HAL
open science

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES DE LA HÊTRAIE

Roger Dajoz

To cite this version:

Roger Dajoz. ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES DE LA HÊTRAIE. Vie et Milieu , 1966, pp.637-764. hal-02947236

HAL Id: hal-02947236

https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02947236v1

Submitted on 23 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES DE LA HÊTRAIE

(fin)

par Roger DAJOZ

SOMMAIRE

CHAPITRE V

LA FAUNE DES COMPLEXES SAPROXYLIQUES ET DES CAVITÉS D'ARBRES 639

1. — LA FAUNE DES COMPLEXES SAPROXYLIQUES 639
Aperçu d'ensemble sur les Invertébrés 639
Les Coléoptères des complexes saproxyliques 640
Influence de l'humidité sur la faune 643
Rapports avec les milieux voisins 645
Variations géographiques de la faune des complexes saproxyliques 649
2. — LA FAUNE DES CAVITÉS D'ARBRES 651

CHAPITRE VI

LES COLÉOPTÈRES DES CHAMPIGNONS 658

1. — LA FAUNE DE *Pleurotus ostreatus* 659
Les conditions de milieu 660
1° Le pH et la teneur en eau 660
2° La température et l'hygrométrie 661
L'évolution de la faune 663
Conclusion 670
Comparaison avec la faune des Pleurotes d'autres hêtraies .. 674
2. — LA FAUNE DE *Polyporus sulfureus* 674
3. — LA FAUNE DE L'AMADOUVIER *Fomes fomentarius* 681
4. — LA FAUNE DE *Stereum hirsutum, Coriolus versicolor, Daedalea quercina* ET *Trametes gibbosa* 686

5. — La faune de *Reticularia lycoperdon* 687
6. — La faune de *Scleroderma sp.* 688
7. — La faune de *Boletus sp.* 688
Conclusion 692

Résumé de la première partie 696

DEUXIEME PARTIE

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES ET MYCÉTOPHAGES

Chapitre VII

PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES 705

1. — Le mode de vie 705
Espèces vivant dans le bois à tous leurs stades de développement 705
Espèces vivant dans le bois seulement à l'état larvaire et nymphal 707
Durée du développement larvaire 708
2. — La résistance a la dessication et aux températures élevées 711
La température létale supérieure 711
L'influence de la température sur la perte de poids 713
3. — Morphologie des Coléoptères xylophages 716
Les Coléoptères corticoles 716
Les Cerambycidae, Buprestidae et Eucnemidae 718
Les Scarabaeoidea 727
Les Tenebrionidae 735
La larve de Pyrochroa 740

Chapitre VIII

LES COLÉOPTÈRES MYCÉTOPHAGES 741

1. — Le développement larvaire 741
2. — La résistance à la dessication et au jeûne 743
3. — La morphologie larvaire 744
Les larves de Tenebrionidae 744
Les larves de Cisiidae 746
Les larves d'Erotylidae 749
Les larves de Mycetophagidae 749

Résumé de la deuxième partie 751

Résumés 753

Bibliographie 759

Chapitre V (1)

LA FAUNE DES COMPLEXES SAPROXYLIQUES ET DES CAVITÉS D'ARBRES

Les complexes saproxyliques et les cavité d'arbres constituent deux milieux qui présentent de nombreuses affinités en ce qui concerne leur microclimat et leur faune. Nous les étudierons donc dans le même chapitre.

I. — La faune des complexes saproxyliques.

Dans le bois très décomposé qui constitue les complexes saproxyliques il n'est plus possible de mettre en évidence des différences faunistiques entre le chêne et le hêtre. Nous étudierons donc uniquement un ensemble de 30 prélèvements faits dans des complexes saproxyliques formés de bois de hêtre.

Aperçu d'ensemble sur les Invertébrés.

Le tableau XXXII donne comme exemple la liste des Invertébrés qui étaient présents dans 4 relevés de chacun 3 décimètres cubes. On constate que les groupes dominants en ce qui concerne le nombre d'exemplaires sont les Acariens (67 %), puis les Collemboles (17 %) suivis par les Coléoptères (8 %). Les autres Insectes constituent seulement 3,5 % de la faune. Ce sont des Aptérygotes (Thysanoures du genre *Machilis;* Diploures), des Fourmis, des Microhyménoptères parasites, des larves de Diptères et de *Tineidae*. En ce qui concerne les biomasses le rôle essentiel est tenu par les Oligochètes (25 %) et les Gastéropodes (34 %) puis par les Diplopodes et Chilopodes (18 %), les Oniscoïdes (7 %). Le rôle des Insectes qui forment à peine 5 % de la biomasse devient négligeable et les Coléoptères n'interviennent plus que pour 0,5 % de cette biomasse.

(1) La première partie de ce travail est parue dans le tome XVII - 1 C : pp. 525-636.

TABLEAU XXXII

Invertébrés recueillis dans 4 prélèvement de 3 dm³ chacun dans les complexes saproxyliques. Les espèces de taille supérieure à 5 mm ont été capturées par triage direct sur place; les autres ont été obtenues à l'aide de l'appareil de Berlèse

espèces	nombre d'exemplaires					biomasse en grammes
	relevé 1	relevé 2	relevé 3	relevé 4	total	
Oligochètes					39	10,7 (25 %)
Enchytraeidae	6	13	3	1	23	
Lumbricidae	5	3	1	7	16	
Gastéropodes					19	14,5 (34 %)
Clausilia sp.	3	4	–	–		
Lauria sp.	2	–	1	–		
Limax sp.	–	1	–	–		
Goniodiscus sp.	3	2	1	–		
Oxychilus sp.	–	2	–	–		
Oniscoïdes					21	3,2 (7,6 %)
Oniscus asellus	1	–	1	–		
Porcellio duboscqui	7	5	–	3		
Armadillidium serratum	1	–	2	1		
Diplopodes					44	7,6 (18 %)
Polydesmus sp.	10	9	–	8		
Iulus sp.	3	11	3	–		
Chilopodes					1	
Lithobius sp.	–	1	–	–		
Aranéides	6	7	4	5	22	1,8
Chernètes	2	3	1	–	6	
Acariens	543	751	328	416	2038 (67 %)	± 2
Insectes						± 2
Collemboles	144	245	112	36	537 (18 %)	± 0,5
Thysanoures	1	–	–	2	3	
Diploures	–	3	–	–	3	
Diptères	10	16	10	9	45	
Hyménoptères	1	–	2	3	6	
Fourmis	8	13	–	15	36	
Lépidoptères *Tineidae*	–	–	1	–	1	
Coléoptères	84	91	43	34	252 (8 %)	± 0,5
Total	849	1195	516	547	3007	± 42
nombre d'Invertébrés par décimètre cube	283	398	172	183	258	

Les Coléoptères des complexes saproxyliques.

Bien que peu importants sur le plan quantitatif les Coléoptères constituent un élément intéressant permettant de caractériser les complexes saproxyliques car ils renferment de nombreuses espèces

dont certaines ont une fréquence et une constance élevée ainsi qu'une haute fidélité qui en font des caractéristiques essentielles du milieu.

L'ensemble des 30 prélèvements de 3 décimètres cubes chacun nous a fourni 96 espèces représentées par 1 676 exemplaires (les

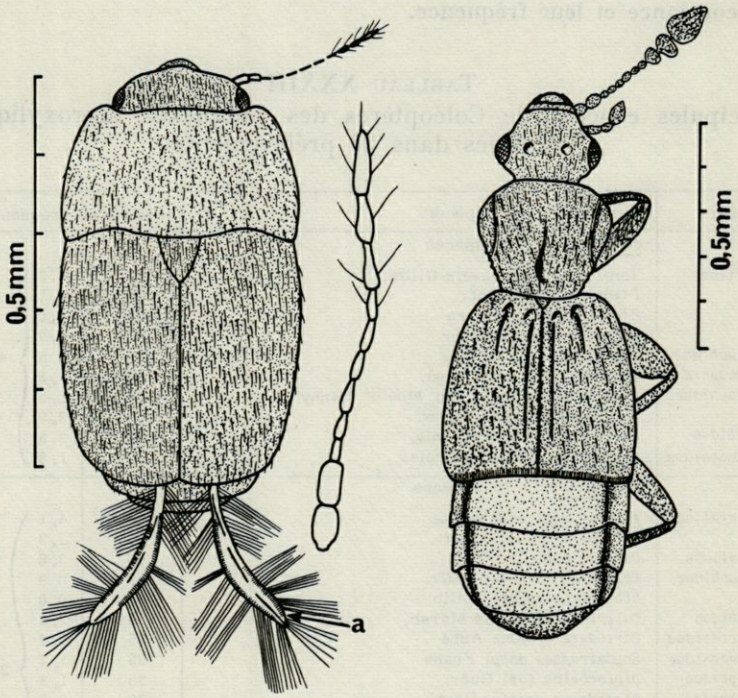


FIG. 33. — Deux Coléoptères caractéristiques des complexes saproxyliques. A gauche le Ptiliidae *Acrotrichis intermedia;* à droite le Pselaphidae *Bibloporus bicolor.* a : ailes membraneuses longuement ciliées.

larves, le plus souvent indéterminables spécifiquement ont été négligées). La faune est donc riche, avec un indice de diversité élevé égal à 22,1. Les familles les mieux représentées sont les suivantes :

— Les PTILIIDAE avec 8 espèces et 543 exemplaires soit 32,4 % des Coléoptères.

— Les PSELAPHIDAE avec 12 espèces et 231 exemplaires soit 13,8 % des Coléoptères.

— Les SCYDMAENIDAE avec 11 espèces et 167 exemplaires soit 10,1% des Coléoptères.

— Les LATHRIDIIDAE avec 8 espèces et 164 exemplaires soit 9,8 % des Coléoptères.

— Les STAPHYLINIDAE avec 23 espèces et 146 exemplaires soit 8,7 % des Coléoptères.

— Les CLAMBIDAE avec 3 espèces et 107 exemplaires soit 8,7 % des Coléoptères.

Les autres familles avec 31 espèces représentent 18,8 % des Coléoptères. Les principales espèces sont indiquées dans le tableau XXXIII avec leur constance et leur fréquence.

TABLEAU XXXIII

Principales espèces de Coléoptères des complexes saproxyliques, récoltées dans 30 prélèvements

familles	espèces	constance	fréquence	
	constantes : 10 espèces			
Ptiliidae	*Acrotrichis intermedia* Gillm.	100	11,2	45,6
	Ptinella aptera Guér.	90	9,7	
	Pteryx suturalis Heer	85	4,0	
	Ptinella testacea Heer	80	5,7	
Pselaphidae	*Euplectus kirbyi* Denny	65	4,5	
Scydmaenidae	*Scydmaenus hellwigi* Hbst.	60	1,8	
Pselaphidae	*Biblioporus bicolor* ssp. *bicolor* Denny	55	1,5	
	Arcopagus mulsanti Kiesw.	55	2,9	
Clambidae	*Loricaster testaceus* Muls.	55	2,5	
Scydmaenidae	*Cephennium albericum* Croiss.	50	1,8	
	accessoires : 16 espèces			
Lathridiidae	*Aridius nodifer* Westw.	45	4,1	26,7
	Cartodere elongata Curt.	40	2,3	
Colydiidae	*Cerylon fagi* Ch. Bris.	40	3,8	
Pselaphidae	*Euplectus infirmus* Raffr.	40	0,9	
	Bibloporus mayeti Guillb.	40	0,8	
Clambidae	*Calyptomerus dubius* Marsh.	35	2,6	
Lathridiidae	*Cartodere elegans* Aubé	35	1,7	
Scydmaenidae	*Scydmiraphes dobyi* Franz	35	1,7	
Erotylidae	*Diplocoelus fagi* Guér.	35	1,3	
Histeridae	*Plegaderus caesius* Hbst.	30	2,7	
Colydiidae	*Cerylon histeroides* F.	30	1,3	
Pselaphidae	*Bibloporus minutus* Raffr.	30	0,7	
Scydmaenidae	*Microscydmus nanus* Schaum.	30	1,0	
Pselaphidae	*Euplectus tholini* Guillb.	30	0,6	
	Batrisodes venustus Reichb.	30	0,5	
Colydiidae	*Cerylon ferrugineum* Steph.	30	0,7	
	accidentelles : 70 espèces			
Ptiliidae	*Ptenidium laevigatum* Er.	20	0,4	27,7
	Ptilium schuleri Ganglb. ssp. *massanae* Normand	10	0,4	
	Acrotrichis sericans Heer	10	0,1	
Staphylinidae	*Geostiba laticornis* Fauvel	15	0,2	
	Habrocerus capillaricornis Grav.	20	0,9	
Pselaphidae	*Euplectus brunneus* Grimmer	15	0,4	
	Trimium normandi Jeannel	20	0,9	
Scydmaenidae	*Euthiconnus conicicollis* Fairm.	15	0,3	
	Geodytes coiffaiti Besuchet	15	0,5	
Colydiidae	*Endophloeus marcowichianus* Pill.	20	0,6	
	les 59 autres espèces réunies		22,8	

Influence de l'humidité sur la faune.

