				1		oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Ochina ptinoides</i>	(Marsham, 1802)	1		1				oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Oligomerus brunneus</i>	(Olivier, 1790)	66	3			60	3	oui	oui	Fac					
Anobiidae	<i>Ptilinus pectinicornis</i>	(Linnaeus, 1758)	14		3	6	4	1	oui	oui	non					
Anobiidae	<i>Ptinomorphus imperialis</i>	(Linnaeus, 1767)	1				1		oui	oui	non					
Anobiidae	<i>Xestobium rufovillosum</i>	(De Geer, 1774)	2	1				1	oui	oui	non					
Anthribidae	<i>Platyrhinus resinosus</i>	(Scopoli, 1763)	5			4		1	oui	oui	non					
Biphyllidae	<i>Diplocoelus fagi</i>	Guérin-Ménéville, 1838	36					36	oui	oui	non					
Bothrideridae	<i>Oxylaemus cylindricus</i>	Panzer, 1796	29				29		oui	oui	Fac		3	2	2	
Bothrideridae	<i>Oxylaemus variolosus</i>	(Dufour, 1843)	3				3		oui	oui	Fac		3	3	3	1
Buprestidae	<i>Eurythyrea quercus</i>	(Herbst, 1784)	6				6		oui	oui	non		2	3	3	1
Byrrhidae	<i>Byrrhus pilula</i>	(Linnaeus, 1758)	1				1		non	non	non					
Byrrhidae	<i>Byrrhus pyrenaeus</i>	Dufour, 1834	1				1		non	non	non					
Cantharidae	<i>Cantharis decipiens</i>	Baudi, 1871	2		1	1			non	non	non					
Cantharidae	<i>Malthinus fasciatus</i>	(Olivier, 1790)	10				1	9	non	oui	non					
Cantharidae	<i>Malthinus flaveolus</i>	(Herbst, 1786)	22				20	2	non	oui	non					
Cantharidae	<i>Malthinus minimus</i>	Palm 1975	7				7		non	oui	non					
Cantharidae	<i>Malthinus seriepunctatus</i>	Kiesenwetter, 1852	44				42	2	non	oui	non					
Cantharidae	<i>Malthodes marginatus</i>	(Latreille, 1806)	9		2	2	5		non	oui	non					
Cantharidae	<i>Rhagonycha fulva</i>	(Scopoli, 1763)	2				2		non	non	non					
Cantharidae	<i>Rhagonycha lutea</i>	(Müller, 1764)	1		1				non	non	non					
Carabidae	<i>Abax parallelepipedus</i>	(Piller & Mitterpacher, 1783)	123		28		82	13	oui	non	non					
Carabidae	<i>Carabus auratus</i>	Linnaeus, 1761	79				79		oui	non	non					
Carabidae	<i>Carabus auronitens</i>	Fabricius, 1792	12		11		1		oui	non	non					
Carabidae	<i>Carabus hispanus</i>	Fabricius, 1787	22				22		oui	non	non					
Carabidae	<i>Carabus intricatus</i>	Linnaeus, 1761	41		1	37		3	oui	non	non					
Carabidae	<i>Carabus nemoralis</i>	O.F. Müller, 1764	66			1	65		oui	non	non					
Carabidae	<i>Carabus problematicus</i>	Herbst, 1786	58	5	43		10		oui	non	non					
Carabidae	<i>Carabus splendens</i>	Olivier, 1790	16				16		oui	non	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	lpn	UWR
Carabidae	<i>Carabus violaceus</i>	Linnaeus, 1758	225	17	86	3	119		oui	non	non					
Carabidae	<i>Cychrus attenuatus</i>	(Fabricius, 1792)	1		1				oui	non	non					
Carabidae	<i>Dromius quadrimaculatus</i>	(Linnaeus, 1758)	1		1				oui	non	non					
Carabidae	<i>Harpalus decipiens</i>	Dejean, 1829	2	2					oui	non	non					
Carabidae	<i>Laemostenus terricola</i>	(Herbst, 1784)	7				7		oui	non	non					
Carabidae	<i>Laemostenus venustus</i>	(Dejean, 1828)	13				3	10	oui	non	non					
Carabidae	<i>Leistus rufomarginatus</i>	(Duftschmid, 1812)	2		2				oui	non	non					
Carabidae	<i>Notiophilus rufipes</i>	Curtis, 1829	1	1					oui	non	non					
Carabidae	<i>Ophonus azureus</i>	(Fabricius, 1775)	1	1					oui	non	non					
Carabidae	<i>Porotachys bisulcatus</i>	(Nicolai, 1822)	1				1		oui	non	non					
Carabidae	<i>Pterostichus cristatus</i>	(L. Dufour, 1820)	74		1			73	oui	non	non					
Carabidae	<i>Trechus obtusus</i>	Erichson, 1837	1				1		oui	non	non					
Carabidae	<i>Nebria brevicollis</i>	(Fabricius, 1792)	6	6					oui	non	non					
Carabidae	<i>Pterostichus madidus</i>	(Fabricius, 1775)	58	16			42		oui	non	non					
Cerambycidae	<i>Aegosoma scabricorne</i>	(Scopoli, 1763)	9			4		5	oui	oui	non	LC	1	2	2	
Cerambycidae	<i>Akimerus schaefferi</i>	(Laicharting, 1784)	3				3		oui	oui	non		2	3	3	1
Cerambycidae	<i>Alosterna tabacicolor</i>	(De Geer, 1775)	69	1	13		55		oui	oui	non					
Cerambycidae	<i>Anaglyptus mysticus</i>	(Linnaeus, 1758)	3		3				oui	oui	non	LC	1	2	2	
Cerambycidae	<i>Anoplodera sexguttata</i>	(Fabricius, 1775)	3				3		oui	oui	non		1	2	2	
Cerambycidae	<i>Cerambyx cerdo</i>	Linnaeus, 1758	1				1		oui	oui	non	NT	1	1	3	1
Cerambycidae	<i>Cerambyx scopolii</i>	Fuessly, 1775	7		7				oui	oui	non	LC				
Cerambycidae	<i>Necydalis ulmi</i>	Chevrolat, 1838	1			1			oui	oui	Fac		2	3	3	1
Cerambycidae	<i>Parmena balteus</i>		1					1	oui	oui	non					
Cerambycidae	<i>Pogonocherus hispidulus</i>	(Piller & Mitterpacher, 1783)	1					1	non	oui	non					
Cerambycidae	<i>Prionus coriarius</i>	(Linnaeus, 1758)	22				21	1	oui	oui	non	LC	2	2	2	
Cerambycidae	<i>Rhagium sycophanta</i>	(Schrank, 1781)	4	1			3		oui	oui	non		1	2	1	
Cerambycidae	<i>Stenurella sennii</i>	Sama, 2002	1				1		oui	oui	non					
Cerambycidae	<i>Stictoleptura erythroptera</i>	(Hagenbach, 1822)	1					1	oui	oui	Fac		2	3	3	1
Cerambycidae	<i>Stictoleptura scutellata</i>	(Fabricius, 1781)	3		3				oui	oui	non		2	2	2	
Cerophytidae	<i>Cerophytum elateroides</i>	(Latreille, 1804)	1				1		oui	oui	Fac	VU	3	3	3	
Cerylonidae	<i>Cerylon fagi</i>	Brisout de Barneville 1867	1		1				oui	oui	non					
Cerylonidae	<i>Cerylon ferrugineum</i>	Stephens, 1830	24		1		13	10	oui	oui	non					
Cerylonidae	<i>Cerylon histeroides</i>	(Fabricius, 1792)	2				2		oui	oui	non					
Ciidae	<i>Cis alter</i>	Silfverberg, 1991	49	17			30	2	oui	oui	non					
Ciidae	<i>Cis castaneus</i>	Mellié, 1848	1	1					oui	oui	non					
Ciidae	<i>Cis rugulosus</i>	Mellié, 1848	1				1		oui	oui	non					
Ciidae	<i>Cis striatulus</i>	Mellié, 1848	1				1		oui	oui	non					
Ciidae	<i>Ennearthron cornutum</i>	(Gyllenhal, 1827)	8			2	6		oui	oui	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	lps	UWR
Ciidae	<i>Orthocis festinus</i>	(Panzer, 1793)	2				2		oui	oui	non					
