



Arbre tombé au sol et envahi par la végétation dans une vieille forêt de Roumanie - Cliché Laurent Larrieu
 Ci-contre, vieux chêne à cavité en zone pastorale du Pays basque - Cliché Cyrille Van Meer



Par Hervé Brustel et Jean Marie Savoie

Vieilles forêts et Coléoptères saproxyliques

Le rapprochement des responsables des politiques publiques, des gestionnaires forestiers et des entomologistes pour la conservation des vieux bois et des Coléoptères saproxyliques a été déclenché par le rapport écrit par Martin Speight (ci-contre) pour le Conseil de l'Europe en 1989. Après plus de deux décennies de recherches et d'actions, l'enjeu de conservation des organismes qui vivent aux dépens des vieux arbres et du bois mort est largement compris et relayé

sur le terrain. Il implique de laisser vieillir des arbres et pourrir du bois, pratique qui se heurte aux pressions actuelles de nos gouvernants pour le bois énergie et les matières premières renouvelables.

■ LES VIEILLES FORÊTS

La forêt française est en expansion mais c'est essentiellement une forêt jeune, souvent gagnée sur des terrains agricoles en déprise. On estime qu'en 1830, elle n'occupait que la moitié de sa surface actuelle. Les forêts où l'influence humaine est restée négligeable (forêts anciennes matures ou « vieilles forêts ») ne représenteraient que 0,2% de la surface forestière. Très morcelées, la moitié seulement a aujourd'hui

un statut de réserve et la France est loin derrière les autres pays d'Europe comparables sur le plan forestier.

Ces « vieilles forêts » se rangent, selon les auteurs, sous des concepts reflétant des interprétations contrastées : forêts anciennes, semi-naturelles, sauvages, primitives... Très souvent, le « repos » récent – l'absence d'activités humaines – permet une cicatrisation, au moins dans l'aspect des peuplements. Pour autant, la maturation ne suffit pas à restaurer toutes les caractéristiques d'une forêt naturelle, en particulier en matière de diversité biologique, même si son fonctionnement devient comparable. Elle atteint un état proche de la na-





Champignons *Hericium* sur bois mort de hêtre dans une vieille forêt des Pyrénées dans la réserve naturelle nationale de la Massane - Cliché Joseph Garrigue

turalité originelle qui est en particulier caractérisé par le retour de processus sylvigénétiques¹ originaux, rares en forêt exploitée : apparition dans le couvert de phases de dégradation (ou d'effondrement) et de phases d'innovation² qui génèrent de grandes proportions de bois morts. Il en résulte une mosaïque instable et complexe de stades forestiers (clairières, fourrés, jeunes peuplements, grands arbres, etc.) variés permettant d'assurer l'existence de très nombreuses espèces animales et végétales, quelles que soient leurs exigences écologiques. Parmi les groupes taxinomiques les plus favorisés, on peut citer notamment les oiseaux, les insectes (en particulier les Coléoptères saproxyliques), les champignons, les chiroptères et autres petits mammifères. Parmi tous les milieux naturels, c'est dans les vieilles forêts que la diversité biologique est la plus importante, permettant de les considérer comme des écosystèmes exceptionnels.

Les vieilles forêts constituent les témoins du fonctionnement originel des forêts et représentent donc le modèle le plus pertinent

pour améliorer la connaissance du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Elles assurent la conservation des ressources génétiques, servent de réservoir de biodiversité et maintiennent les possibilités de séquestration du carbone. Ces ressources sont indispensables pour nos paysages forestiers de plus en plus fragmentés par les activités humaines et soumis à des risques de changements climatiques rapides et d'arrivée de nouveaux ravageurs et maladies. Ces vieilles forêts doivent donc être une préoccupation au cœur des politiques publiques issues des lois du Grenelle de l'environnement : « Trame verte et bleue » et « Stratégie de création des aires protégées ».

■ INSECTES SAPROXYLIQUES LIÉS AUX VIEILLES FORÊTS

Les « vieilles forêts » offrent des conditions de vie indispensables à certains organismes saproxyliques, Coléoptères et champignons en particuliers, et, en retour, ces organismes aux exigences et sensibilités variées, peuvent devenir des indicateurs utiles à la lecture de la qualité biologique des forêts et de leur naturalité.