La teneur en eau des complexes saproxyliques est le facteur essentiel qui règle la richesse de la faune, aussi bien en ce qui concerne le nombre d'espèces que le nombre d'individus. Pour chaque prélèvement nous avons déterminé la teneur en eau en desséchant à l'étuve à 105° pendant 4 heures un échantillon d'environ 50 grammes de bois décomposé rapporté au laboratoire dans un flacon étanche. La teneur en eau a varié de 19 % à 89,1 % du poids frais dans nos prélèvements.

1) Si nous réunissons les 30 prélèvements en huit groupes qui correspondent à des teneurs en eau de 10 à 20 %, de 20 à 30 %, de 80 à 90 % et si nous calculons pour chaque groupe le nombre d'espèces présentes et l'indice de diversité nous obtenons les valeurs suivantes :

teneur en eau (% du poids frais)	nombre d'espèces	nombre d'exemplaires	nombre de prélèvements	indice de diversité
10-20 %	7	13	1	6,3
20-30 %	16	38	1	9,6
30-40 %	18	43	1	12
40-50 %	30	96	3	15
50-60 %	45	290	4	15,1
60-70 %	72	486	6	24
70-80 %	52	282	4	14,8
80-90 %	32	428	10	7,9

L'indice de diversité le plus grand, donc la faune la plus riche, se rencontre parmi les prélèvement effectués dans des complexes saproxyliques dont la teneur en eau est comprise entre 60 et 70 % du poids frais.

2) Si nous traçons la courbe qui représente pour chacun des trente prélèvements le nombre d'espèces présentes en fonction de la teneur en eau nous obtenons une courbe en cloche dissymétrique dont le maximum est situé vers une teneur en eau de 70 % (fig. 34). Le nombre d'espèces de Coléoptères présentes dans 3 décimètres cubes de bois décomposé est de l'ordre de 25 pour cette teneur en eau. En extrapolant la courbe au-delà de 89,1 % et en deçà de 19 % qui sont les valeurs extrêmes mesurées on peut admettre que la faune disparaît quand il y a moins de 10 % ou plus de 90 % d'eau dans le bois décomposé.

3) La courbe qui représente le nombre de Coléoptères présents dans chaque prélèvement de 3 décimètres cubes de bois décomposé est tout à fait semblable à la courbe précédente et le maximum correspond à 80 Coléoptères pour 3 décimètres cubes et pour une teneur en eau de 70 % (fig. 34).

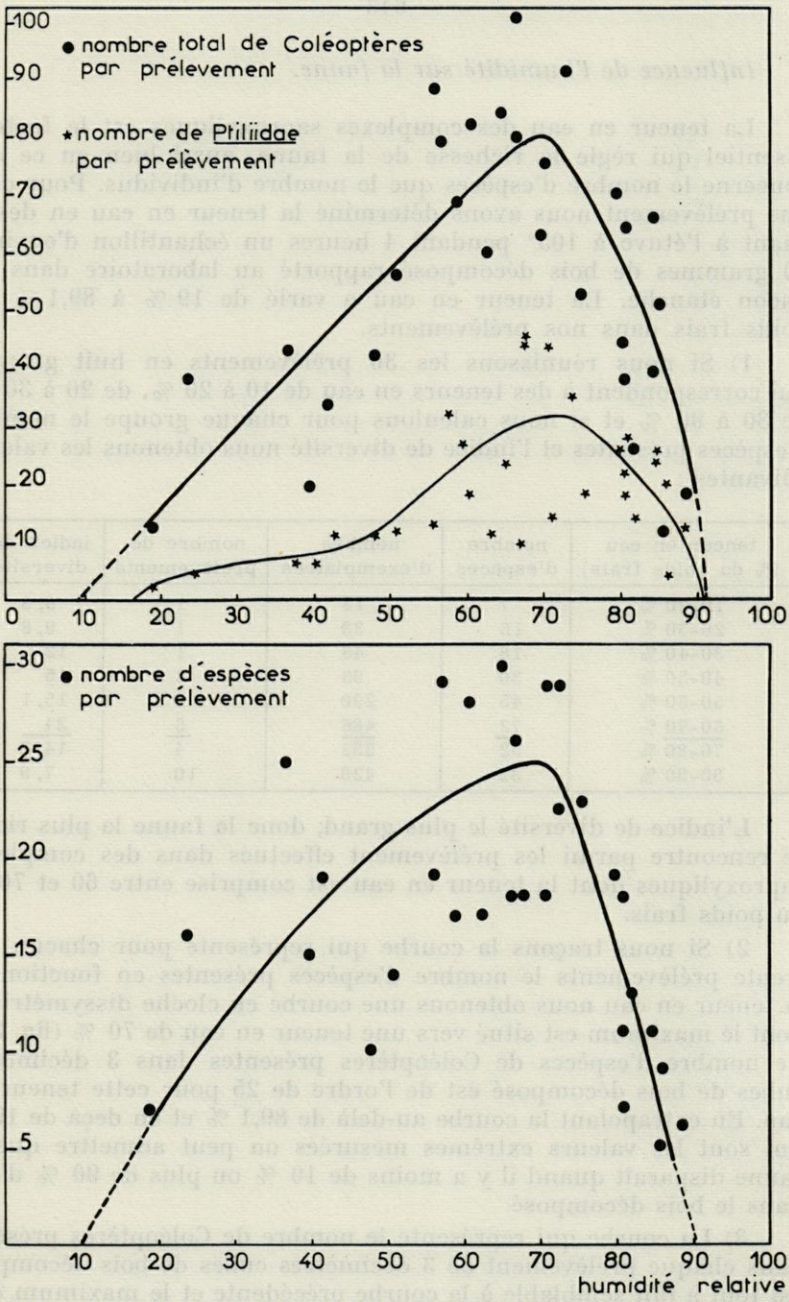


FIG. 34. — Influence de la teneur en eau des complexes saproxyliques sur la richesse de la faune de Coléoptères. En haut, nombre total de Coléoptères et nombre de Ptiliidae par prélèvement de 3 dm³. En bas, nombre d'espèces de Coléoptères par prélèvement de 3 dm³.

Une étude limitée à la famille des *Ptiliidae* qui est nettement dominante montre les mêmes résultats. Il y a un maximum dans l'abondance des *Ptiliidae* (environ 28 pour 3 décimètres cubes) pour une teneur en eau de 75 %; ces Coléoptères disparaissent quand la teneur en eau descend en dessous de 15 % ou est supérieure à 90 %.

La faune des complexes saproxyliques est donc une faune hygrophile. Mais au-dessus d'une certaine teneur en eau du milieu ces Insectes, qui sont presque tous de petite taille, disparaissent. Nous trouverons dans le terreau des cavités d'arbres des espèces de plus grande taille qui vivent dans des milieux qui renferment plus de 90 % d'eau.

Les Coléoptères des complexes saproxyliques sont tous des espèces de petite taille ou de très petite taille; celles qui dépassent un centimètre de long sont toutes des accidentelles qui trouvent dans ce milieu un refuge provisoire qui sera vite abandonné. La taille varie de quelques millimètres à une fraction de millimètre le plus souvent. Chez les *Scydmaenidae* du genre *Cephennium* (sous-genre *Geodytes*) elle est de 0,4 mm; elle est de 0,6 mm chez le *Ptiliidae Ptinella aptera*. Si l'on excepte les Coléoptères endogés c'est dans les complexes saproxyliques que l'on trouve les plus petits Coléoptères.

Rapports avec les milieux voisins.

1) Certains Coléoptères rencontrés dans les complexes saproxyliques vivaient dans le bois mort ou sous les écorces aux stades précédents. Ils restent sur place quand la décomposition du bois se poursuit. C'est le cas des *Colydiidae* (dix espèces) et des *Histeridae* (trois espèces) qui sont des prédateurs; c'est aussi le cas de quelques saproxylophages qui ont commencé leur développement dans le bois un peu moins décomposé et dont les larves terminent leur croissance dans les complexes saproxyliques. A cette catégorie appartiennent des *Tenebrionidae* comme *Melasia culinaris* et des *Lucanidae* comme *Dorcus parallelipipedus*. Mais la plupart des Coléoptères des complexes saproxyliques sont des espèces rares ou absentes dans le bois mort et sous les écorces. Ce sont en particulier presque tous les *Pselaphidae*, les *Scydmaenidae*, les *Ptiliidae* et des *Lathridiidae* qui sont dans ce cas. Les deux premières familles renferment des prédateurs qui se nourrissent aux dépens des Acariens et des Collemboles; les deux dernières familles comprennent des mangeurs de moisissures.

Il n'y a donc que des rapports faunistiques très lâches entre les Coléoptères qui ont occupé par vagues successives les chênes

et les hêtres morts et ceux qui vont coloniser les mêmes arbres transformés en complexes saproxyliques.

2) Examinons maintenant les rapports qui peuvent exister entre la faune des complexes saproxyliques d'une part, la faune du sol et de la litière de feuilles mortes qui recouvre le sol d'autre part. Ces deux milieux offrent des conditions de vie semblables à celles des complexes saproxyliques en ce qui concerne la température et l'humidité. Les variations de température y sont très amorties et l'humidité y est toujours assez élevée. Nous avons déjà mentionné que, selon Delamare Deboutteville (1951) les Collemboles des complexes saproxyliques sont le plus souvent des formes endogées qui remontent à la faveur de l'humidité pour coloniser le bois mort. Il en est de même pour les Oligochètes. Chez les Gastéropodes et les Isopodes Oniscoïdes les espèces de l'humus ou de la litière de feuilles mortes se rencontrent aussi dans le bois mort. On trouve ainsi à la Massane les Gastéropodes *Goniodiscus rotundatus* et *Oxychilus sp.* assez souvent dans le bois décomposé ainsi que les Oniscoïdes *Oniscus asellus, Porcellio duboscqui* et *Armadillidium serratum.*

Pour connaître l'origine des Coléoptères qui peuplent les complexes saproxyliques nous avons effectué dix prélèvements de 20 décimètres cubes chacun dans le sol. Ces prélèvements renfermaient en tout 25 espèces représentées par 95 exemplaires soit un indice de diversité de 11,5. Nous avons effectué aussi 20 prélèvement de 5 décimètres cubes dans la litière de feuilles mortes ce qui nous a donné 31 espèces et 246 exemplaires soit un indice de diversité de 9,5. Les espèces recueillies sont indiquées dans les tableaux XXXIV et XXXV.

On voit en comparant ces tableaux que les trois milieux n'ont que peu d'espèces communes. Les coefficients d'affinité entre eux sont très faibles.

— le coefficient d'affinité entre la faune du sol et celle des complexes saproxyliques est de $\frac{7}{96 + 25 - 2} \times 100 = 6{,}1\ \%$

— le coefficient d'affinité entre la faune du sol et celle de la litière de feuilles mortes est de $\frac{2}{25 + 31 - 2} \times 100 = 3{,}7\ \%$

— le coefficient d'affinité entre la faune des feuilles mortes et celle des complexes saproxyliques est de $\frac{8}{96 + 31 - 8} \times 100 = 6{,}7\ \%$

a) *Rapports entre les Coléoptères des complexes saproxyliques et les Coléoptères de la litière de feuilles mortes.*

On trouve dans les feuilles mortes 7 espèces de Coléoptères qui sont également présentes dans les complexes saproxyliques (tableau XXXIV). Ce

Tableau XXXIV

Faune de la litière de feuilles mortes, d'après 20 prélèvements

espèces	constance	fréquence	
constantes : 5 espèces ; 131 exemplaires			
Carabidae			
Trechus quadristriatus Schrank	80	20,2	54,0
Agonum assimile Payk.	65	10,4	
Staphylinidae			
Xantholinus linearis Ol.	50	4,9	
Lathrobium multipunctatum Grav.	60	5,7	
***Habrocerus capillaricornis* Grav.	75	12,8	
accessoires : 5 espèces ; 45 exemplaires			
Carabidae			
***Reicheia lucifuga* Saulcy	30	3,3	18,3
Staphylinidae			
*** *Tachyporus nitidulus* F.	40	5,3	
Falagria nigra Grav.	30	4,5	
Pselaphidae			
Brachygluta lefebvrei Aubé	25	2,8	
Reichenbachia juucorum Leach	25	2,4	
accidentelles : 21 espèces ; 66 exemplaires			
Ptiliidae			27,7
** *Ptenidium laevigatum* Er.	10	2,8	
** *Acrotrichis intermedia* Gillm.	10	4,5	
** *Acrotrichis sericans* Heer	5	0,4	
Pselaphidae			
** *Arcopagus mulsanti* Kiesw.	5	0,4	
Euplectus narentinus ssp. *peycrimfheffi* Normand	10	1,2	
Tychomorphus jacquelini Boieldieu	15	1,6	
Scydmaenidae			
Euconnus loewei Kiesw.	5	0,8	
* *Euconnus ferrari* Kiesw.	5	0,8	
* *Euconnus linderi* Saulcy	5	0,8	
Stenichus scutellaris Müll.	10	1,2	
Staphylinidae			
Astenus subditus Muls. & Rey	5	0,8	
***Xantholinus elianae* Jarrige	10	1,2	
Gauropterus fulgidus F.	15	1,2	
Othius punctulatus Goeze	15	1,6	
Othius laeviusculus Steph.	20	2	
Philonthus varius Gyll.	5	0,8	
Platydracus fulvipes Scopoli	5	0,8	
Quedius curtus Er.	10	1,2	
Quedius schatzmayri Grid.	5	0,8	
Homalium tricolor Rey	15	2	
Aleuonota gracilenta Er.	5	0,8	

* : espèces présentes aussi dans le sol
** : espèces présentes aussi dans les complexes saproxyliques
***: espèces présentes aussi dans le sol et dans les complexes saproxyliques.