Ciidae	<i>Orthocis vestitus</i>	(Mellié, 1848)	1				1		oui	oui	non					
Clambidae	<i>Clambus punctulum</i>	(Beck, 1817)	2		1		1		oui	oui	non					
Cleridae	<i>Korynetes ruficornis</i>	Sturm, 1837	5			5			oui	oui	Fac					
Cleridae	<i>Opilo mollis</i>	(Linnaeus, 1758)	3			3			oui	oui	non		2	2	3	
Coccinelidae	<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	(Linnaeus, 1758)	1				1		oui	non	non					
Coccinelidae	<i>Scymnus rubromaculatus</i>	(Goeze, 1778)	1				1		oui	non	non					
Colydiidae	<i>Colydium elongatum</i>	(Fabricius, 1787)	1				1		oui	oui	non					
Colydiidae	<i>Pycnomerus terebrans</i>	(Olivier, 1790)	242		185	21	36		oui	oui	Fac		3	3	3	
Colydiidae	<i>Synchita variegata</i>	Hellwig, 1792	2		1		1		oui	oui	non					
Corylophidae	<i>Arthrolips fasciata</i>	(Erichson, 1842)	1				1		oui	oui	non					
Corylophidae	<i>Arthrolips obscura</i>	(C.R.Sahlberg, 1833)	2			1		1	oui	oui	non					
Cryptophagidae	<i>Atomaria nigrirostris</i>	Stephens, 1830	1				1		non	oui	non					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus acutangulus</i>	Gyllenhal, 1828	22	22					non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus dentatus</i>	Erichson, 1846	8	4			4		non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus distinguendus</i>	Sturm, 1845	7	5	2				non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus labilis</i>	Erichson, 1846	1				1		non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus pallidus</i>	Sturm, 1845	6	4			2		non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus pilosus</i>	Gyllenhal, 1828	57	17	6		34		non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus pubescens</i>	Sturm, 1845	10				10		non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus saginatus</i>	Sturm, 1845	20	20					non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus scanicus</i>	(Linnaeus, 1758)	998	78		1	919		non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus sporadum</i>	Bruce, 1934	2	2					non	oui	Fac					
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus thomsoni</i>	Reitter, 1875	8					8	non	oui	Fac					
Curculionidae	<i>Acalles humerosus</i>	Fairmaire, 1862	26				26		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Acalles lemur</i>	(Germar, 1824)	48			3	45		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Acalles micros</i>	Dieckmann, 1982	1		1				oui	oui	Fac					
Curculionidae	<i>Acalles pulchellus</i>	H. Brisout, 1864	4				4		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Acallocrates minutesquamosus</i>	(Reiche, 1860)	180					180	oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Anchondium unguiculare</i>	(Aubé, 1850)	15				15		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Aparopion chevrolati</i>	(Jacquelin du Val, 1854)	28				28		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Barypeithes pellucidus</i>	(Keys, 1911)	404				404		oui	non	non					
Curculionidae	<i>Camptorhinus simplex</i>	Seidlitz, 1867	9				9		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Camptorhinus statua</i>	(Rossi, 1790)	5			5			oui	oui	non					1
Curculionidae	<i>Curculio elephas</i>	(Gyllenhal, 1836)	1				1		oui	non	non					
Curculionidae	<i>Curculio glandium</i>	Marsham, 1802	1				1		oui	non	non					
Curculionidae	<i>Curculio venosus</i>	(Gravenhorst, 1807)	2				2		oui	non	non					
Curculionidae	<i>Dryophthorus corticalis</i>	(Paykull, 1792)	809		5	195	609		oui	oui	Fac					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	Ipn	UWR
Curculionidae	<i>Kyklioacalles navieresii</i>	Boheman, 1837	13				13		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Mitoplinthus caliginosus</i>	Fabricius, 1775	11				11		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Omiomima concinna</i>	(Boheman, 1834)	8				1	7	oui	non	non					
Curculionidae	<i>Otiorhynchus malefidus</i>	Gyllenhal, 1834	1					1	oui	non	non					
Curculionidae	<i>Phloeophagus lignarius</i>	Boheman, 1838	71		40		26	5	oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Polydrusus cervinus</i>	(Linnaeus, 1758)	7				7		oui	non	non					
Curculionidae	<i>Rutera hypocrita</i>	(Boheman, 1834)	48		34		14		oui	oui	non					
Curculionidae	<i>Stereocorynes truncorum</i>	(Germar, 1824)	3				3		oui	oui	non					
Dermestidae	<i>Anthrenus scrophulariae</i>	(Linnaeus, 1758)	2	2					oui	oui	Fac					
Dermestidae	<i>Attagenus punctatus</i>	(Scopoli, 1772)	1				1		oui	oui	Fac					
Dermestidae	<i>Ctesias serra</i>	(Fabricius, 1792)	12	1			11		oui	oui	Fac					
Dermestidae	<i>Megatoma undata</i>	(Linnaeus, 1758)	1	1					oui	oui	non					
Dermestidae	<i>Trinodes hirtus</i>	(Fabricius, 1781)	100	13		4	78	5	oui	oui	oui					
Elateridae	<i>Agriotes acuminatus</i>	(Stephens, 1830)	5		3		2		oui	non	non					
Elateridae	<i>Agriotes pallidulus</i>	(Illiger, 1807)	1				1		oui	non	non					
Elateridae	<i>Agriotes pilosellus</i>	(Schönherr, 1817)	3	2			1		oui	non	non					
Elateridae	<i>Ampedus brunnicornis</i>	Germar, 1844	44		11	33			oui	oui	Fac	VU	3	3	3	1
Elateridae	<i>Ampedus cardinalis</i>	(Schiödt, 1865)	1				1		oui	oui	Fac		3	3	3	1
Elateridae	<i>Ampedus glycerus</i>	(Herbst, 1784)	36	2	1		33		oui	oui	Fac	LC	3	2	2	
Elateridae	<i>Ampedus melanurus</i>	Mulsant & Guillebeau, 1855	1				1		oui	oui	Fac	DD	3	3	3	
Elateridae	<i>Ampedus nigerrimus</i>	(Lacordaire in Boisduval & Lacordaire, 1835)	22		2		20		oui	oui	Fac	NT	2	2	2	
Elateridae	<i>Ampedus pomorum</i>	(Herbst, 1784)	8		1		7		oui	oui	Fac	LC	2	2	2	
Elateridae	<i>Ampedus quercicola</i>	(Buysson, 1887)	4				4		oui	oui	Fac	LC				
Elateridae	<i>Ampedus rufipennis</i>	(Stephens, 1830)	168		108	3	12	45	oui	oui	Fac	LC	3	2	2	
Elateridae	<i>Athous campyloides</i>	Newman, 1833	9	2			7		oui	non	non					