L'indigénat des essences³ d'arbres et des flores liées aux ambiances forestières peut en premier lieu déterminer des ensembles d'espèces particuliers, depuis des phytophages – comme par exemple le charançon *Rutidosoma fallax* (Curculionidé) vivant sur l'oxalis petite oseille *Oxalis acetosella* – jusqu'à l'ensemble des saproxylophages du chêne, du hêtre ou du sapin, essences caractéristiques de forêts au terme de leur évolution écologique.

Cette typicité végétale ne suffit pas pour parler de « naturalité » forestière car on la retrouve dans des forêts très intensément exploitées par l'homme, sans gros et vieux bois, forêts qui ne peuvent héberger que des faunes restreintes aux taxons thermophiles⁴ peu exigeants.

Des **essences diversifiées**, dont celles peu prisées des exploitants forestiers, comme par exemple le tilleul, le tremble, le charme ou certaines espèces pionnières (saules, bouleaux...) sont très riches en Coléoptères saproxyliques spécifiques : Bupreste du tilleul (*Lam-*

Quelques caractéristiques fondamentales des forêts anciennes matures :

- un âge des plus vieux arbres (qui donne une idée de l'âge minimum de la couverture forestière) proche de leur longévité naturelle ;
- une structure caractérisée par une stratification importante du couvert ;
- une diversité des essences ligneuses plus importante qu'en forêt exploitée, car intégrant des espèces « non marchandes » ;
- un volume sur pied très important, de 600 à 1000 m³/ha en station riche, là où une forêt gérée économiquement n'en comporte tout au plus que quelques centaines dans les peuplements les plus âgés ;
- une quantité notable de bois mort, dans des états variés de décomposition, généralement comprise entre 10 et 200 m³/ha, contre un peu plus de 2 m³/ha en moyenne dans les forêts exploitées ;
- un nombre important de troncs morts, en particulier des tiges de gros diamètre ;
- une fréquence très importante de défauts sur les arbres : cavités, fentes... qui peuvent devenir autant de microhabitats particuliers pour la faune saproxyliques.

1. Ensemble des phases évolutives d'une forêt, de l'installation (stades pionniers) à la maturité
 2. Régénération par semis avec présence d'essences pionnières comme les saules, les bouleaux...
 3. Essences indigènes : qui ont naturellement toujours été présentes sur le site.
 4. Qualifie les milieux chauds ouverts par opposition à sciaphile, de l'ombre, des ambiances forestières plus fraîches



Stenostola dubia dont les larves se développent sur tilleul
Cliché DR



Triplax sp. se nourrissant de pleurotes en forêt de Fontainebleau
Cliché Vincent Lefebvre

pra rutilans, (Buprestidé), *Saperda octopunctata*, *Oplosia fennica* et *Stenostola* spp. (Cerambycids), *Isorhipis marmottani* (Eucnemidé). Au même titre que les phytophages primaires (qui attaquent les arbres sains), ces espèces liées à des essences toujours inégalement distribuées semblent relativement mobiles et capables de réagir favorablement à l'offre massive de ressources suite à une trouée liée à une tempête par exemple, à condition bien entendu que des zones refuges existent aux environs (à quelques kilomètres).

La **maturité** des arbres : c'est un point déterminant pour l'offre des différents microhabitats, tant pour les champignons que pour l'entomofaune saproxylique. Cette caractéristique s'apprécie différemment pour chaque essence ou peu-