TABLEAU XXXV

Faune du sol, d'après 10 prélèvements

espèces	constance	fréquence	
constantes : 5 espèces ; 44 exemplaires			
Carabidae			
••*Reicheia lucifuga* Saulcy	80	12,6	43
Anillus convexus Saulcy	70	10,5	
Staphylinidae			
Phloeocharis subclavata Muls. & Rey	50	6,3	
Geostiba nitida Fauvel	60	6,3	
Pselaphidae			
Mayetia sphaerifera Muls. & Rey	50	7,3	
accessoires : 7 espèces ; 33 exemplaires			
Staphylinidae			
• *Geostiba laticornis* Fauvel	40	5,5	35
Hesperotyphlus exilis Muls. & Rey	30	3,1	
Entomoculia mayeti Normand	30	3,1	
•••*Tachyporus nitidulus* F.	40	6,3	
Carabidae			
Microtyphlus schaumi Saulcy	30	3,1	
Pselaphidae			
• *Trimium normandi* Jeannel	30	8,4	
Scydmaenidae			
• *Cephennium coiffaiti* Besuchet	30	5,5	
accidentelles : 13 espèces ; 21 exemplaires			
Staphylinidae			
Octavius crenicollis Fauvel	20	2,1	
••• *Habrocerus capillaricornis* Grav.	20	4,2	
•• *Aleuonota gracilenta* Er.	20	3,1	
Scydmaenidae			
Stenichus tithonus Reitt.	10	2,1	
••*Euconnus linderi* Saulcy	10	1,0	
•• *Euconnus ferrari* Saulcy	10	1,0	
• *Leptomastax delarouzei* Bris.	10	1,0	
Pselaphidae			
Pselaphopsis longipalpis Kiesw.	10	1,0	
Cyrtoplectus sulciventris Guillb.	10	1,0	
Scydmaenidae			
• *Cephennium albericum* Croiss.	20	2,1	
Cephennium caecum Saulcy	10	1	
Curculionidae			
Troglorrhynchus terricola Linder	10	1	
Raymondionymus benjamini Marquet	10	1	

* : espèces présentes aussi dans les complexes saproxyliques
•• : espèces présentes aussi dans les feuilles mortes
••• : espèces présentes aussi dans les complexes saproxyliques et les feuilles mortes.

sont d'une part trois espèces hygrophiles, ubiquistes, que l'on trouve aussi bien dans les champignons, les mousses, sous les pierres, sous les écorces ou au bord des eaux *(H. capillaricornis, T. nitidulus, X. elianae)* et dont la présence n'a pas de signification écologique, d'autre part trois *Ptiliidae* et un *Pselaphidae*. Ces quatre dernières espèces ne représentent que 11,8 % de la faune des complexes saproxyliques et 8,9 % de la faune des feuilles mortes. Le *Ptiliidae Acrotrichis intermedia* est la seule espèce qui se trouve à la fois dans les complexes saproxyliques et dans les feuilles mortes avec une fréquence assez élevée.

Dans les feuilles mortes les *Staphylinidae* représentent la famille dominante avec 16 espèces sur 31 et 56,4 % des exemplaires; les *Carabidae* viennent ensuite avec 3 espèces et 33,9 % des exemplaires puis les *Pselaphidae* avec 8 espèces et 10,8 % des exemplaires. Cet ordre d'importance est très différent de celui qui existe dans les complexes saproxyliques où les *Staphylinidae* et les *Carabidae* jouent un rôle négligeable.

b) *Rapports entre les Coléoptères des complexes saproxyliques et les Coléoptères du sol.*

Sept espèces de la faune du sol se retrouvent dans les complexes saproxyliques. Deux sont des ubiquistes hygrophiles *(T. nitidulus* et *H. capillaricornis)* déjà examinées ci-dessus. Les 5 autres constituent 22,5 % de la faune du sol mais seulement 3,1 % de la faune des complexes saproxyliques. Aucune espèce de la faune du sol ne joue un rôle important dans les complexes saproxyliques.

Le travail de Coiffait (1958) consacré aux Coléoptères du sol montre que ceux-ci sont essentiellement des *Carabidae* et des *Staphylinidae*, ces deux familles à elles deux renfermant 65 % des espèces endogées connues. Les *Ptiliidae* n'ont qu'une espèce endogée. Dans nos récoltes de faune endogée de la Massane les *Carabidae* et *Staphylinidae* forment 66,2 % des exemplaires et 50 % des espèces et les *Ptiliidae* sont absents.

En conclusion les Coléoptères des complexes saproxyliques constituent une faune bien individualisée caractérisée par l'abondance des *Ptiliidae* et par la présence de quelques espèces particulières de *Pselaphidae* et de *Scydmaenidae*. La faune du sol et de la litière est représentée par quelques espèces dans ces complexes saproxyliques, mais elles y jouent toujours un rôle assez peu important. Les Coléoptères des complexes saproxyliques sont donc nettement distincts des Collemboles et d'autres groupes d'Invertébrés en ce qui concerne leur origine.

Variations géographiques de la faune des complexes saproxyliques.

L'étude de la faune des complexes saproxyliques de la forêt de Fontainebleau nous permettra de confirmer cette conclusion. Dans cette forêt dont le sol est essentiellement formé de sable siliceux

les Coléoptères endogés sont absents. Cependant la faune des complexes saproxyliques est très semblable à celle que nous avons trouvée à la Massane. Les *Ptiliidae*, puis les *Pselaphidae* et les *Scydmaenidae* sont les familles dominantes. Les trois familles y renferment 34 % des espèces et 60,9 % des espèces (tableau XXXVI).

Au point de vue biogéographique 66 % des espèces des complexes saproxyliques de la Massane sont des formes à large répartition qui se retrouvent dans toute l'Europe. Les espèces propres à la région méditerranéenne n'interviennent que pour 11 %. On trouve en outre trois endémiques de la forêt : *Ptilium schuleri* ssp. *massanae*, *Scydmoraphes dobyi* et *Cephennium albericum*, un endémique du massif des Albères *Leptomastax delarouzei*, une relique de la

TABLEAU XXXVI

Faune des complexes saproxyliques de la forêt de Fontainebleau d'après 10 prélèvements

espèces	constance	fréquence	
constantes : 6 espèces			
Ptiliidae			
Ptinella aptera Guérin	80	14,3	46,7
Acrotrichis intermedia Gillm.	70	12,5	
Pteryx suturalis Heer	60	7,7	
Pselaphidae			
Bibloporus bicolor Er.	50	3,9	
Scydmaenidae			
Cephennium thoracicum Müll.	50	5,2	
Staphylinidae			
Habrocerus capillaricornis Grav.	50	3,1	
accessoires : 9 espèces			
Ptiliidae			
Acrotrichis sericans Heer	30	1,8	23,0
Acrotrichis montandoni Allib.	40	8,4	
Ptinella testacea Heer	30	5,7	
Clambidae			
Clambus armadillo Deg.	30	2,3	
Pselaphidae			
Euplectus signatus Reichb.	30	1,6	
Bythinus curtisi Denny	30	2,3	
Scydmaenidae			
Euthia scydmaenoides Steph.	30	1,8	
Stenichus collaris Müll.	40	2,8	
Colydiidae			
Cerylon fagi Ch. Bris.	40	2	
accidentelles : 23. espèces			

faune pyrénéo-provençale *Bibloporus mayeti* et trois endémiques pyrénéens : *Trimium normandi, Cephennium coiffaiti* et *Arcopagus mulsanti.*

En forêt de Fontainebleau la faune des complexes saproxyliques est beaucoup plus banale. Elle ne renferme que des espèces à vaste répartition.

II. — La faune des cavités d'arbres.

Les cavités d'arbres que nous avons rencontrées à la Massane peuvent se répartir en trois catégories bien distinctes en ce qui concerne les propriétés du terreau qu'elles renferment (cf. p. 596) et aussi par la faune qui les occupe.

Cavités du premier type.

Dans les cavités d'arbres qui appartiennent à cette catégorie le terreau est toujours très visqueux, humide et compact, ce qui est certainement la cause de la grande rareté de la microfaune. En effet l'air ne peut guère circuler dans ce terreau sauf quand des espèces de taille assez grande y creusent leurs galeries. Nous groupons sous le nom de microfaune les Arthropodes de taille inférieure à 5 mm et sous le nom de macrofaune ceux de taille supérieure à 5 mm. Voici deux exemples de relevés caractéristiques. Pour chaque relevé la macrofaune a été recherchée par tri direct dans 5 décimètres cubes de terreau et la microfaune a été extraite à partir d'un échantillon de un décimètre cube placé sur un appareil de Berlèse. Les résultats obtenus dans ce dernier cas ont été ensuite multipliés par 5.

relevé du 12. VI. 1961. teneur en eau du terreau : 83 % hêtre creux rempli de 30 dm³ de terreau	relevé du 15. VI. 1961. teneur en eau du terreau : 78 % hêtre creux rempli de 10 dm³ de terreau
microfaune : *Collemboles* : néant *Acariens* : néant *Chernètes* : 5 *Coléoptères* : néant	microfaune : *Collemboles* : 5 *Acariens* : 15 *Chernètes* : néant *Coléoptères*: *Staphylinidae : Phyllodrepa ioptera* *Pselaphidae : Euplectus karsteni*
macrofaune : *Coleoptères* : 15 *Histeridae : Paromalus flavicornis* : 2 *Elateridae : Ludius ferrugineus* : 3 *Ampedus sp.* : 3 larves *Cardiophorus gramineus* : 1 *Scarabaeidae : Osmoderma eremita* : 6 larves	macrofaune *Coléoptères* : 5 *Curculionidae : Rhyncholus lignarius* : 1 *Cerambycidae : Rhamnusium bicolor* : 1 *Scarabaeidae : Osmoderma eremita* : 11 larves *Elateridae : Ludius ferrugineus* : 7

Les dix-sept relevés effectués dans des cavités de hêtre du premier type nous ont fourni seulement 14 espèces de Coléoptères, représentées par 171 exemplaires. Ces espèces sont énumérées dans le tableau XXXVII.

TABLEAU XXXVII

Coléoptères des cavités de hêtre du premier type

espèces	fréquence	constance	
constantes : 2 espèces			
Ludius ferrugineus L.	70	19,8	35,5
Osmoderma eremita Scopoli	50	15,7	
accessoires : 5 espèces			
Gnorimus nobilis L.	30	4	22,5
Ampedus praeustus F.	40	7,6	
Melanotus tenebrosus Er	30	4	
Ischnodes sanguinicollis Panz	30	3,9	
Cardiophorus granuneus Scop.	30	3	
accidentelles : 7 espèces			
Paromalus flavicornis Host.	20	11,1	41,9
Phyllodrepa ioptera Steph.	20	8,7	
Euplectus karsteni Reichb.	20	11,7	
Euplectus kirbyi Denny	10	2,8	
Rhamnusium bicolor Schr.	5	0,6	
Rhyncholus lignarius Marsh.	5	0,6	
Habrocerus capillaricornis Grav.	10	6,4	

Les Microcoléoptères de taille inférieure à 5 mm sont toujours dans ce premier type des formes accidentelles et ils ne sont représentés que par 4 espèces et 29,6 % des exemplaires, dont 2 espèces pour le genre *Euplectus*, formant 14,5 % de la faune.

Cavités du second type.

Ces cavités diffèrent de celles du premier type par leur terreau qui est moins compact, moins visqueux, moins humide, et par leur microfaune plus abondante : les Acariens, les Collemboles et les Microcoléoptères sont beaucoup plus abondants. Les dix relevés effectués ont donné une faune riche de 24 espèces dans laquelle les Microcoléoptères sont représentés par 15 espèces et 73,6 % des exemplaires (tableau XXXVIII). Le genre *Euplectus* possède dans ce milieu 4 espèces et 28,9 % des exemplaires.