Elateridae	<i>Athous haemorrhoidalis</i>	(Fabricius, 1801)	11		8		1	2	oui	non	non					
Elateridae	<i>Athous subfuscus</i>	(O.F. Müller, 1764)	4		1		3		oui	non	non					
Elateridae	<i>Athous vittatus</i>	(Gmelin, 1790)	27		2		25		oui	non	non					
Elateridae	<i>Brachygonus ruficeps</i>	(Mulsant & Guillebeau, 1855)	119			10	84	25	oui	oui	oui	NT	3	3	3	1
Elateridae	<i>Cardiophorus gramineus</i>	(Scopoli, 1763)	71	48	3		13	7	oui	oui	oui	NT	3	2	2	
Elateridae	<i>Cardiophorus nigerrimus</i>	Erichson, 1840	4		4				oui	non	non					
Elateridae	<i>Elater ferrugineus</i>	Linnaeus, 1758	2	2					oui	oui	oui	NT	3	2	3	2
Elateridae	<i>Hemicrepidius hirtus</i>	(Herbst, 1784)	1		1				oui	non	non					
Elateridae	<i>Ischnodes sanguinicollis</i>	(Panzer, 1793)	229	39	96	3	85	6	oui	oui	oui	VU	3	3	3	2
Elateridae	<i>Lacon querceus</i>	(Herbst, 1784)	10		1		9		oui	oui	Fac	NT	3	3	3	1
Elateridae	<i>Limoniscus violaceus</i>	(P. W. J. Müller, 1821)	99	23	26	1	48	1	oui	oui	oui	EN	3	4	4	1
Elateridae	<i>Megapenthes lugens</i>	(L. Redtenbacher, 1842)	36	3	2	7	21	3	oui	oui	oui	NT	3	3	3	2
Elateridae	<i>Melanotus villosus</i>	(Fourcroy, 1785)	144	7	37	3	77	20	oui	oui	Fac	LC				

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	Ipn	UWR
Elateridae	<i>Nothodes parvulus</i>	(Panzer, 1799)	29				29		oui	non	non					
Elateridae	<i>Podeonius acuticornis</i>	(Germar, 1824)	69	5		5	59		oui	oui	oui	EN	3	4	4	1
Elateridae	<i>Procraterus tibialis</i>	(Lacordaire in Boisduval & Lacordaire, 1835)	57		3		54		oui	oui	Fac	LC	3	3	3	
Elateridae	<i>Selatosomus aeneus</i>	(Linnaeus, 1758)	1	1					oui	non	non					
Endomychidae	<i>Mycetaea subterranea</i>	(Fabricius, 1801)	4		1		3		oui	oui	Fac					
Endomychidae	<i>Mycetina cruciata</i>	(Schaller, 1783)	1	1					oui	oui	non					
Endomychidae	<i>Symbiotes gibberosus</i>	(Lucas, 1849)	3			1	1	1	oui	oui	Fac					
Endomychidae	<i>Symbiotes latus</i>	Redtenbacher, 1849	2				2		oui	oui	Fac					
Erotylidae	<i>Triplax russica</i>	(Linnaeus, 1758)	21			4	10	7	oui	oui	non	LC				
Eucinetidae	<i>Nycteus meridionalis</i>	Laporte de Castelnau, 1836	5				5		oui	oui	non					
Eucnemidae	<i>Eucnemis capucina</i>	Ahrens, 1812	34		10		21	3	oui	oui	non	LC	2	3	3	
Eucnemidae	<i>Melasis buprestoides</i>	(Linnaeus, 1761)	15		15				oui	oui	non	LC				
Eucnemidae	<i>Microrhagus pygmaeus</i>	(Fabricius, 1792)	1				1		oui	oui	non	Lc				
Geotrupidae	<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	(Scriba, 1791)	43		23		20		oui	non	non					
Geotrupidae	<i>Bolboceras armiger</i>	(Scopoli, 1772)	3		2		1		oui	oui	non					
Histeridae	<i>Abraeus perpusillus</i>	(Marsham, 1802)	36	2	3		31		oui	oui	oui					
Histeridae	<i>Dendrophilus punctatus</i>	(Herbst, 1792)	3		3				oui	oui	oui					
Histeridae	<i>Gnathoncus buyssoni</i>	Auzat, 1917	1				1		oui	non	non					
Histeridae	<i>Gnathoncus rotundatus</i>	(Kugelann, 1792)	1	1					oui	non	non					
Histeridae	<i>Hister quadrimaculatus</i>	Linnaeus, 1758	1	1					oui	non	non					
Histeridae	<i>Margarinotus merdarius</i>	(Hoffmann, 1803)	4	3			1		oui	oui	Fac					
Histeridae	<i>Paromalus flavicornis</i>	(Herbst, 1792)	20	1	4	9	5	1	oui	oui	non					
Histeridae	<i>Paromalus parallelepipedus</i>	(Herbst, 1792)	1				1		oui	oui	non					
Histeridae	<i>Plegaderus dissectus</i>	Erichson, 1839	4		2		2		oui	oui	non		2	2	2	
Lampyridae	<i>Lamprohiza mulsantii</i>	(Kiesenwetter, 1850)	5				5		oui	non	non					
Lampyridae	<i>Lampyris noctiluca</i>	(Linnaeus, 1767)	2	2					oui	non	non					
Lampyridae	<i>Phosphaenus hemipterus</i>	(Goeze, 1777)	1				1		oui	non	non					
Latriididae	<i>Enicmus rugosus</i>	(Herbst, 1793)	1				1		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Agathidium nigrinum</i>	Sturm, 1807	1				1		oui	oui	non					
Leiodidae	<i>Anisotoma axillaris</i>	Gyllenhal, 1810	3		1		2		oui	oui	non					
Leiodidae	<i>Anisotoma castanea</i>	(Herbst, 1792)	1			1			oui	oui	non					
Leiodidae	<i>Anisotoma glabra</i>	(Fabricius, 1792)	1	1					oui	oui	non					
Leiodidae	<i>Anisotoma humeralis</i>	(Fabricius, 1792)	3				3		oui	oui	non					
Leiodidae	<i>Catops fuliginosus</i>	Erichson, 1837	118	52	1	3	62		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Catops kirbyi</i>	(Spence, 1815)	6		6				oui	non	non					
Leiodidae	<i>Catops nigriclavus</i>	Gerhardt, 1900	3	3					oui	non	non					
Leiodidae	<i>Catops picipes</i>	(Fabricius, 1787)	49		47	2			oui	non	non					
Leiodidae	<i>Catops subfuscus</i>	Kellner, 1846	1				1		oui	non	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	Ipn	UWR
Leiodidae	<i>Choleva angustata</i>	(Fabricius, 1781)	6		5	1			oui	non	non					
Leiodidae	<i>Colenis immunda</i>	(Sturm, 1807)	2				2		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Colon calcaratum</i>	Erichson, 1837	3	3					oui	non	non					
Leiodidae	<i>Leiodes distinguendus</i>	(Fairmaire, 1856)	6				6		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Leiodes flavicornis</i>	(Brisout, 1883)	1				1		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Leiodes polita</i>	(Marsham, 1802)	28		14		14		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Leptinus testaceus</i>	Müller, 1817	7	4		3			oui	non	non					
Leiodidae	<i>Nargus badius</i>	(Sturm, 1839)	2				2		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Nargus wilkini</i>	(Spence, 1815)	9				9		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Ptomaphagus sericatus</i>	(Chaudoir, 1845)	1038	842	1		195		oui	non	non					
Leiodidae	<i>Sciodrepoides watsoni</i>	(Spence, 1815)	44	5		3	36		oui	non	non					
Lucanidae	<i>Dorcus parallelipipedus</i>	(Linnaeus, 1785)	651	3	403	12	164	69	oui	oui	non	LC				
Lucanidae	<i>Lucanus cervus</i>	(Linnaeus, 1758)	33			1	19	13	oui	oui	non	NT	2	1	2	