plement. Une ripisylve (ensemble d'arbres le long d'un cours d'eau) peut être mature avant 80 ans alors qu'un pin à crochet (en haute montagne) sera naturellement peu susceptible d'accueillir des cortèges saproxyliques diversifiés avant plusieurs siècles. Les phases de sénescence des arbres, survenant dans le dernier tiers de leur propre cycle sylvigénétique, sont tronquées dans la majorité des forêts exploitées ; on les observe parfois relativement plus fréquemment dans des parcs artificiels ou sur des arbres et haies champêtres. L'entomofaune saproxylique répond toujours très favorablement à la maturité des arbres mais cela ne suffit pas et il faut des réservoirs d'espèces, permettant d'ensemencer ces nouveaux sites favorables dans le paysage environnant (de l'ordre de quelques centaines de mètres). Des habitats fugaces dans l'espace et dans le temps, comme par exemple des pleurotes ou des foliotés croissant sur des bois morts, sont détectés de loin par certaines espèces (*Triplax* spp Col. Erotylidé, *Mycetophagus* spp Col. Mycétophagidé) et se trouvent colonisés rapidement et massivement. Les habitats durables et relativement stables comme les cavités hébergent à l'inverse des espèces moins mobiles et moins prolifiques (comme le Pique-prune *Osmoderma eremita* Col. Cétoniidé).

L'**ancienneté** et la **continuité** du couvert forestier : toutes les espèces ne sont pas mobiles par le vol et certaines ne supportent pas de quitter une ambiance forestière fraîche et ombragée pour coloniser une nouvelle entité boisée distante et isolée par des milieux hostiles (cultures, zones construites, voire forêt artificielle d'essences exotiques dans certains cas). Les Coléoptères saproxyliques aptères sont rares et comprennent quelques espèces très rustiques, longévives, peu spécialisées... comme le Morime rugueux *Morimus asper* (Cerambycisé) qui exige tout de même des gros bois

morts mais qui n'est pas regardant sur l'essence et est très endurant à la marche. Certains charançons des genres *Acalles* et proches, liés aux branches mortes, peu mobiles, peuvent survivre sur des brindilles de bruyère dans des landes secondaires ayant remplacé leurs forêts d'origine. Par contre, d'autres espèces (*A. camelus*, *A. echinatus* ou *A. fallax* et *Ruteria hypocrita*) font figure de « fantômes du passé » dans les sites anciens où ils restent présents. Quand ces Coléoptères sont à la fois exigeants et peu mobiles, leurs populations sont en danger ; c'est le cas de quelques genres saproxyliques riches en endémiques comme par exemple les Colydiidés du genre *Tarphius*, ça et là signalés du sud-ouest du Bassin méditerranéen et particulièrement diversifiés dans les îles Atlantiques au sein des laurisylves, formations forestières héritées de l'aire tertiaire.



Morime rugueux sur sol forestier
Cliché Nicolas Gouix



Le charançon *Ruteria hypocrita* en forêt de Fontainebleau - Cliché Vincent Lefebvre



Vieille forêt des Pyrénées
Cliché Michel Bartoli

■ VIEILLES FORÊTS DE FRANCE, REFUGES D'ESPÈCES

En France, des massifs forestiers comme ceux de Fontainebleau (Seine-et-Marne), Compiègne (Oise), Grésigne (Tarn), de Sare (Pyrénées-Atlantiques), de la Sainte-Baume (Bouches-du-Rhône), de la Massane (Pyrénées-Orientales) sont les hauts-lieux reconnus de la biodiversité entomologique. Mais c'est davantage aux particularités de leur gestion passée et à leur ancienneté qu'à leur naturalité qu'elles le doivent, ces sites ayant toujours fait l'objet jusqu'aujourd'hui d'une intense utilisation par l'homme : coupe de bois, charbonnage, pâturage. Ces forêts constituent donc une ca-

tegorie particulière parmi les forêts anciennes : les forêts refuges d'espèces en situation précaire. Elles ont souvent été retenues comme habitats d'espèces pour constituer des sites Natura 2000 et leur connaissance, sans être complète, est déjà avancée, au moins pour les sites les plus étendus et les plus remarquables.

Aujourd'hui, les forêts présentant un fort degré de naturalité doivent être recherchées dans les zones d'altitude, surtout aux étages montagnard et subalpin, beaucoup plus rarement à l'étage collinéen du fait des plus forts impacts des activités humaines à basse altitude. La présence d'accidents topographiques, comme par exemple les gorges et falaises dans le Verdon (Var) ou le plateau de Sault (Aude), peut être aussi garante de la conservation de lambeaux forestiers restés longtemps en libre évolution.