La faune des Coléoptères des cavités de hêtre du deuxième type présente avec celle des complexes saproxyliques un certain nombre de caractères communs. On note en particulier l'importance, dans les cavités de hêtre, des Psélaphides avec 7 espèces et 39 % des

TABLEAU XXXVIII

Faune des cavités de hêtre; 2e type

	constance	fréquence	
constantes : 8 espèces			
Elateridae :			
Ludius ferrugineus L.	60	8,2	
Scarabaeidae			
Osmoderma eremita Scop.	70	6,0	
Pselaphidae			
Euplectus kirbyi Denny	60	11,8	
Euplectus karsteni Reichb.	50	2,6	
Ptiliidae			
Pteryx suturalis Heer	60	6,5	52,2
Scydmaenidae			
Scydmaenus perrisi Reitt.	60	2,6	
Pselaphidae			
Euplectus narentinus peyerhimhoffi Normand	70	5,3	
Ptiliidae			
Ptinella testacea Heer	60	9,2	
accessoires : 10 espèces			
Scarabaeidae			
Gnorimus nobilis L.	40	1,5	
Elateridae			
Ampedus rufipennis Steph.	40	4,4	
Melanotus crassicollis Er.	40	2,6	
Cardiophorus gramineus Scop.	30	0,8	
Ischnodes sanguinicollis Panz.	30	1,1	
Cerambycidae			34,8
Rhamnusium bicolor Schr.	30	0,8	
Staphylinidae			
Habrocerus capillaricornis Grav.	30	2,6	
Pselaphidae			
Euplectus infirmus Raffr.	30	6,5	
Plectophloeus nitidus Fairm.	30	5,3	
Clambidae			
Calyptomerus dubius marsh.	30	9,2	
accidentelles : 6 espèces			
Pselaphidae			
Euplectus nanus Reichb.	20	5,3	
Bryaxis sanguineus Reichb.	20	2,6	
Cryptophagidae			
Cryptophagus scanicus L.	10	1,3	
Elateridae			12,0
Megapenthes lugens Redt.	10	0,2	
Endomychidae			
Symbiotes gibberosus Luc.	10	1,3	
Staphylinidae			
Atheta pertyi Heer.	10	1,3	

exemplaires et des Ptiliides avec 2 espèces et 18 % des exemplaires. Ces deux familles sont également très importantes dans les complexes saproxyliques (cf. p. 639). Les Psélaphides du genre *Euplectus*, représentés à la Massane par 7 espèces, sont un des éléments caractéristiques de ces deux milieux.

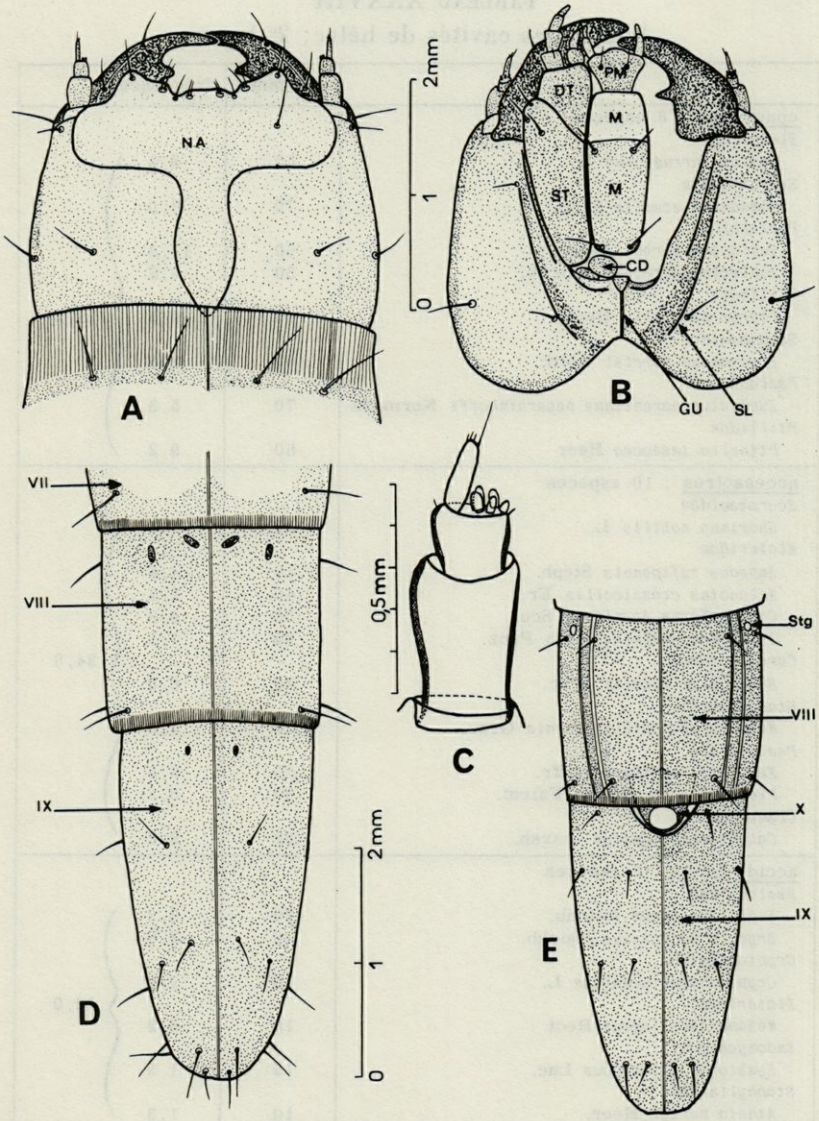


FIG. 35. — Larve de *Ludius ferrugineus*. A : tête, face dorsale; B : tête, face ventrale; C : antenne droite face ventrale; D : extrémité de l'abdomen, face dorsale; E : *idem*, face ventrale. *Cd :* cardo (en deux parties); *Dt :* partie distale du stipes; *Gu :* sutures gulaires adjacentes; *M :* mentum; *Na :* nasal; *Pm :* prementum; *Sl :* suture latérale; *St :* partie proximale du stipes; *Stg :* stigmate du 8e segment abdominal. VII, VIII, IX et X : segments abdominaux 7, 8, 9 et 10.

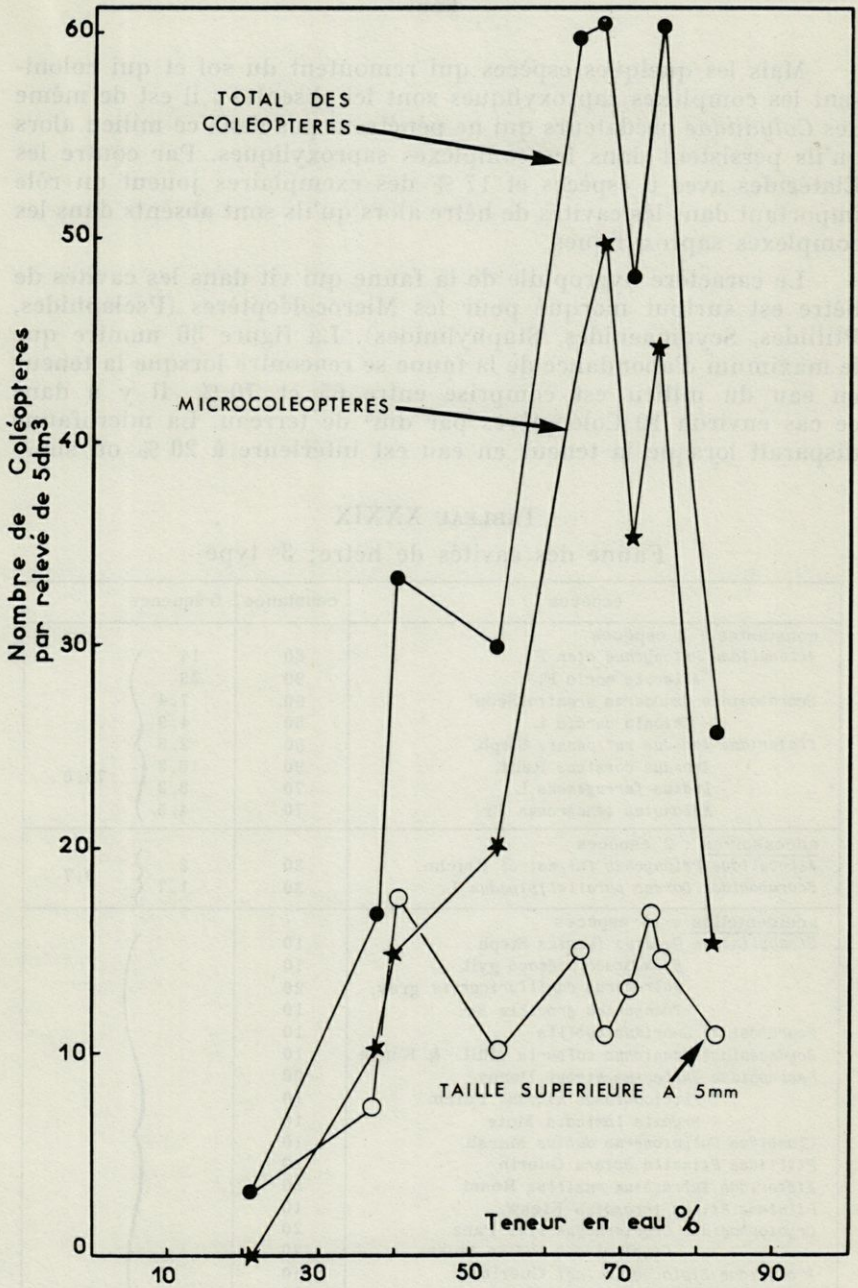


FIG. 36. — Variation du nombre de Coléoptères présents dans des relevés de 5 dm³ de terreau de cavité de hêtre en fonction de la teneur en eau. Les courbes ont été tracées pour l'ensemble des Coléoptères, pour les Microcoléoptères seuls (taille inférieure à 5 mm) et pour les Coléoptères de taille supérieure à 5 mm seuls.

Mais les quelques espèces qui remontent du sol et qui colonisent les complexes saproxyliques sont ici absentes : il est de même des *Colydiidae* prédateurs qui ne pénétrent pas dans ce milieu alors qu'ils persistent dans les complexes saproxyliques. Par contre les Élatérides avec 6 espèces et 17 % des exemplaires jouent un rôle important dans les cavités de hêtre alors qu'ils sont absents dans les complexes saproxyliques.

Le caractère hygrophile de la faune qui vit dans les cavités de hêtre est surtout marqué pour les Microcoléoptères (Pselaphides, Ptiliides, Scydmaenides, Staphylinides). La figure 36 montre que le maximum d'abondance de la faune se rencontre lorsque la teneur en eau du milieu est comprise entre 65 et 70 %. Il y a dans ce cas environ 10 Coléoptères par dm³ de terreau. La microfaune disparaît lorsque la teneur en eau est inférieure à 20 % ou supé-

TABLEAU XXXIX

Faune des cavités de hêtre; 3e type

espèces	constance	fréquence	
constantes : 8 espèces			
Alleculidae Prionychus ater F.	80	14	75,0
Allecula morio F.	90	23	
Scarabaeidae Osmoderma eremita Scop.	60	7,4	
Cetonia aurata L.	50	4,9	
Elateridae Ampedus rufipennis Steph.	50	2,8	
Ampedus corsicus Reitt.	90	10,2	
Ludius ferrugineus L.	70	8,2	
Melanotus tenebrosus Er.	70	4,5	
accessoires : 2 espèces			
Alleculidae Prionychus fairmairei Reiche	30	2	3,7
Scarabaeidae Dorcus parallelipipedus L.	30	1,7	
accidentelles : 19 espèces			
Staphylinidae Quedius fumatus Steph.	10		
Hapalaraea pygmaea gyll.	10		
Habrocerus capillaricornis grav.	20		
Tachyusida gracilis Er.	10		
Scarabaeidae Gnorimus nobilis	10		
Scydmaenidae Stenichus collaris Müll. & Kunze	10		
Pselaphidae Euplectus kirbyi Denny	20		
Plectophloeus nitidus Fairm.	10		
Bryaxis laminata Mots.	10		
Clambidae Calyptomerus dubius Marsh.	10		
Ptiliidae Ptinella aptera Guerin	10		
Histeridae Eubrachium pusillus Rossi	20		
Ptinidae Ptinus irroratus Kiesw.	10		
Cryptophagidae Cryptophagus vini Panz.	20		
Cryptophagus badius Sturm.	20		
Erotylidae Diplocoelus fagi Guérin	10		
Endomychidae Mycetaea hirta Marsh	20		
Symbiotes gibberosus Luc.	20		
Alleculidae Hymenalia rufipes F.	20		

rieure à 90 %. En ce qui concerne les Coléoptères de taille supérieure à 5 mm il n'y a pas de maximum net pour une teneur en eau déterminée mais un palier oscillant autour d'une valeur moyenne de 2,5 exemplaires par dm³ pour des teneurs en eau comprises entre 40 et 80 %.

Cavités du troisième type.

Les cavités que nous classons dans ce groupe sont remplies, non par du terreau de couleur noire comme les précédentes, mais par des fragments de bois plus ou moins décomposé ayant l'aspect d'une sciure grossière. La faune qui s'y rencontre est le reflet de cette composition puisqu'on y trouve d'une part des saproxylophages et leurs prédateurs qui vivent aussi dans le bois mort comme par exemples des *Alleculidae,* des *Elateridae* et des *Lucanidae,* mais aussi des espèces qui vivent dans le terreau des cavités du premier type et du deuxième type comme des *Pselaphidae,* des *Ptiliidae,* des *Clambidae,* le *Scarabaeidae Osmoderma eremita* et l'*Elateridae Ludius ferrugineus.* Dans l'ensemble ce sont les larves d'*Alleculidae* saproxylophages qui dominent avec 3 espèces et 39 % des exemplaires récoltés. Puis viennent les *Scarabaeidae* et les *Lucanidae* également saproxylophages avec 3 espèces et 15,6 % des exemplaires; enfin les *Elateridae* prédateurs avec 5 espèces et 23,4 % des exemplaires. L'ensemble des 10 relevés de 5 dm³ chacun renfermait 29 espèces et 443 Coléoptères à l'état larvaire ou imaginal (tableau XXXIX).