Lycidae	<i>Platycis cosnardi</i>	(Chevrolat, 1839)	100		100				oui	oui	non					
Malachiidae	<i>Attalus analis</i>	(Panzer, 1796)	2					2	non	non	non					
Melandryidae	<i>Conopalpus brevicollis</i>	Kraatz, 1855	1				1		oui	oui	non					
Melandryidae	<i>Hypulus quercinus</i>	(Quensel, 1790)	5				5		oui	oui	Fac		3	3	3	
Melandryidae	<i>Marolia variegata</i>	(Bosc, 1791)	8	7			1		oui	oui	non					
Melandryidae	<i>Osphya aeneipennis</i>	Kriechbaumer, 1848	1					1	oui	oui	non					
Melandryidae	<i>Phloiotrya tenuis</i>	(Hampe, 1850)	2		2				oui	oui	non					
Melolonthidae	<i>Melolontha hippocastani</i>	Fabricius, 1801	3		3				oui	non	non					
Melolonthidae	<i>Serica brunnea</i>	(Linnaeus, 1758)	2		2				oui	non	non					
Melyridae	<i>Danacea ambigua</i>	Mulsant & Rey, 1868	2				2		non	non	non					
Melyridae	<i>Dasycerus sulcatus</i>	Brongniart, 1800	2				2		non	oui	non					
Monotomidae	<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	(Paykull, 1800)	5	1			4		oui	oui	non					
Monotomidae	<i>Rhizophagus perforatus</i>	Erichson, 1845	8	1			7		oui	oui	non					
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus atomarius</i>	(Fabricius, 1787)	6		1	5			oui	oui	non	LC				
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus decempunctatus</i>	Fabricius, 1801	1			1			oui	oui	non	LC				2
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus piceus</i>	(Fabricius, 1777)	3				1	2	oui	oui	non	LC	3	2	2	
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus populi</i>	Fabricius, 1798	1			1			oui	oui	non	LC	3	4	4	
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus quadriguttatus</i>	Müller, 1821	165	37			127	1	oui	oui	oui	LC				
Mycetophagidae	<i>Triphyllus bicolor</i>	(Fabricius, 1777)	87				87		oui	oui	Fac	LC	3	2	2	
Nitidulidae	<i>Cryptarcha strigata</i>	(Fabricius, 1787)	4	1			3		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Cryptarcha undata</i>	(Olivier, 1790)	4				4		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Epuraea aestiva</i>	(Linnaeus, 1758)	9				9		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Epuraea fuscicollis</i>	(Stephens, 1835)	3	1			2		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Epuraea melanocephala</i>	(Marsham, 1802)	3				3		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Epuraea ocularis</i>	Fairmaire, 1849	24				24		oui	oui	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	Ipn	UWR
Nitidulidae	<i>Epuraea unicolor</i>	(Olivier, 1790)	1				1		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Epuraea variegata</i>	(Herbst, 1793)	1	1					non	oui	non					
Nitidulidae	<i>Soronia grisea</i>	(Linnaeus, 1758)	1				1		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Soronia oblonga</i>	Brisout de Barville, 1863	15	1			14		oui	oui	non					
Nitidulidae	<i>Thalycra fervida</i>	(Olivier, 1790)	2					2	oui	non	non					
Oedemeridae	<i>Ischnomera caerulea</i>	(Linnaeus, 1758)	242	11	1	10	220		oui	oui	Fac		2	2	2	
Oedemeridae	<i>Ischnomera cyanea</i>	(Fabricius, 1792)	57		7		28	22	oui	oui	Fac		2	2	2	
Oedemeridae	<i>Ischnomera sanguinicollis</i>	(Fabricius, 1787)	656		326	88	242		oui	oui	Fac		2	2	2	
Oedemeridae	<i>Oedemera femoralis</i>	Olivier, 1803	3				1	2	oui	oui	non					
Platypodidae	<i>Platypus cylindrus</i>	(Fabricius, 1792)	8				8		oui	oui	non					
Ptinidae	<i>Ptinus bidens</i>	Olivier, 1790	30	25			5		oui	indet	Fac					
Ptinidae	<i>Ptinus fur</i>	(Linnaeus, 1758)	65	34	11	1	18	1	oui	oui	Fac					
Ptinidae	<i>Ptinus raptor</i>	Sturm, 1837	1				1		oui	indet	Fac					
Ptinidae	<i>Ptinus sexpunctatus</i>	Panzer, 1789	1				1		oui	oui	non					
Ptinidae	<i>Ptinus subpilosus</i>	Sturm, 1837	12				12		oui	oui	Fac					
Salpingidae	<i>Vincenzellus ruficollis</i>	(Panzer, 1794)	1			1			oui	oui	non					
Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i>	(Linnaeus, 1761)	107	15	6	1	83	2	oui	oui	Fac					
Scarabaeidae	<i>Gnorimus variabilis</i>	(Linnaeus, 1758)	1				1		oui	oui	Fac	NT	2	2	2	
Scarabaeidae	<i>Osmoderma eremita</i>	(Scopoli, 1763)	1					1	non	oui	oui	NT	3	3	3	2
Scarabaeidae	<i>Protaetia cuprea</i>	(Fabricius, 1775)	27	3			22	2	oui	oui	Fac					
Scarabaeidae	<i>Protaetia fieberi</i>	(Kraatz, 1880)	1					1	oui	oui	oui	NT	2	3	2	
Scarabaeidae	<i>Protaetia lugubris</i>	(Herbst, 1786)	37	19	9		9		oui	oui	oui	LC	2	3	2	
Scarabaeidae	<i>Sisyphus schaefferi</i>	(Linnaeus, 1758)	2				2		oui	non	non					
Scarabaeidae	<i>Valgus hemipterus</i>	(Linnaeus, 1758)	1				1		oui	oui	non					
Scirtidae	<i>Prionocyphon serricornis</i>	(P.W.J. Müller, 1821)	294	4	114		173	3	oui	oui	oui					
Scolytidae	<i>Dryocoetes villosus</i>	(Fabricius, 1792)	134	2	2		130		oui	oui	non					
Scolytidae	<i>Xyleborus dryographus</i>	(Ratzeburg, 1837)	2086	14		169	1902	1	oui	oui	non					
Scolytidae	<i>Xyleborus monographus</i>	(Fabricius, 1792)	56				56		oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Anaspis costai</i>	Emery, 1876	25				21	4	oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Anaspis flava</i>	(Linnaeus, 1758)	13	1			12		oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Anaspis garneysi</i>	Fowler, 1889	111	5		9	81	16	oui	indet	non					
Scraptiidae	<i>Anaspis lurida</i>	Stephens, 1832	2				2		oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Anaspis melanopa</i>	(Forster, 1771)	1		1				oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Anaspis regimbarti</i>	Schilsky, 1895	6	4			2		oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Anaspis thoracica</i>	Herbst, 1785	12				11	1	oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Scraptia fuscula</i>	Müller, 1821	605	23		15	561	6	oui	oui	non					
Scraptiidae	<i>Scraptia testacea</i>	Allen, 1940	1				1		oui	indet	non					