Les enquêtes auprès des gestionnaires de terrain permettent d'identifier des sites n'ayant fait l'objet d'aucune opération sylvicole depuis au moins 50 ans, mais cette approche ne tient pas compte de l'âge réel des boisements concernés. Pour en isoler les forêts vraiment anciennes, à forte naturalité, des accrus sur d'anciens terrains agricoles abandonnés dans la première moitié du XX^e siècle, le recours aux cartes anciennes et aux archives reste indispensable. La présence de certaines espèces rares et exigeantes joue un double rôle d'alerte et de validation dans ce type d'approche.

Le Groupe d'études des vieilles forêts pyrénéennes (GEVFP) mène une étude pluridisciplinaire – dont en entomologie – qui a mis ainsi en évidence quelques vieilles forêts peu connues comme le massif du Burat et le Bois-Neuf (Haute-Garonne) et la sapinière du Barada (Hautes-Pyrénées). Le WWF procède de même dans le Sud-Est, depuis les montagnes de l'Aude, jusqu'aux Hautes-Alpes et en Corse.

■ SITUATIONS CONTRASTÉES DANS L'OUEST PALÉARCTIQUE

Hors de nos frontières, des situations comparables à la France ou singulières commencent à être documentées pour les Coléoptères saproxyliques. Dans les Carpates, de grandes forêts matures roumaines, slovaques, ukrainiennes ou polonaises, comme par exemple Bialowieza, bien qu'ayant toujours connu des activités humaines, présentent, en plus de cortèges saproxyliques extrêmement riches, une dimension unique dans les forêts de plaine ouest-paléarctiques : la grande faune de vertébrés aimant les refuges sylvestres les plus riches, avec les lynx, ours, élan, bison...

En Scandinavie, et en Finlande en particulier, la continuité spatio-temporelle de la couverture boisée est la plus forte d'Europe ; cependant, la forte pression de la sylviculture a considérablement rajeuni les peuplements qui peinent à offrir les niches écologiques des Coléoptères saproxyliques les plus



Ci-dessus, vieille forêt en Roumanie - Cliché Laurent Larrieu. À droite, bison surpris en forêt primaire de la Bialowieza (Pologne) - Cliché domaine public

Quelques Coléoptères saproxyliques emblématiques et leurs rapports aux vieilles forêts

Environ 2 500 espèces de Coléoptères saproxyliques existent en France ; parmi elles, 10 espèces seulement bénéficient d'un statut légal au niveau national (protection, annexe de la directive habitat), elles représentent ainsi des outils de conservation en lien avec leurs ressources vitales liées au bois. Pour autant, ces 10 espèces ne sont pas toujours dans de vieilles forêts et certaines de ces formations n'hébergent pas d'espèces caractéristiques à statut qui permettraient d'aider à les conserver.

De ces 10 espèces, la moitié est peu utilisable pour la conservation : 3 d'entre elles sont extrêmement localisées et méconnues (les Bostrichidés *Stephanopachys linearis* et *S. substriatus*, le Carabidé *Rhysodes sulcatus*) et la présence actuelle en France est sujette à caution pour *Phryganophilus ruficollis* (Mélantryd) et *Cucujus cinnaberinus* (Cucujidé).



Rosalie des Alpes - Cliché Peter Krimbacher, licence Creative Commons 3.0

■ La Rosalie des Alpes *Rosalia alpina* (Cerambycidé) est surtout dépendante des hêtres morts sur pied ; elle peut aussi se développer dans de l'aulne ou du frêne morts, en ripisylves. Actuellement répartie en aire discontinue, elle est présente en populations éparées dans les Pyrénées, les Alpes, en Provence, dans le Massif central, le Val-de-Loire, sur la façade atlantique et en Corse. Sa réponse rapide à l'offre d'habitat en fait un bon indicateur de maturité et de restauration des milieux boisés là où elle est présente. Cette espèce ne suffit pas pour caractériser et aider à la conservation de toutes les vieilles forêts mixtes et résineuses de montagne car elle n'est pas présente dans tous nos massifs montagneux nationaux.