La faune de Coléoptères est de plus en plus riche quand on passe des cavités du premier type aux cavités du second et du troisième type. Les valeurs moyennes suivantes ont été calculées sur l'ensemble des relevés.

types de cavités	1er type	2e type	3e type
nombre de Microcoléoptères (taille inférieure à 5 mm) par dm³	0,2	5	1,8
nombre de Coléoptères de taille supérieure à 5 mm	1,8	2	7,2
nombre total de Coléoptères par dm³	2	7	9
nombre d'espèces de Coléoptères	14	24	29
indice de diversité	3,4	5,8	7

C'est dans les cavités du deuxième type que les Microcoléoptères sont les plus abondants. Le genre *Euplectus,* avec 5 espèces, est un des Psélaphides les plus caractéristiques de ce milieu.

Chapitre VI

LES COLÉOPTÈRES DES CHAMPIGNONS

Parmi les nombreuses espèces de champignons qui, à la Massane, se développent sur les arbres morts ou dépérissants, nous en avons choisi 8 qui sont faciles à reconnaître et en même temps suffisamment abondantes pour permettre de faire des relevés faunistiques nombreux pendant une grande partie de l'année. Ces espèces sont les suivantes :

Basidiomycètes :

Agaricacées : *Pleurotus ostreatus* Jacq.

Polyporacées : *Polyporus sulfureus* Bull.
Daedalea quercina L.
Stereum hirsutum Willd.
Ungulina fomentaria L.
Trametes gibbosa Pers.
Coriolus versicolor L.

Myxomycètes : *Reticularia lycoperdon* Bull.

Afin de comparer la faune de ces champignons lignicoles toujours plus ou moins durs et persistants (à l'exception du Myxomycète) avec la faune des champignons « mous » qui poussent sur le sol nous avons étudié dans cette dernière catégorie deux Basidiomycètes : un Gastéromycète du genre *Scleroderma* et une Bolétacée du genre *Boletus*.

Les Coléoptères des champignons ont déjà été étudiés dans de très nombreuses notes mais la plupart de celles-ci ne renferment que des listes d'espèces. En outre les auteurs ne se sont intéressés le plus souvent qu'à la faune des champignons « mous » qui poussent sur le sol (Bolets, Agaricales). Nous citerons seulement Weis (1920), Park (1931), Scheerpelz et Höfler (1948), Benick (1952), Rehfous (1955), Paviour-Smith (1960). Une bibliographie très étendue se trouve dans le travail de Benick.

Les champignons supérieurs forment des fructifications plus ou moins volumineuses ou *carpophores*. Ceux-ci sont colonisés plus ou moins

vite par les Coléoptères suivant les espèces de champignons, mais toujours après l'émission des spores sauf chez les Myxomycètes et les *Scleroderma* qui, au contraire, ne sont colonisés que lors de la formation des spores. Le milieu constitué par les carpophores offre aux Insectes des conditions très variables car il subit une évolution très rapide, et on y voit se succéder en peu de temps diverses associations. Ces successions de faunes ont été sommairement étudiées par PARK (1940) chez *Hydnum septentrionale*. SCHEERPELZ et HÖFLER ont mentionné l'existence de « phases » de peuplement chez divers Basidiomycètes.

1. — LA FAUNE DE *PLEUROTUS OSTREATUS*.

Ce champignon est extrêmement abondant sur les vieux hêtres d'avril à octobre. Des prélèvements ont été effectués pendant trois années sur des amas de carpophores les plus volumineux possible qui ont été repérés au début de leur apparition. Ceci nous a permis de suivre l'évolution de la faune jusqu'à la disparition du champignon. Vingt et une séries de carpophores ont été suivies ainsi, ce qui représente 77 relevés contenant plus de 12 000 Coléoptères à l'état imaginal (1). Le détail de ces relevés est le suivant :

— 1959 : treize relevés sur 3 séries de carpophores du 2 juillet au 14 septembre soit 83 jours;

— 1960 : vingt-quatre relevés sur 9 séries de carpophores du 3 juin au 27 août soit 85 jours;

— 1961 : vingt-quatre relevés sur 9 séries de carpophores du 25 mai au 26 juillet soit 62 jours.

En 1960 nous avons en outre mesuré le pH et la teneur en eau sur 7 séries de carpophores; en même temps les Coléoptères recueillis ont été conservés vivants et pesés au laboratoire à l'aide d'une balance sensible au centième de milligramme pour connaître les biomasses.

Il s'écoule en moyenne 80 jours environ entre l'apparition d'un carpophore et sa disparition. Pendant cette période le champignon se déssèche plus ou moins et il n'héberge plus à la fin que quelques larves ou imagos; ou bien il peut pourrir et devenir déliquescent et il héberge alors une faune très différente.

On peut distinguer, en utilisant les données faunistiques ainsi que les mesures de pH et de teneur en eau des pleurotes, 5 stades de peuplement qui se succèdent régulièrement depuis l'apparition des carpophores.

(1) Les larves de Staphylinidae, famille le plus souvent dominante dans les champignons, ne sont en général déterminables qu'au niveau du genre. C'est pourquoi nous n'en avons pas tenu compte en général dans les relevés qui suivent.

Pour chaque stade on peut déterminer un nombre minimum de relevés à partir duquel le nombre d'espèces présentes reste constant (fig. 37). C'est à partir de ce nombre de relevés que le nombre

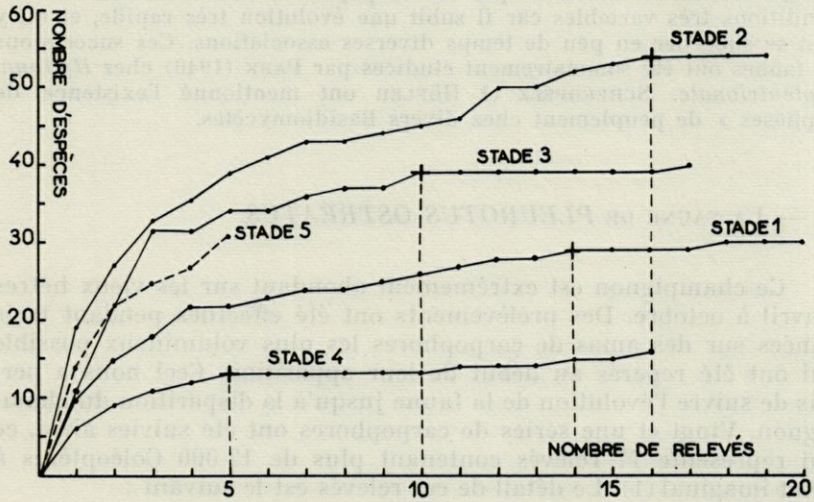


FIG. 37. — Variation du nombre d'espèces présentes dans *Pleurotus ostreatus* aux divers stades de décomposition en fonction du nombre de relevés effectués. Seul le stade 5 n'a pas fait l'objet d'un nombre de relevés suffisant pour que le nombre d'espèces devienne constant.

d'exemplaires, le nombre d'espèces et les divers coefficients caractéristiques de chaque stade ont été calculés. Les relevés qui ont été analysés de cette façon se répartissent ainsi.

— stade 1 : quatorze relevés avec 29 espèces et 3 478 imagos. Indice de diversité 4,2. Indice de dispersion des fréquences 9,3;

— stade 2 : seize relevés avec 54 espèces et 2 572 imagos. Indice de diversité 9,5. Indice de dispersion des fréquences 1,7;

— stade 3 : dix relevés avec 39 espèces et 1 351 imagos. Indice de diversité 7,7. Indice de dispersion des fréquences 5,1;

— stade 4 : cinq relevés avec 13 espèces et 256 imagos. Indice de diversité 2,9. Indice de dispersion des fréquences 8,9;

— stade 5 : cinq relevés avec 31 espèces et 240 imagos. Indice de diversité 9,9. Indice de dispersion des fréquences 2,2;

— total : cinquante relevés avec 85 espèces et 7 897 imagos. Indice de diversité 13,0.

Les conditions de milieu.

1° Le pH et la teneur en eau

La teneur en eau a été mesurée par dessication pendant une heure à 105° de fragments d'environ 20 grammes de champignons. Le pH a

été mesuré sur place à l'aide d'un pHmètre portatif Ponselle. Les résultats des mesures sont regroupés sur la figure 38.

a) La teneur en eau baisse d'abord lentement puis plus rapidement. Elle passe de 84,1 % dans les pleurotes frais non encore attaqués par les Insectes à 36,1 % dans les pleurotes désséchés arrivés au stade 4. Au stade 5 lorsque le pleurote pourrit la teneur en eau remonte et elle atteint 83,1 % en moyenne.

b) Le pH augmente progressivement et passe de 5,72 dans les pleurotes frais à 10,52 dans les pleurotes en cours de décomposition.

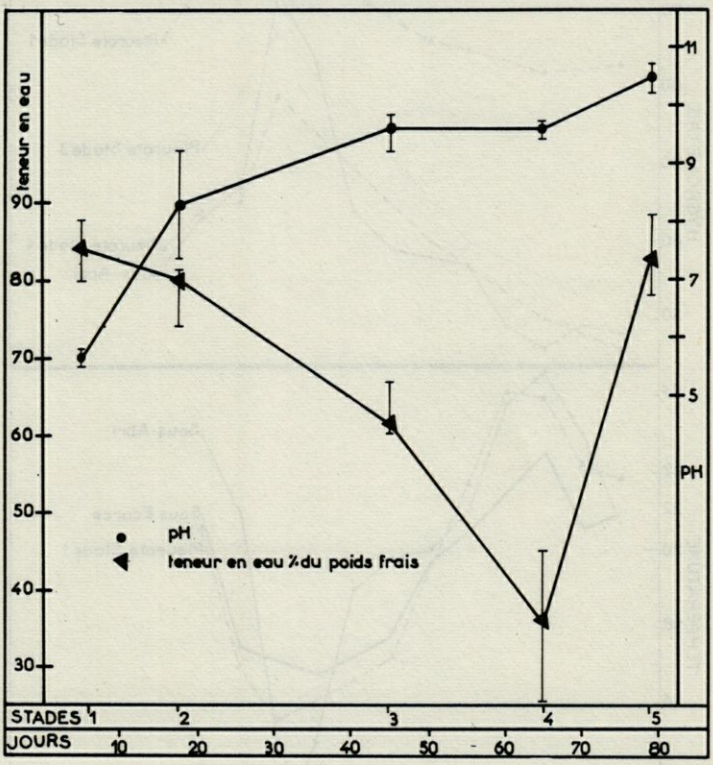


FIG. 38. — Evolution du pH et de la teneur en eau du champignon *Pleurotus ostreatus* aux divers stades de décomposition. Valeurs moyennes et extrêmes pour chaque série de mesures.

2° La température et l'hygrométrie

Le milieu que constituent les amas de carpophores de *Pleurotus ostreatus* est caractérisé par l'atténuation des variations quotidiennes de température et d'hygrométrie par rapport à celles de

l'air ambiant que l'on peut enregistrer sous l'abri météorologique ou à l'air libre en forêt sous le couvert des arbres. Le graphique de la figure 39 montre comme exemple les mesures faites pendant une période de 24 heures le 21 et le 22 juin 1962. La température moyenne est légèrement inférieure à celle qui a été mesurée sous abri soit 18,7° au lieu de 19,9°. L'hygrométrie moyenne de l'air a été pendant cette période de 60, 9 % sous abri; elle a été à peu près

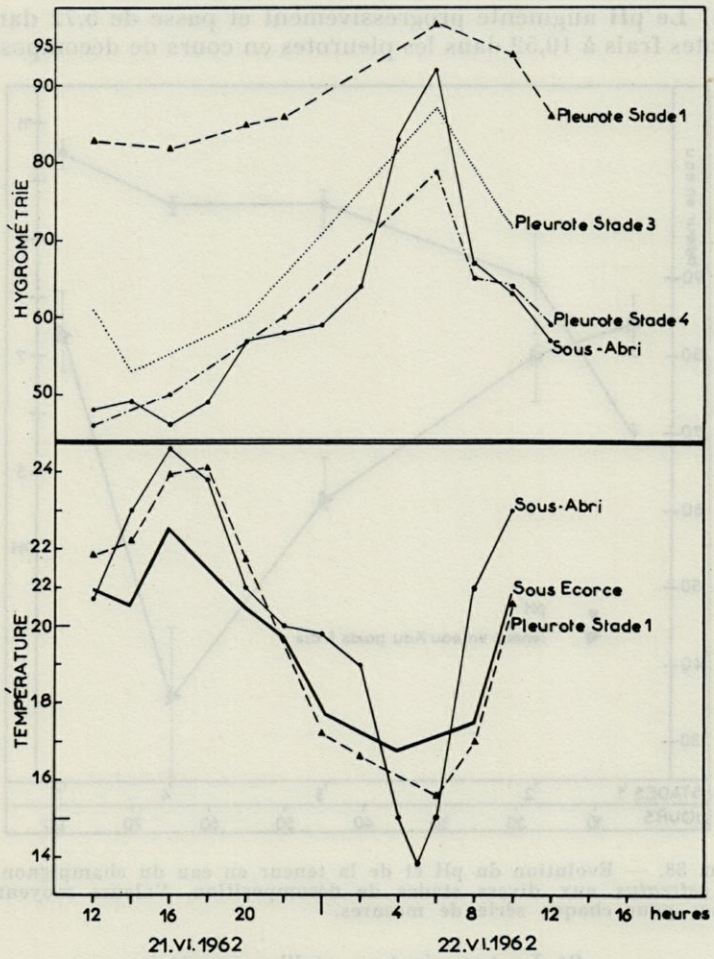


FIG. 39. — Comparaison de l'humidité relative (en haut)et de la température (en bas) enregistrées simultanément sous l'abri météorologique, sous l'écorce d'un hêtre (température seulement) et dans des touffes de *Pleurotus ostreatus* aux divers stades de décomposition. Au stade 1 l'hygrométrie reste constamment élevée; au stade 4 elle suit à peu près celle de l'air ambiant.

semblable dans les pleurotes désséchés (60 %) qui contenaient une faune appartenant au stade 4; légèrement supérieure (66,6 %) dans les pleurotes au stade 3; nettement plus élevée (88,7 %) dans les pleurotes frais au stade 1. En outre l'amplitude des variations thermiques, qui a été de 11 degrés sous abri n'a été que de 8 degrés dans les pleurotes au stade 1.