Scydmaenidae	<i>Euconnus claviger</i>	(Müller & Kunze, 1822)	8				8		oui	indet	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	Ipn	UWR
Scydmaenidae	<i>Eutheia formicetorum</i>	(Reitter, 1881)	7				7		oui	non	non					
Scydmaenidae	<i>Scydmaenus perrisi</i>	(Reitter, 1881)	1				1		oui	oui	non					
Scydmaenidae	<i>Stenichnus collaris</i>	(Müller & Kunze, 1822)	1			1			oui	indet	non					
Scydmaenidae	<i>Stenichnus godarti</i>	(Latreille, 1806)	5				5		oui	indet	non					
Scydmaenidae	<i>Stenichnus scutellaris</i>	(Müller & Kunze, 1822)	3	1				2	oui	indet	non					
Silphidae	<i>Nicrophorus humator</i>	(Gleditsch, 1767)	17				17		oui	non	non					
Silphidae	<i>Nicrophorus interruptus</i>	Stephens, 1830	17	1			16		oui	non	non					
Silphidae	<i>Nicrophorus vespilloides</i>	Herbst, 1783	6				6		oui	non	non					
Silphidae	<i>Oiceoptoma thoracicum</i>	(Linnaeus, 1758)	10				10		oui	non	non					
Silphidae	<i>Phosphuga atrata</i>	(Linnaeus, 1758)	4			2	2		oui	non	non					
Silvanidae	<i>Uleiota planata</i>	(Linnaeus, 1761)	1				1		oui	oui	non					
Sphindidae	<i>Aspidiphorus lareyiniei</i>	Jacquelin Du Val, 1859	5				5		oui	oui	non					
Sphindidae	<i>Aspidiphorus orbiculatus</i>	(Gyllenhal, 1808)	2	1			1		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Abemus chloropterus</i>	(Panzer, 1796)	2		2				oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Aleochara sanguinea</i>	(Linnaeus, 1758)	9	9					oui	indet	non					
Staphylinidae	<i>Aleochara sparsa</i>	Heer, 1839	40	21			19		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Aleochara stichai</i>	Likovsky, 1965	2				2		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Alevonota ocaloides</i>	Brisout de Barneville, 1863	3				3		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Anotylus inustus</i>	(Gravenhorst, 1806)	1	1					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Anotylus sculpturatus</i>	(Gravenhorst, 1806)	11	2			9		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Anotylus tetracarlinatus</i>	(Block, 1799)	5	5					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Anthobium atrocephalum</i>	(Gyllenhal, 1827)	3		2	1			oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta aeneicollis</i>	(Sharp, 1869)	2				2		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta amacula</i>	(Stephens, 1832)	1	1					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta burlei</i>	Tronquet, 1999	55	43			12		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta crassicornis</i>	(Fabricius, 1792)	74	3			71		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta dilaticornis</i>	(Kraatz, 1856)	2				2		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta gagatina</i>	(Baudi di Selve, 1848)	7			1	6		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta hybrida</i>	Sharp, 1869	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta mortuorum</i>	Thomson, 1856	2				2		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta nigrifolia</i>	(Gravenhorst, 1802)	6				6		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta scapularis</i>	(Sahlberg, 1834)	1		1				oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Atheta sodalis</i>	(Erichson, 1837)	6		5	1			oui	indet	non					
Staphylinidae	<i>Atheta trinotata</i>	(Kraatz, 1856)	1				1		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Atheta vaga</i>	Heer, 1839	2	2					oui	indet	non					
Staphylinidae	<i>Autalia impressa</i>	(Olivier, 1795)	5			1	4		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Batrisodes adnexus</i>	(Hampe, 1863)	6				6		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Batrisodes hubenthali</i>	Reitter, 1913	3	3					oui	oui	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	Ipn	UWR
Staphylinidae	<i>Batrisodes venustus</i>	(Reichenbach, 1816)	3		3				oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Bibloporus bicolor</i>	(Denny, 1825)	1				1		non	oui	non					
Staphylinidae	<i>Bolitochara bella</i>	Maerker, 1844	8				8		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Brachida exigua</i>	Heer, 1839	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Callicerus rigidicornis</i>	(Erichson, 1839)	7				7		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Claviger longicornis</i>	Müller, 1818	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Dexiogyra corticina</i>	(Erichson, 1837)	3				3		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Euplectus karstenii</i>	(Reichenbach, 1816)	2				2		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Euplectus kirbii</i>	Denny, 1825	5				5		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Euplectus signatus</i>	(Reichenbach, 1816)	5				5		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Euryusa optabilis</i>	Heer, 1839	1				1		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Eusphalerum atrum</i>	(Heer, 1839)	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Eusphalerum luteum</i>	(Marsham, 1802)	1					1	oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Faronus lafertei</i>	Aubé, 1844	9	9					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Gyrohypnus fracticornis</i>	(O. Müller, 1776)	1	1					oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Gyrophaena affinis</i>	Mannerheim, 1830	4			3	1		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Habrocerus capillaricornis</i>	(Gravenhorst, 1806)	6	6					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Hapalaraea pygmaea</i>	(Paykull, 1800)	23	7			16		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Haploglossa villosula</i>	(Stephens, 1832)	40	3		2	20	15	oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Hesperus rufipennis</i>	(Gravenhorst, 1802)	133	2	21	7	97	6	oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Heterothops dissimilis</i>	(Gravenhorst, 1802)	15	15					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Homoeusa acuminata</i>	(Maerker, 1842)	41				41		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Hypnogyra angularis</i>	(Ganglbauer, 1895)	57	2	1		51	3	oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Leptusa ruficollis</i>	(Erichson, 1839)	2				2		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Liogluta longiuscula</i>	(Gravenhorst, 1802)	24				24		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Lordithon trinotatus</i>	(Erichson, 1839)	5				5		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Medon rufiventris</i>	(Nordmann, 1837)	1			1			oui	indet	non					