Le Lucane cerf-volant *Lucanus cervus* (Lucanidé), le Grand Capricorne *Cerambyx cerdo* (Cerambycidé), Le Taupin violacé *Limoniscus violaceus* (Élatéridé) et le Pique-prune *Osmoderma eremita* (Cétoniidé) sont de bonnes espèces indicatrices de la qualité du réseau boisé de plaine (continuum d'arbres, champêtres ou forestiers, dont arbres sur-matures à cavités hautes ou basses). Sur le plan biologique, le Pique-

prune vit dans de grosses cavités de feuillus surmatures divers (châtaigniers d'anciens vergers, saules têtards, chênes émondés et têtards des bocages, ensembles d'arbres champêtres sous lesquels paît le bétail, très vieux hêtres ou chênes forestiers...). Le Grand Capricorne colonise les parties aériennes bien exposées des vieux chênes dépérissants. Le Taupin violacé mène une vie cryptique dans les cavités basses très évidées et évoluées des feuillus forestiers ou champêtres. Le Lucane cerf-volant se développe dans les parties volumineuses mortes sous terre de tous les feuillus (souches, racines, parties d'arbres vivants ou restes d'arbres morts). Les recherches récentes ont montré des capacités de dispersion de ces espèces supérieures à ce qui était jusque-là mesuré ou supposé, de l'ordre de 1 km pour le Pique-prune en un seul vol, et au moins 2 km pour le Lucane. On vient en outre de mettre en évidence le caractère « d'espèce ingénieur des écosys-



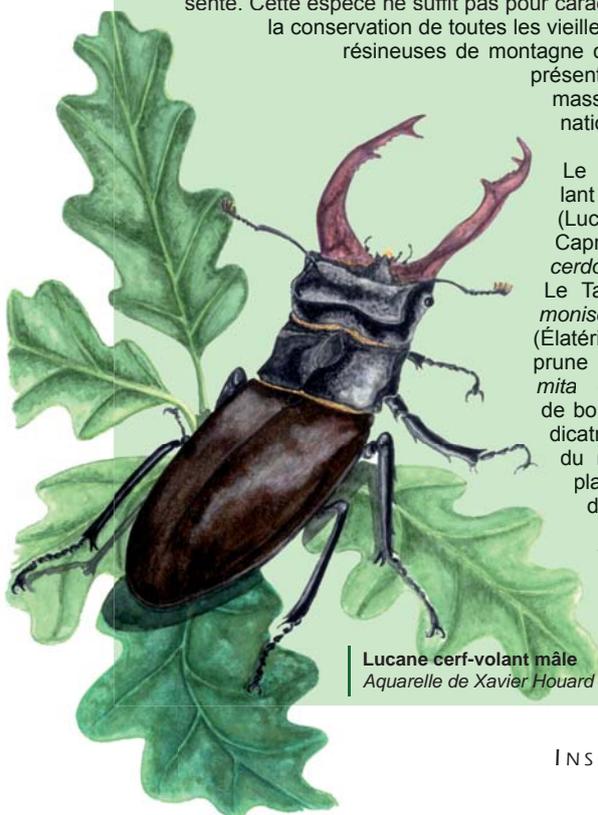
Pique-prune - Cliché Lionel Valladares

tèmes boisés » du Grand Capricorne, dont les forages profonds et larges dans le bois dur de chênes morts ou mourants créent de nombreux micro-habitats aux trajectoires de maturation différentes (champignons, insectes, chiroptères...).

Ces éléments auxquels s'ajoute la relative facilité de leur détection directe ou indirecte (trous de Grand Capricorne, crottes du Pique-prune) permettent d'utiliser ces espèces ensemble pour mettre en évidence la qualité de la forêt de plaine telle qu'elle est ou ses besoins de restauration. Par contre, la protection stricte du Grand Capricorne est malheureusement inadaptée : c'est un insecte commun et localement abondant au sud de la France et il faut considérer bien d'autres espèces de Coléoptères que celles présentes dans les listes d'espèces protégées pour repérer, en vue de leur conservation, tous les types de vieilles forêts. ■