L'évolution de la faune.

Le calcul des coefficients d'affinité entre les 16 espèces les plus communes ainsi que l'emploi du critère χ^2 permettent de montrer l'existence de 4 synusies qui correspondent aux stades 1, 2, 3 et 4, 5. Les stades 3 et 4 se distinguent essentiellement par les caractéristiques du milieu ainsi que par la localisation presque exclusive de *Dacne bipustulata* au stade 4 (figure 40).

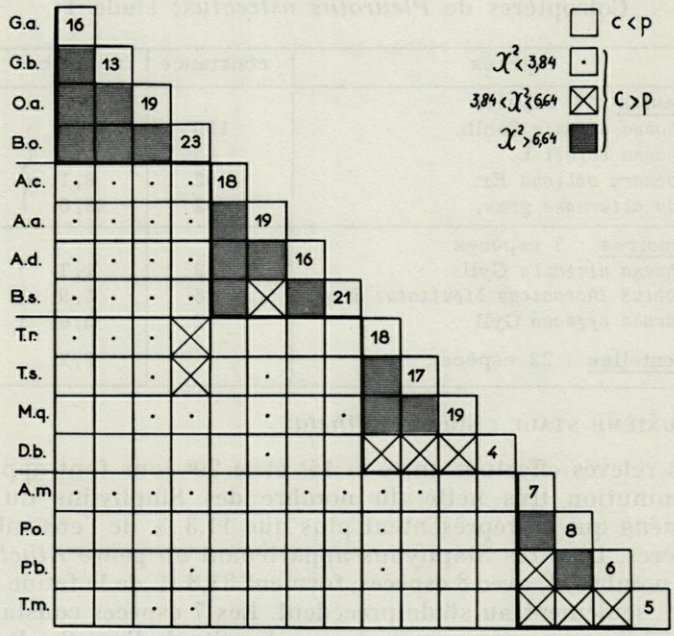


FIG. 40. — Mise en évidence de 4 synusies chez les Coléoptères qui occupent le champignon *Pleurotus ostreatus*, par l'emploi du critère du χ^2. Les chiffres dans la diagonale indiquent le nombre de relevés où l'espèce est présente.

G a. : *Gyrophaena affinis*
G.b. : *Gyrophaena boleti*
O.a. : *Oxypoda alternans*
B.o. : *Bolitochara obliqua*
A.c. : *Atheta crassicornis*
A.a. : *Atheta angusticollis*
A.d. : *Atheta dadopora*
B.s. : *Bolitobius striatus*
T.r. : *Triplax rufipes*
T.s. : *Triplax scutellaris*
M.q. : *Mycetophagus quadripustulatus*
D.b. : *Dacne bipustulata*
A.m. : *Atheta marcida*
P.o. : *Proteinus ovalis*
P.b. : *Proteinus brachypterus*
T.m. : *Triplax melanocephala*

PREMIER STADE : stade pionnier à *Gyrophaena*.

Un groupement d'insectes pionniers s'établit entre le 5e et le 7e jour en moyenne après l'apparition des carpophores. Avant cette période la faune est à peu près inexistante. Les Coléoptères qui arrivent les premiers sont de petite taille (moins de 3 mm) et ils appartiennent tous à la famille des *Staphylinidae*. Celle-ci renferme 95 % de tous les Coléoptères de ce stade.

Les 4 espèces constantes et les 3 espèces accessoires sont toutes des Staphylins. Le genre *Gyrophaena* à lui seul, avec 3 espèces et 50,7 % des individus récoltés est de loin le plus important et il permet de définir ce premier stade comme STADE A *Gyrophaena*. Le tableau XL résume les 14 relevés analyses.

TABLEAU XL

Coléoptères de *Pleurotus ostreatus;* stade 1

espèces	constance	fréquence	
constantes : 4 espèces			
Gyrophaena affinis Sahlb.	100	44,3	83,6
Gyrophaena boleti L.	85	4,7	
Bolitochara obliqua Er.	92	8,1	
Oxypoda alternans grav.	92	26,5	
accessoires : 3 espèces			
Gyrophaena nitidula Gyll.	42	1,7	9,2
Bolitobius thoracicus biguttatus Steph.	35	1,9	
Hapalaraea pygmaea Gyll.	42	5,6	
accidentelles : 22 espèces		7,2	

DEUXIÈME STADE : stade à *Atheta*.

Les relevés effectués entre le 15e et le 20e jour font apparaître une diminution très nette du nombre des Staphylins du genre *Gyrophaena* qui ne représentent plus que 11,3 % de l'ensemble des Coléoptères. D'autres Staphylins appartenant au genre *Atheta* arrivent en nombre et, avec 8 espèces, forment 31,8 % de la faune au lieu de 2,3 % seulement au stade précédent. Les 7 espèces constantes et les 3 espèces accessoires sont encore des Staphylins. Ce deuxième stade peut donc être défini comme le STADE A *Atheta*. L'analyse des 16 relevés figure dans le tableau XLI.

TROISIÈME STADE : stade à *Triplax*.

Entre le 40e et le 50e jour les *Staphylinidae* disparaissent massivement. Ils ne forment plus que 3,2 % de la faune dont 0,5 % pour le genre *Atheta* et 0,1 % pour le genre *Gyrophaena*. L'essentiel de la

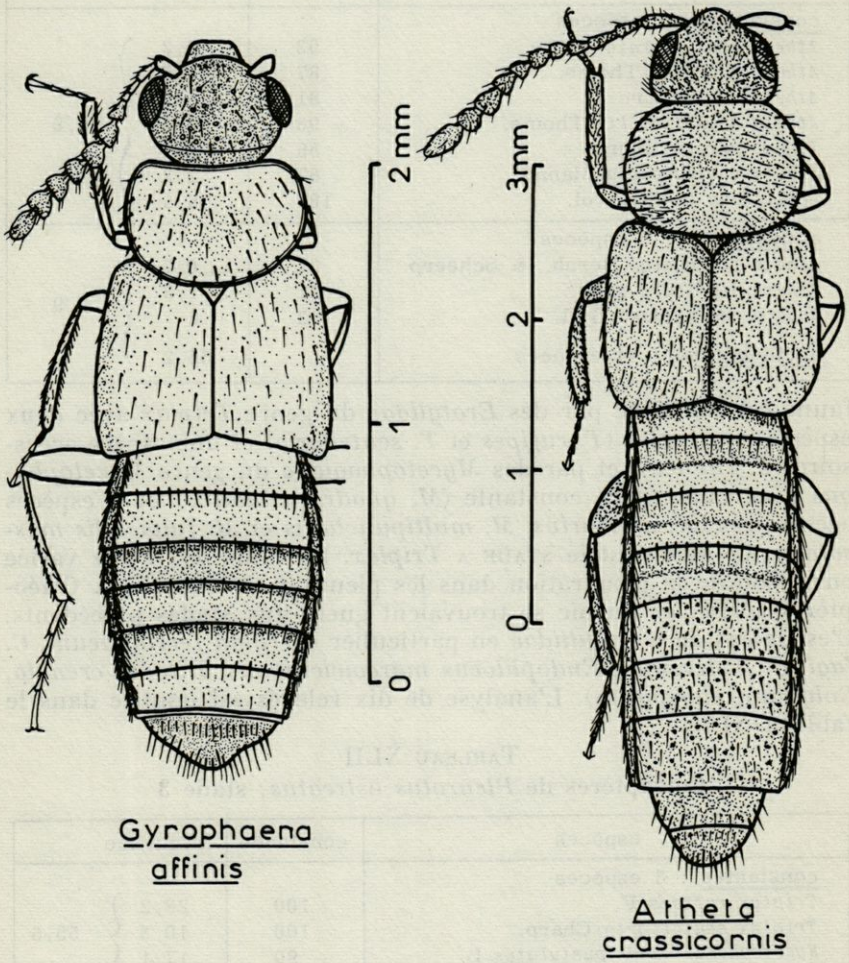


FIG. 41. — Deux Staphylinidae peuplant le champignon *Pleurotus ostreatus* au début de la décomposition. A gauche *Gyrophaena affinis;* à droite *Atheta crassicornis.*

TABLEAU XLI
Coléoptères de *Pleurotus ostreatus;* stade 2

espèces	constance	fréquence	
constantes : 7 espèces			
Atheta crassicornis F.	93	9,2	35,9
Atheta dadopora Thoms.	87	3,5	
Atheta celata Er.	81	4,8	
Atheta angusticollis Thoms.	93	7,5	
Atheta pertyi Heer	56	2,1	
Atheta castanoptera Mannh.	87	2,2	
Bolitobius striatus ol.	100	6,6	
accessoires : 3 espèces			
Atheta britanniae Bernh. & Scheerp.	37	0,7	8,9
Atheta nigritula grav.	31	1,2	
Hapalaraea pygmaea Gyll.	43	6	
accidentelles : 44 espèces		55,2	

faune est constitué par des *Erotylidae* du genre *Triplax* avec deux espèces constantes (*T. rufipes* et *T. scutellaris*) et une espèce accessoire (*T. russica*), et par des *Mycetophagidae* du genre *Mycetophagus* avec une espèce constante (*M. quadripustulatus*) et 3 espèces accessoires (*M. atomarius, M. multipunctatus* et *M. fulvicollis massanae*). Ce stade est le STADE A *Triplax*. La faune est assez variée en raison de la pénétration dans les pleurotes de nombreux Coléoptères corticoles qui ne se trouvaient guère aux stades précédents. C'est le cas de 6 *Colydiidae* en particulier (*Cerylon ferrugineum, C. fagi, C. histeroides, Endophloeus marcowichianus, Ditoma crenata, Colydium elongatum*). L'analyse de dix relevés est donnée dans le tableau XLII.

TABLEAU XLII
Coléoptères de *Pleurotus ostreatus;* stade 3

espèces	constance	fréquence	
constantes : 3 espèces			
Triplax rufipes F.	100	28,2	55,6
Triplax scutellaris Charp.	100	10,3	
Mycetophagus quadripustulatus L.	90	17,1	
accessoires : 6 espèces			
Triplax russica L.	40	2,8	15,0
Mycetophagus atomarius F.	30	2,2	
Mycetophagus multipunctatus F.	30	3,6	
Mycetophagus fulvicollis massanae Dajoz	30	1,2	
Bolitobius lunulatus L.	30	2,1	
Cerylon fagi Ch. Bris.	30	3,1	
accidentelles : 31 espèces		29,4	

QUATRIÈME STADE : stade à *Triplax* et *Dacne*.