Staphylinidae	<i>Metopsia clypeata</i>	(Müller, 1821)	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Mycetoporus glaber</i>	(Sperk, 1835)	4	4					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Ocalea picata</i>	(Stephens, 1832)	8				8		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Ocypus aethiops</i>	(Waltl, 1835)	12	1			2	9	oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Ocypus pedemontanus</i>	(J. Müller, 1924)	23		5		18		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Oligota punctulata</i>	Heer, 1839	6	6					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Omalius rugatum</i>	Mulsant & Rey, 1880	1					1	oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Ontholestes murinus</i>	(Linnaeus, 1758)	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Othius punctulatus</i>	(Goeze, 1777)	11				10	1	oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Oxypoda acuminata</i>	(Stephens, 1832)	8				8		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Oxypoda alternans</i>	(Gravenhorst, 1802)	2				2		oui	oui	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	lpn	UWR
Staphylinidae	<i>Oxypoda annularis</i>	Mannerheim, 1830	2				2		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Oxypoda brevicornis</i>	(Stephens, 1832)	1	1					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Oxypoda opaca</i>	(Gravenhorst, 1802)	6	1		4	1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Oxypoda vittata</i>	Maerkel, 1842	86	10		19	57		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Phloeocharis subtilissima</i>	Mannerheim, 1830	2				2		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Phyllodrepa nigra</i>	(Gravenhorst, 1806)	9	9					oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Proteinus brachypterus</i>	(Fabricius, 1792)	14	3		2	9		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Proteinus ovalis</i>	Stephens, 1834	6	6					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Quedius brevicornis</i>	(Thomson, 1860)	5				5		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius cruentus</i>	(Olivier, 1795)	82				81	1	oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Quedius humeralis</i>	Stephens, 1832	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Quedius invreae</i>	Gridelli, 1924	13				13		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius lateralis</i>	(Gravenhorst, 1802)	13				13		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius levicollis</i>	(Brullé, 1832)	3	3					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Quedius mesomelinus</i>	(Gravenhorst, 1802)	59	11	18		29	1	oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Quedius microps</i>	Gravenhorst, 1847	4		4				oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius nigriceps</i>	Kraatz, 1857	1				1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Quedius nigrocaeruleus</i>	Fauvel, 1876	3			3			oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius ochripennis</i>	(Ménétriés, 1832)	9	2			7		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius puncticollis</i>	(Thomson, 1867)	17	1			16		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius scitus</i>	(Gravenhorst, 1806)	46		2	17	27		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Quedius truncicola</i>	Fairmaire & Laboulbène, 1856	209	3	31	2	171	2	oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Rugilus erichsoni</i>	(Fauvel, 1867)	1	1					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Scaphidium quadrimaculatum</i>	Olivier, 1790	2				2		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Scaphisoma balcanicum</i>	Tamanini, 1954	1				1		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Sepedophilus marshami</i>	(Stephens, 1832)	2				2		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Sepedophilus testaceus</i>	(Fabricius, 1793)	21				21		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Stenus ater</i>	Mannerheim, 1830	4	4					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Stenus ludyi</i>	Fauvel, 1886	1	1					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Tachinus subterraneus</i>	(Linnaeus, 1758)	1				1		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Tachyporus atriceps</i>	Stephens, 1832	4				4		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Tachyporus nitidulus</i>	(Fabricius, 1781)	2	1			1		oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Tasgius melanarius</i>	(Heer, 1839)	2		2				oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Thamiaraea cinnamomea</i>	(Gravenhorst, 1802)	5				5		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Thamiaraea hospita</i>	Maerkel, 1844	10				10		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Trichonyx sulcicollis</i>	(Reichenbach, 1816)	2				2		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Velleius dilatatus</i>	(Fabricius, 1787)	5				5		oui	oui	non					