Grand Capricorne - Cliché Robert Minetti



Lucane cerf-volant mâle
Aquarelle de Xavier Houard



Cucujus cinnaberinus - © Nicolas Gouix et Hervé Brustel



Grande Cétoine bleue - Cliché Pierre Zagatti

exigeants en vieux bois. Les Coléoptères répondent très bien aux opérations récentes de restauration (bois brûlés, coupes abandonnées ça et là, îlots non exploités, coupes en souches hautes) et à un réseau lâche mais largement réparti de vieilles forêts en réserve. Des espèces très rares considérées au bord de l'extinction (*Cucujus cinnaberinus*, *Tragosoma depsarium*, *Stephanopachys* spp., etc.) recolonisent massivement ces espaces. En zone méditerranéenne, on doit au vin, à la corrida et au jambon de belota une situation originale

de conservation des cortèges saproxyliques : les déhésas ibériques. Sous les chênes lièges exploités et autres chênes caducifoliés ou sempervirents, souvent taillés, creux et surmatures, paissent sur d'immenses étendues dépourvues de vieilles forêts (sud, centre-ouest et ouest de la péninsule ibérique) cochons et bovins. Taupin violacé, Grande Cétoine bleue *Eupotosia mirifica* et bien d'autres Coléoptères exigeants y trouvent refuge.

La Macaronésie est intéressante à plus d'un titre, en particulier pour ses cortèges endémiques de Coléoptères saproxyliques terricoles fidèles aux forêts où ils ont coévolué depuis des millénaires. Aux Canaries, les milieux boisés sont isolés. Maintenant protégés (donc stables en surface et soumis à la restauration et la maturation), ils révèlent facilement leurs richesses. À Madère, plus humide et moins anciennement peuplée par l'homme – le minimum forestier remonte vraisemblablement à un siècle – la faune y est très riche mais introuvable car les lambeaux anciens sont isolés dans une immense forêt de reconquête. Au Maroc enfin, nous observons actuellement un minimum forestier, les gens ne pouvant plus piller davantage le milieu et y survivre. Les derniers lambeaux forestiers anciens et matures sont complètement déstructurés par le surpâturage qui exerce une pression sur les sols (décapés) et sur les peuplements

(pillés, ébranchés, mutilés). La faune xylophage en tire encore profit ; les endémiques saproxyliques terricoles sont par contre introuvables, disparus peut-être avant d'avoir été décrits dans certains lieux. ■

Les auteurs

Université de Toulouse
UMR INP Dynafor
École d'ingénieurs de Purpan
75 voie du TOEC
31075 Toulouse cedex 3
Contact : herve.brustel@purpan.fr

Bibliographie

- Barthod C., 1997. *La protection des forêts dans la politique forestière française. Cas particulier des réserves intégrales*. Communication orale, colloque Naturalité et forêts d'Europe, Conseil de l'Europe, Strasbourg.
- Bergeron J.F., Bouchard R., Villeneuve N., 1997. Les écosystèmes forestiers exceptionnels du Québec, éléments-clés de la biodiversité. *L'Aubelle*, 117, 8-11
- Brustel, H., 2004. *Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises*. Les dossiers forestiers de l'ONF, 297 p.
- Buse, J., 2011. "Ghosts of the past": flightless saproxylic weevils (*Coleoptera, Curculionidae*) are relict species in ancient woodlands. *J Insect Conserv.* pp. 1-5.
- Schnitzler A., Génot J.-C., Wintz M., 2008. Espaces protégés : de la gestion conservatoire vers la non-intervention. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, n°56, pp. 29-43. En ligne à www.inra.fr/dpenv/pdf/schnitzlerc56.pdf
- Schnitzler-Lenoble A., 2002. *Ecologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Tec&Doc, 271 p.
- Speight M.C.D., 1989. Les invertébrés saproxyliques et leur protection. *Conseil de l'Europe, coll. sauvegarde de la nature*, 42 : 1-78. Version anglaise en ligne à : <http://entomology.lsu.edu/sam/intro/speight1989c.pdf>



Ripisylves à têtards de frênes en Espagne
Cliché Hervé Brustel