C'est à ce stade que la faune est la plus pauvre. On ne trouve que 13 espèces avec un indice de diversité $\alpha = 2{,}9$. Les pleurotes desséchés sont peuplés presque uniquement par des *Erotylidae* (*Triplax rufipes*, *T. scutellaris*, *Dacne bipustulata*) et des *Myceto-*

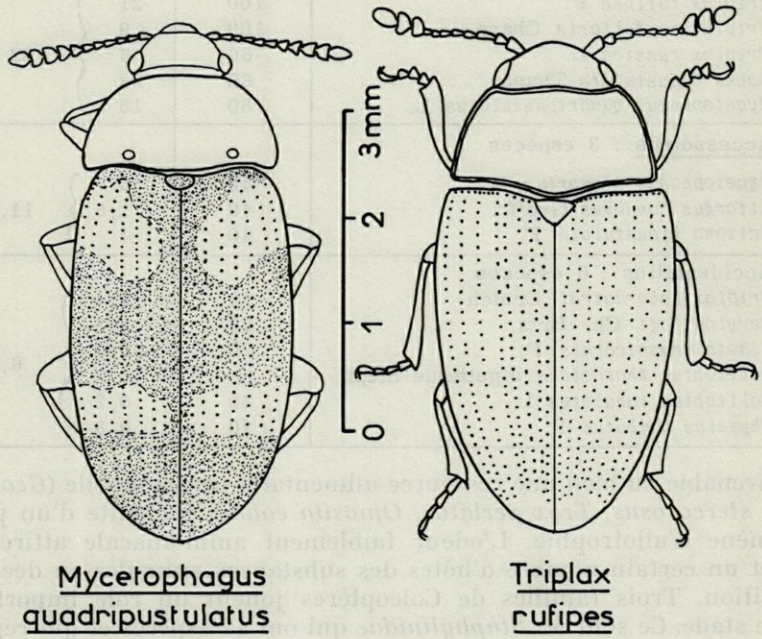


FIG. 42. — Coléoptères caractéristiques du champignon *Pleurotus ostreatus*. A droite *Triplax rufipes*; à gauche *Mycetophagus quadripustulatus*.

phagidae (*Mycetophagus quadripustulatus* et *M. atomarius*, *Litargus connexus*) qui représentent à eux seuls les espèces caractéristiques et les espèces accessoires. Ce stade peut être défini comme le STADE A *Dacne*, car *Dacne bipustulata* recherche tout particulièrement les champignons desséchés et il est le plus résistant des mycétophages à la sécheresse à tous ses stades de développement (cf. chapitre VIII). Le tableau XLIII résume les 5 relevés effectués à ce stade.

CINQUIÈME STADE : stade à *Proteinus*.

On peut constater, d'après les 5 relevés effectués, que l'indice de diversité de ce stade est assez élevé ($\alpha = 9{,}9$). Ceci est dû à la présence d'un grand nombre d'espèces accidentelles (23 espèces) qui trouvent dans les pleurotes pourris un refuge offrant une humidité

TABLEAU XLIII

Coléoptères de *Pleurotus ostreatus;* stade 4

espèces	constance	fréquence	
constantes : 5 espèces			
Triplax rufipes F.	100	21	82
Triplax scutellaris Charp.	100	9	
Triplax russica L.	60	6	
Dacne bipustulata Thunb.	60	28	
Mycetophagus quadripustulatus L.	80	18	
accessoires : 3 espèces			
Mycetophagus atomarius F.	40	6	11,6
Litargus connexus Geoffr.	40	1,6	
Tritoma bipustulata F.	40	4	
accidentelles : 6 espèces			
Triplax lacordairei Crotch	20	2,4	6,4
Cerylon fagi Ch. Bris.	20	1,2	
Atheta crassicornis F.	20	0,6	
Bolitobius thoracicus biguttatus Steph.	20	1,2	
Bolitobius lunulatus L.	20	0,2	
Thymalus limbatus F.	20	0,8	

convenable ou bien une ressource alimentaire occasionnelle (*Geotrupes stercorosus, Trox perlatus, Omosita colon*) par suite d'un phénomène d'allotrophie. L'odeur faiblement ammoniacale attire en effet un certain nombre d'hôtes des substances animales en décomposition. Trois familles de Coléoptères jouent un rôle important à ce stade. Ce sont les *Staphylinidae* qui ont 12 espèces et qui repré-

TABLEAU XLIV

Coléoptères de *Pleurotus ostreatus;* stade 5

Espèces	Constance	Fréquence	
Constantes : 6 espèces			
Atheta marcida Er.	100	11,2	43,6
Proteinus ovalis Steph.	100	5,4	
Proteinus brachypterus F.	100	7,5	
Triplax melanocephala Latr.	100	5,4	
Mycetophagus multipunctatus F.	80	5,8	
Scaphosoma agaricinum L.	60	8,3	
Accessoires : 2 espèces			
Mycetoporus angularis Muls. & Rey	40	3,3	5,8
Habrocerus capillaricornis grav.	40	2,5	
Accidentelles : 23 espèces		50,6	

sentent 54,5 % des exemplaires récoltés; les *Mycetophagidae* avec 2 espèces et 9,1 % des exemplaires; les *Erotylidae* avec une espèce (*Triplax melanocephala*) et 5,4 % des individus. Cette dernière n'a été rencontrée à la Massane que dans les pleurotes pourris ce qui la différencie au point de vue écologique des autres espèces du même genre qui sont présentes d'une façon tout à fait exceptionnelle

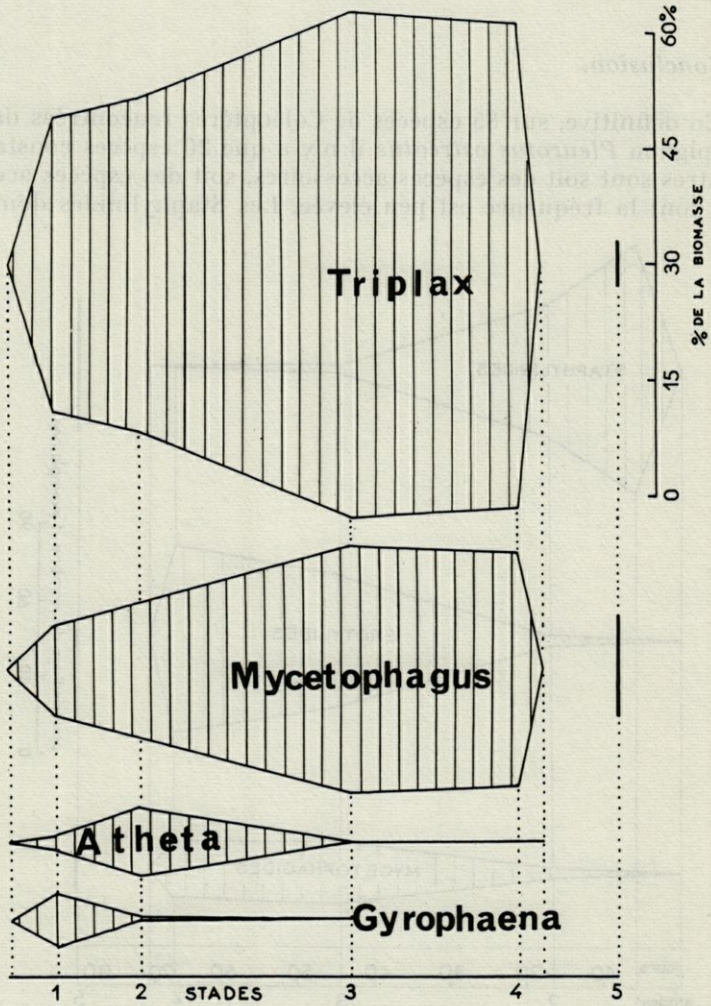


FIG. 43. — Evolution de la biomasse des quatre principaux genres de Coléoptères peuplant le champignon *Pleurotus ostreatus* aux divers stades de décomposition en % de la biomasse totale des Coléoptères. Le genre *Triplax* est largement dominant.

à ce stade (3 exemplaires de *Triplax rufipes* soit 1,2 % du total de la faune). Parmi les Staphylinides il faut mentionner la réapparition du genre *Atheta* avec l'espèce *A. marcida* caractéristique des champignons en décomposition et surtout la présence de deux espèces du genre *Proteinus*, ce dernier étant à peu près inféodé aux champignons très décomposés. Le tableau XLIV donne l'analyse des 5 relevés effectués.

Conclusion.

En définitive, sur 85 espèces de Coléoptères rencontrées dans le champignon *Pleurotus ostreatus* il n'y a que 20 espèces constantes; les autres sont soit des espèces accessoires, soit des espèces accidentelles dont la fréquence est peu élevée. Les Staphylinides dominent

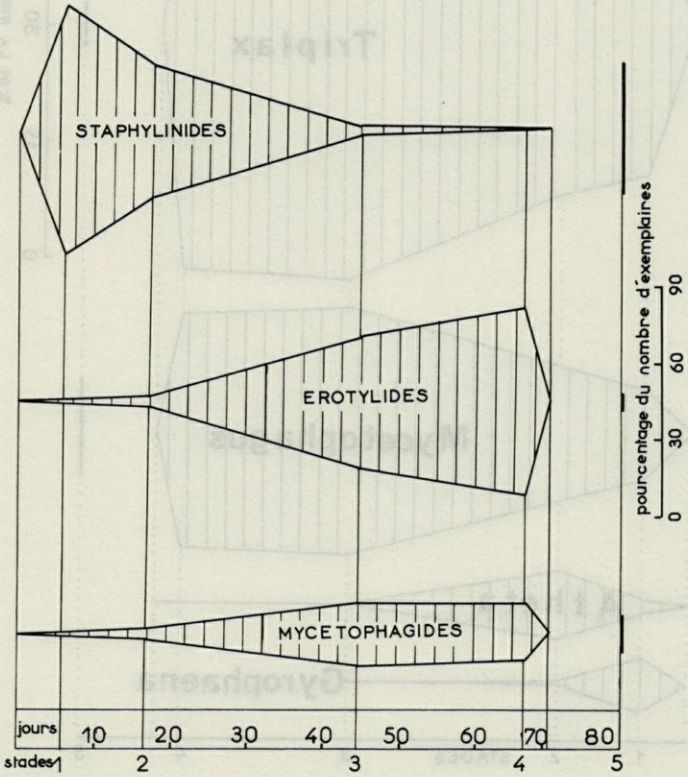


Fig. 44. — Faune de *Pleurotus ostreatus*. Schéma indiquant pour les trois familles principales de Coléoptères le pourcentage du nombre total d'exemplaires présents aux divers stades par rapport à l'ensemble des Coléoptères.

largement en ce qui concerne le nombre d'espèces et le nombre d'exemplaires. Cette famille possède en effet 34 espèces dont 3 *Gyrophaena* et 11 *Atheta* qui vivent dans les pleurotes et elle constitue aux stades 1, 2 et 5 de 35 % à plus de 90 % de la faune (fig. 44).

Si l'on considère les biomasses totales des larves et des imagos les *Erotylidae* avec le genre *Triplax* et les *Mycetophagidae* avec le genre *Mycetophagus* sont nettement prédominants. Mais la biomasse totale de Coléoptères est toujours faible par rapport au poids du champignon. Les moyennes calculées à l'aide de pesées faites sur 4 relevés par stade sont les suivantes (en milligrammes par kilogramme de champignon frais) :

stade 1 : 0,3 gramme par kilogramme de champignon frais (soit 2 grammes par kilogramme de champignon sec).

stade 2 : 2,25 grammes par kilogramme de champignon frais soit 12 grammes par kilogramme de champignon sec).

stade 3 : 5 grammes par kilogramme de champignon frais (soit 14 grammes par kilogramme de champignon sec).

stade 4 : 16,5 grammes par kilogramme de champignon frais (soit 28 grammes par kilogramme de champignon sec).

stade 5 : 5,2 grammes par kilogramme de champignon frais (soit 35 grammes par kilogramme de champignon sec).

Les pourcentages respectifs, en poids, des 4 genres essentiels sont les suivants :

	Gyrophaena	*Atheta*	*Triplax*	*Mycetophagus*	Total des 4 genres
stade 1	6,7 %	1,2 %	37,8 %	11,6 %	57,3 %
stade 2	0,52 %	8,5 %	43 %	17,6 %	69,62 %
stade 3	0,01 %	0,09 %	65 %	32 %	98,10 %
stade 4	0 %	0,01 %	63 %	30 %	93,01 %
stade 5	0 %	0,3 %	5,5 %	13 %	18,8 %

La comparaison des biomasses de Coléoptères présents dans le bois mort (cf. tableau XXXI *bis*, p. 632) avec les biomasses de Coléoptères de Pleurotes montre que ces derniers hébergent une faune toujours plus abondante. Ceci est du à la rapidité de l'évolution du milieu constitué par les Pleurotes qui ne persistent au maximum que 80 jours. On peut évaluer à la moitié de leur poids la quantité de champignon sec mangé chaque jour par les Coléoptères mycétophages aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état imaginal. Ceci nous permet de calculer approximativement la quantité de Pleurotes consommée par les Coléoptères en supposant au départ que les carpophores attaqués avaient un poids sec de un kilogramme.

Dans le premier cas l'évolution se fait en passant par les stades 1, 2, 3 et 4. La quantité de champignon consommée est de :

Premier stade : $(2\ g \times 5)/2 = 5\ g$,

Deuxième stade : $(12\ g \times 15)/2 = 90\ g$,

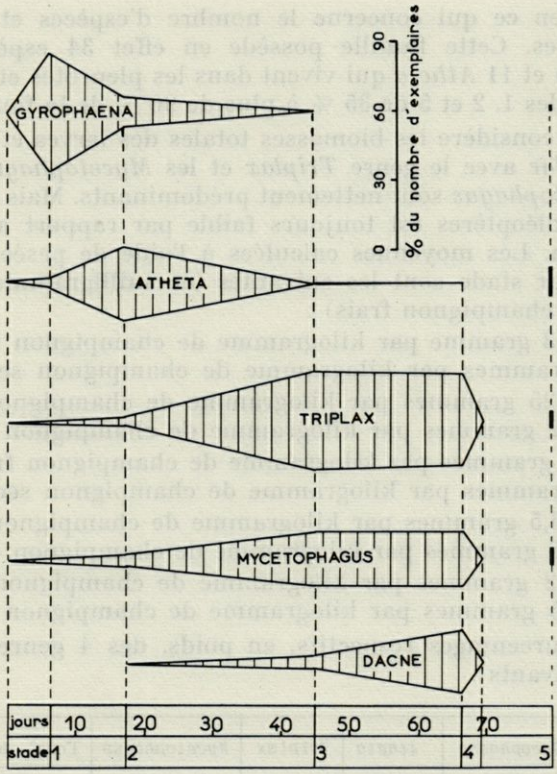


FIG. 45. — Faune de *Pleurotus ostreatus*. Schéma indiquant pour 5 genres prédominants le pourcentage du nombre d'exemplaires présents aux divers stades par rapport à l'ensemble des Coléoptères.