Staphylinidae	<i>Xantholinus elegans</i>	(Olivier, 1795)	1	1					oui	non	non					

Famille	Espèce		N	AV	CP	FT	GR	SB	Ana	Sapro	Cav	IUCN	If	Ips	lps	UWR
Staphylinidae	<i>Zyras fulgidus</i>	(Gravenhorst, 1806)	1	1					oui	non	non					
Staphylinidae	<i>Zyras lugens</i>	(Gravenhorst, 1802)	65	1	4		30	30	oui	non	non					
Tenebrionidae	<i>Allecula ssp.</i>		1108	22	86	20	777	203	oui	oui	oui		3	2	2	2
Tenebrionidae	<i>Diaperis boleti</i>	(Linnaeus, 1758)	7		7				oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Gonodera luperus</i>	(Herbst, 1783)	7		2	2	2	1	oui	oui	Fac					
Tenebrionidae	<i>Helops caeruleus</i>	(Linnaeus, 1758)	49				22	27	oui	oui	Fac					
Tenebrionidae	<i>Hypophloeus bicoloroides</i>	(Roubal, 1933)	2		2				oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Hypophloeus unicolor</i>	(Piller & Mitterpacher, 1783)	5		1		4		oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Lagria atripes</i>	Mulsant & Guillebeau, 1855	1				1		oui	non	non					
Tenebrionidae	<i>Lagria hirta</i>	(Linnaeus, 1758)	7				7		oui	non	non					
Tenebrionidae	<i>Mycetochara spp.</i>		28	4	6	1	17		oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Nalassus assimilis</i>	(Küster, 1850)	1					1	oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Nalassus ecoffeti</i>	(Küster, 1850)	10				10		oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Nalassus laevioctostriatus</i>	(Goeze, 1777)	27		14	13			oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Palorus depressus</i>	(Fabricius, 1790)	1				1		oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Pentaphyllus testaceus</i>	(Hellwig, 1792)	64				64		oui	oui	Fac					
Tenebrionidae	<i>Prionychus ssp.</i>		147	1			54	92	oui	oui	Fac		3	2	2	
Tenebrionidae	<i>Pseudocistela ceramoides</i>	(Linnaeus, 1761)	210	30	6	1	130	43	oui	oui	oui		3	2	2	
Tenebrionidae	<i>Stenomax foudrasi</i>	(Mulsant & God, 1854)	17					17	oui	oui	non					
Tenebrionidae	<i>Tenebrio opacus</i>	Duftscheid, 1812	3					3	oui	oui	oui		3	3	3	1
Tenebrionidae	<i>Uloma culinaris</i>	(Linnaeus, 1758)	6		4			2	oui	oui	Fac					
Throscidae	<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	(Bonvouloir, 1859)	677	12	13	2	650		oui	oui	Fac					
Trogidae	<i>Trox perlatus</i>	Goeze, 1777	1				1		oui	non	non					
Trogidae	<i>Trox scaber</i>	(Linnaeus, 1767)	13	11			2		oui	oui	Fac					
Trogossitidae	<i>Thymalus limbatus</i>	(Fabricius, 1787)	1			1			oui	oui	non		3	2	2	
Zopheridae	<i>Endophloeus markovichianus</i>	(Piller & Mitterpacher, 1783)	13				13		oui	oui	non					

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	2
ABSTRACT.....	3
REMERCIEMENTS.....	4
STRUCTURES D'ACCUEILS ET PARTENAIRES.....	6
SOMMAIRE.....	7
SECTION I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	8
CHAPITRE I. CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE	10
1. <i>Introduction</i>	10
2. <i>Cavités d'arbres et biodiversité, enjeux pour la préservation des écosystèmes forestiers</i>	11
2.1 Bois mort et à cavité pour des Forêts vivantes.....	11
2.2 Les cavités d'arbres et le bois mort.....	12
2.3 Les cavités d'arbres et la gestion des milieux boisés	13
2.4 Les cavités d'arbres et leur faune associée.....	14
3. <i>Natura 2000 et Limoniscus violaceus</i>	15
3.1 Une démarche pour la préservation de la biodiversité remarquable	15
3.2 État de conservation, implications écologiques	17
3.3 <i>Limoniscus violaceus</i> , une espèce pourtant méconnue	18
4. <i>Objectifs de la thèse</i>	19
CHAPITRE II. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE	20
1. <i>Présentation des sites d'études</i>	20
1.1 Forêt de la Grésigne	21
1.2 Vieux arbres de la haute vallée de l'Aveyron et des abords du causse comtal	22
1.3 Massif de la Sainte Baume.....	22
1.4 Massif de Fontainebleau.....	23
1.5 Massif forestier de Compiègne	25
2. <i>Description de l'environnement de Limoniscus violaceus</i>	26
2.1 A l'échelle du contexte paysager de la cavité :	26
2.2 A l'échelle de l'arbre:	26
2.3 A l'échelle de la cavité :	27
2.3.1 Stades d'avancement des cavités basses.....	28
3. <i>Méthode et plan d'échantillonnage</i>	29
3.1 Échantillonnage par Émergence.....	29
3.2 Plan d'échantillonnage	31
SECTION II. ÉTAT DES CONNAISSANCES ET RÉPARTITION DE L'ESPÈCE	32
1. <i>Introduction</i>	35
2. <i>Background information on L. violaceus</i>	35
2.1 Taxonomy and identification.....	35
2.2 Life history.....	36
2.3 Co-occurring species	37
2.4 Habitat requirements	37
2.4.1 Tree species	38
2.4.2 Substrate	39
2.5 Conservation	39
2.5.1 Method of survey.....	39
2.5.2 Threats.....	40

2.5.3 Conservation action	41
3. Methods	41
4. Compiled data	41
4.1 <i>L. violaceus</i> in Europe	41
4.2 Preservation of <i>L. violaceus</i> inside the Natura 2000 network	43
4.3 Occurrence in individual countries.....	45
4.3.1 Austria.....	45
4.3.2 Bulgaria.....	45
4.3.3 Bosnia	46
4.3.4 Croatia	46
4.3.5 Czech Republic	46
4.3.6 Denmark.....	47
4.3.7 Estonia	47
4.3.8 France	47
4.3.9 Germany.....	49
4.3.10 Great Britain	50
4.3.11 Greece.....	51
4.3.12 Hungary	51
4.3.13 Italy	53
4.3.14 Poland/ Belarus	53
4.3.15 Romania.....	53
4.3.16 Slovenia	53
4.3.17 Slovakia.....	54
4.3.18 Spain	55
4.3.19 Turkey	56
4.3.20 Ukraine	56
5. Conclusions.....	56
6. Acknowledgements.....	57
7. References	58
SECTION III. MÉTHODES POUR LE SUIVI DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	72
CHAPITRE I. UTILISATION DU PIÈGE À EMERGENCE POUR LE SUIVI DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	74
1. Introduction.....	75
2. Materials and methods.....	77
2.1 Study area.....	77
2.2 Methods	77
2.3 Analyses.....	78
3. Results	79
3.1 <i>Limoniscus violaceus</i> captures.....	80
3.2 Sampling effort required to survey <i>Limoniscus violaceus</i>	81
4. Discussion	82
5. Conclusion	85
6. Acknowledgements.....	85
7. References	85
CHAPITRE II. INDICATEURS DE PRÉSENCE D'UN COLÉOPTÈRE MENACÉ EN EUROPE, <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	90
1. Introduction.....	91
2. Matériels et Méthodes.....	92
2.1 Jeu de données étudié.....	92
2.2 Description de l'environnement de l'habitat du <i>Limoniscus violaceus</i>	92
2.3 La régression logistique : construction d'un modèle prédictif.....	92
2.4 Notion de seuil : Régression logistique et Partitionnement récursif	94
2.5 Résumé du Plan analytique	95
3. Résultats.....	96

3.1 Étude par variables	96
3.2 La régression logistique	96
3.3 Identification de seuils	100
4. Discussion	101
4.1 Variables indicatrices de l'occurrence de <i>Limoniscus violaceus</i>	101
4.2 Implications pour la conservation de <i>Limoniscus violaceus</i>	103
SECTION IV. <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i> , SON HABITAT ET LES ESPÈCES ASSOCIÉES	110
1. Introduction	113
2. Matériel et Méthode	114
2.1 Jeu de données étudié	114
2.2 Définition des facteurs environnementaux étudiés	114
2.3 Méthodes d'analyses	115
2.3.1 Effet d'un facteur sur la richesse spécifique	115
2.3.2 Effet des facteurs sur la composition en espèces	116
2.3.3 Études de l'association Espèce-groupe et recherche d'espèces indicatrices	118
2.4 Résumé du Plan analytique	119
3. Résultats	121
3.1 Résultats généraux	121
3.2 Comparaison entre cavités habitées ou non par <i>Limoniscus violaceus</i>	122
3.2.1 Richesse spécifique	122
3.2.2 Effet sur la Composition des assemblages	124
3.2.3 Espèces caractéristiques des assemblages	126
3.3 Effet de la typologie d'évaluation des habitats de <i>Limoniscus violaceus</i>	128
3.3.1 Richesse spécifique	128
3.3.2 Composition des assemblages	129
3.3.3 Espèces caractéristiques des assemblages	134
3.4 Évolution de la faune saproxylique au cours de l'évolution des habitats pour <i>Limoniscus violaceus</i>	136
3.4.1 Richesse spécifique	136
3.4.2 Composition des assemblages	137
3.4.3 Espèces caractéristiques des assemblages	139
4. Discussion	141
4.1 Comparaison entre présence et absence de <i>Limoniscus violaceus</i>	141
4.2 Effet de la typologie d'évaluation des habitats de <i>Limoniscus violaceus</i>	143
4.3 Évolution de la faune saproxylique au cours de l'évolution des habitats pour <i>Limoniscus violaceus</i>	146
4.4 Synthèse sur les relations entre assemblages d'espèces et <i>Limoniscus violaceus</i>	148
4.4.1 <i>Limoniscus violaceus</i> : espèce parapluie ?	148
4.4.2 Vers l'évaluation des sites favorables pour <i>Limoniscus violaceus</i>	150
SECTION V. RÉFLEXION SUR LE FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	154
CHAPITRE I. ÉTUDE DU COMPORTEMENT DE DISPERSION : TAILLE DES POPULATIONS ET SEX-RATIO	156
1. Introduction	157
2. Matériels et Méthodes	158
2.1 Étude de la dispersion	158
2.2 Étude de la sex-ratio	158
2.3 Étude de la maturité sexuelle	159
3. Résultats	159
3.1 Dispersion	159
3.2 La sex-ratio	161
3.3 Maturité sexuelle et accouplement	161
4. Discussion	163
4.1 Taille des Populations de <i>Limoniscus violaceus</i>	163
4.2 Comportement de dispersion	165
CHAPITRE II. MESURE DE LA DISPERSION : ÉTAT DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES	168

1. Introduction.....	169
2. Quelles approches dans le cas de <i>Limoniscus violaceus</i>	170
2.1 Méthode de Capture-Recapture	170
2.2 Télémétrie et radar harmonique.....	171
2.3 Patron d'occurrence	173
2.4 Les études génétiques	174
2.5 Observation du comportement de vol.....	175
2.6 Expérience de colonisation.....	176
3. Vers une évaluation des capacités de dispersion de <i>Limoniscus violaceus</i>	177
SECTION VI. RÉFLEXION POUR LA CONSERVATION DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	180
CHAPITRE I. LE CAS DE LA FORÊT DE GRÉSIGNE.....	182
1. Introduction.....	183
2. Biodiversité et Gestion forestière : Comment ?.....	184
2.1 Le cadre de la Biologie de la conservation	184
2.2 L'aménagement de la forêt de Grésigne.....	186
2.2.1 Actions envisagées	186
2.2.2 Problématique d'application	187
3. Matériel et Méthodes	188
3.1 Expériences pour le recrutement de cavités basses	188
3.1.1 Observation du comportement des rejets de souches	188
3.1.2 Étude des origines des cavités basses.....	189
4. Résultats et Discussion de l'étude	190
4.1 Contrôle des engrillagements de souches	190
4.2 Suivi des cavités basses le long de l'itinéraire sylvicole	191
4.2.1 Origines des cavités.....	191
4.2.2 Évolution du stock de cavités au cours de l'itinéraire sylvicole.	195
5. Discussion des résultats du suivi des cavités.....	197
6. Discussion des mesures de l'aménagement et propositions d'actions.....	200
6.1 Implications pour la conservation de <i>Limoniscus violaceus</i>	200
6.1.1 Les Réserves Biologiques	202
6.2 Actions hors réserves.....	202
6.2.1 Constitution d'un réseau d'aires dédiées à la préservation de la biodiversité	202
6.3 Proposition d'actions pour la maintien des populations de <i>Limoniscus violaceus</i> en forêt de Grésigne	208
6.3.1 Au cours de la régénération	208
6.3.2 Dès le stade du perchis	209
6.3.3 dans la conduite de la futaie.....	210
6.3.4 Raisonner les actions à l'échelle de la forêt.....	211
6.3.5 Vers une gestion adaptative	212
CHAPITRE II. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES POUR LA CONSERVATION DE <i>LIMONISCUS VIOLACEUS</i>	214
1. L'aire de repartition	214
1.1 État des lieux	214
1.2 Améliorer nos connaissances	217
2. Les populations.....	219
2.1 Taille des populations	219
2.2 Survie des populations.....	220
3. Les habitats	221
4. Les perspectives futures.....	223
BIBLIOGRAPHIE	225
SUPPLÉMENT	243
TABLE DES MATIÈRES.....	255