Troisième stade : (14 g × 30)/2 = 210 g,
Quatrième stade : (28 g × 20)/2 = 280 g,
Total : 585 g soit 58,5 % du poids du champignon.

Dans le second cas l'évolution se fait en passant par les stades 1, 2, 3 et 5. La quantité de champignon consommée est alors de :
Stades 1 à 3 : 305 g,
Cinquième stade : (35 g × 30)/2 = 525 g,
Total : 830 g soit 83 % du poids du champignon.

Dans les deux cas on constate que les Coléoptères jouent un rôle plus important dans la dégradation des champignons que dans la dégradation du bois dont ils détruisent au maximum 38 % du poids sec.

Les larves de *Staphylinidae* sont rares dans *Pleurotus ostreatus* alors que les imagos (et tout particulièrement ceux des genres *Atheta* et *Gyrophaena*) sont très communs. Cette rareté est due à la biologie de ces insectes. En élevage les larves de ces *Staphylini-*

dae sont très hygrophiles et très sensibles à la dessication. Elles ne supportent guère une hygrométrie inférieure à 80 %. Elles ne peuvent donc, sauf dans quelques cas, se développer dans les Pleurotes qui se dessèchent assez vite. On ne trouve des larves de *Gyrophaena* et d'*Atheta* que dans les grands amas de carpophores qui restent humides et frais assez longtemps grâce à des conditions favorables (ombre, proximité de l'eau). Dans le cas général ces larves fragiles émigrent sous les écorces des arbres envahis par les pleurotes, parmi les filaments mycéliens, dans un milieu à l'abri des variations d'hygrométrie. Les quelques larves que nous avons pu élever ont été capturées dans ce milieu.

Par contre les larves de *Triplax, Dacne* et *Mycetophagus* constituent un élément caractéristique de la faune des pleurotes déjà assez décomposés où elles pullulent souvent en compagnie des imagos, étant beaucoup moins sensibles à la baisse de l'hygrométrie. Nous n'avons jamais rencontré ces larves sous les écorces à la Massane. En forêt de Fontainebleau, une seule fois en septembre 1964 à la suite d'un été très sec, les pleurotes étaient à peu près complètement absents et nous avons pu observer que les larves de *Triplax* et de *Mycetophagus* se développaient en abondance dans les parties décomposées et moisies, restées humides malgré la sécheresse ambiante, occupées par une sorte de terreau noir parcouru par des cordons myceliens, du bois mort des vieux hêtres.

Les carpophores de *Pleurotus ostreatus* constituent donc le milieu normal qui permet le développement larvaire des Coléoptères mycétophages tels que les *Gyrophaena, Atheta, Triplax Mycetophagus* et *Dacne* lorsque l'humidité est suffisante. Quand la sécheresse devient trop grande ces Coléoptères se réfugient peu à peu sous les écorces des vieux hêtres où l'humidité est toujours plus élevée. La migration des larves se fait dans l'ordre suivant : *Gyrophaena, Atheta, Triplax* et *Mycetophagus;* cet ordre correspond à une sensibilité décroissante à la sécheresse. Les larves et les imagos de *Dacne bipustulata* sont les plus résistants et nous les avons rencontrés et élevés dans des pleurotes très secs qui ne pouvaient plus héberger aucune autre faune.

Il n'existe pas de variations saisonnières dans la faune des *Pleurotes ostreatus*. Des relevés effectués depuis le mois de mai (apparition des carpophores) jusqu'au mois de septembre sont absolument identiques. Les Insectes hivernent à l'état imaginal et se réfugient alors soit dans des fragments de champignons qui subsistent pendant la mauvaise saison, soit dans les fissures de l'écorce ou à la face inférieure de celle-ci.

Comparaison avec la faune des Pleurotes d'autres hêtraies

Les stades de peuplement que nous avons décrit pour la forêt de la Massane se retrouvent dans toute la France et même dans toute l'Europe comme nous avons pu le vérifier dans diverses hêtraies.

a) A Fontainebleau nous avons trouvé dans *Pleurotus ostreatus* 91 espèces de Coléoptères dont 76 existent à la Massane. L'analyse des prélèvements de Fontainebleau est faite dans le tableau XLV. On y retrouve les stades à *Gyrophaena*, à *Atheta*, à *Triplax* et à *Proteinus*. On peut noter cependant l'absence à la Massane des *Mycetophagidae Triphyllus bicolor* et *Pseudotriphyllus suturalis* qui sont caractéristiques des Pleurotes de Fontainebleau.

b) En Grèce dans la hêtraie du Mont Ossa les quelques amas de Pleurotes que nous avons pu découvrir avaient également une faune tout à fait comparable à celle de la Massane. Nous avons noté ainsi dans un amas de Pleurotes frais qui venaient de pousser, donc au stade 1, les Coléoptères suivants (183 exemplaires) :

Gyrophaena (au moins 4 espèces)	67 %
Atheta (3 espèces)	22 %
autres Staphylinidae	7 %
Triplax lacordairei Crotch	1,5 %
Aridius nodifer Westw.	3 %

Dans des Pleurotes plus desséchés, au stade 3, nous avons trouvé (pourcentages calculés sur 158 exemplaires) :

Erotylidae	*Triplax lacordairei* Crotch	26 %
	Triplax collaris Schall	12 %
	Dacne bipustulata Thunb.	6 %
Mycetophagidae	*Mycetophagus quadripustulatus* L.	16 %
	Mycetophagus atomarius F.	10 %
Tenebrionidae	*Diaperis boleti* L.	4 %
Endomychidae	*Mycetina cruciata* L.	7 %
Lathridiidae	*Lathridius augusticollis* Gyll.	2 %
	Conithassa hirta Gyll.	4 %
Colydiidae	*Corticus diabolicus* Schauf.	3 %
Staphylinidae	*Atheta* (2 espèces)	8 %

Cette faune est encore très semblable à celle de la Massane. On remarque seulement la présence de *Mycetina cruciata* et de *Triplax collaris* qui sont très rares à la Massane et qui sont ici relativement abondants; le *Colydiidae Corticus diabolicus* est endémique des Balkans.

2. — La faune de *POLYPORUS SULFUREUS*.

Les carpophores de *Polyporus sulfureus* sont souvent très volumineux et ils pèsent jusqu'à 5 kilogrammes. Onze d'entre eux ont été suivis et ils ont fourni la matière de 34 prélèvements qui

Tableau XLV

Faune de *Pleurotus ostreatus* en Forêt de Fontainebleau.
Espèces constantes et accessoires des divers stades de peuplement

Espèces	Constance	Fréquence
Premier stade : 9 relevés ; 25 espèces		
Espèces constantes		
Gyrophaena affinis Sahlb.	100	13
Gyrophaena bihamata Thoms.	88	24
Gyrophaena poweri Crotch	77	9
Oxypoda alternans Grav.	77	16
Bolitochara bella Maerk.	77	8
Espèce accessoire		
Bolitobius thoracicus F.	44	3
Deuxième stade : 9 relevés ; 48 espèces		
Espèces constantes		
Atheta aequata Er.	88	11
Atheta castanoptera Thoms.	88	5
Atheta dadopora Thoms.	77	7
Atheta crassicornis F.	77	4
Atheta nigritula Grav.	66	3
Atheta trinotata Kr.	66	3
Espèces accessoires		
Atheta celata Er.	33	6
Atheta fungi Grav.	33	4
Gabrius splendidulus Grav.	33	8
Troisième stade : 10 relevés ; 25 espèces		
Espèces constantes		
Triplax rufipes F.	100	29
Triplax russica L.	80	7
Mycetophagus quadripustulatus L.	100	21
Espèces accessoires.		
Mycetophagus atomarius F.	40	7
Mycetophagus multipunctatus F.	40	5
Mycetophagus fulvicollis F.	40	2
Triphyllus bicolor F.	30	6
Pseudotriphyllus suturalis F.	30	1
Quatrième stade : 7 relevés ; 15 espèces		
Espèces constantes		
Triplax russica L.	100	12
Dacne bipustulata Thunb.	80	17
Mycetophagus quadripustulatus L.	100	15
Espèces accessoires		
Triphyllus bicolor F.	42	7
Litargus connexus Geoffr.	42	11
Tritoma bipustulata F.	42	8

contenaient 41 espèces de Coléoptères. Il est possible de distinguer d'après la faune et l'âge du champignon 3 stades de peuplement différents. Le nombre de relevés analysés pour chaque stade pour atteindre un nombre d'espèces constant est de 8 au stade 1, de 7 au stade 2 et de 6 au stade 3 (fig. 46).

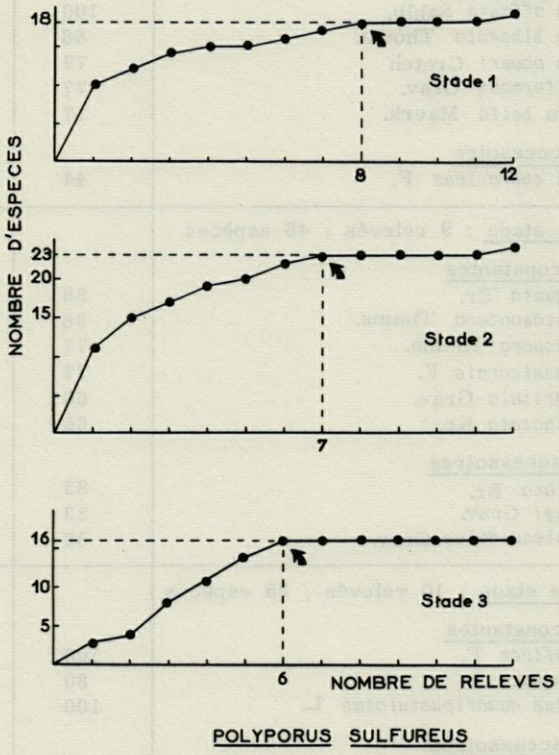


FIG. 46. — Nombre d'espèces récoltées en fonction du nombre de relevés effectués pour les trois stades de peuplement de *Polyporus sulfureus*.

PREMIER STADE : stade à *Atheta*.

La faune s'installe lentement dans *Polyporus surfureus* et elle ne devient abondante que vers le dixième jour qui suit l'apparition des carpophores. Dans ce premier stade l'indice de diversité est de 4,6 pour 18 espèces. Les *Staphylinidae*, avec 14 espèces, représentent 97 % de la faune et le seul genre *Atheta* avec 4 espèces constitue 59,9 % de tous les Coléoptères. Cette faune est analysée dans

le tableau XLVI où seules les espèces de fréquence supérieure à 1 % ont été mentionnées. Le genre *Gyrophaena* joue ici un rôle négligeable contrairement à ce que l'on observe chez *Pleurotus ostreatus*.

TABLEAU XLVI

Coléoptères de *Polyporus sulfureus;* premier stade

Espèces	Constance	Fréquence	
Constantes : 4 espèces			
Atheta boletophila Thoms.	87,5	29,4	72,3
Atheta crassicornis F.	75	22,4	
Atheta oblita Er.	62,5	6,8	
Bolitobius striatus Ol.	50	13,7	
Accessoires : 3 espèces			
Atheta dadopora Thoms.	37,5	1,3	10,7
Gyrophaena boleti L.	37,5	6,8	
Bolitobius lunutatus L.	25	2,6	
Accidentelles : 11 espèces			
Bolitochara bella Maerk.	12,5	1,9	17
Bolitochara lucida Grav.	12,5	3,4	
Conosoma bipunctatum Grav.	12,5	2,4	
Conosoma testaceum F.	12,5	3,9	
Litargus connexus Geoffr.	12,5	1,4	
Mycetaea hirta Marsh.	12,5	1	
autres espèces accidentelles	-	3	

DEUXIÈME STADE : stade à *Mycetophagus*.

Entre le trentième et le trente cinquième jour l'importance numérique des *Staphylinidae* diminue fortement. Avec 10 espèces cette famille ne représente plus que 30 % de la faune dont 7,1 % pour le genre *Atheta*. Les *Tenebrionidae* s'installent en masse. Ils sont représentés par trois espèces qui trouvent dans *Polyporus sulfureus* leur habitat préférentiel et qui s'y reproduisent régulièrement. Ces espèces caractéristiques sont *Eledona agaricola, Diaperis boleti* et *Pentaphyllus testaceus*. Le *Mycetophagidae Mycetophagus quadriguttatus*, accidentel chez *Pleurotus ostreatus*, est ici très commun à l'état larvaire et imaginal. La faune de ce stade est énumérée dans le tableau XLVII. Il y a 23 espèces avec un indice de diversité de 5,8.

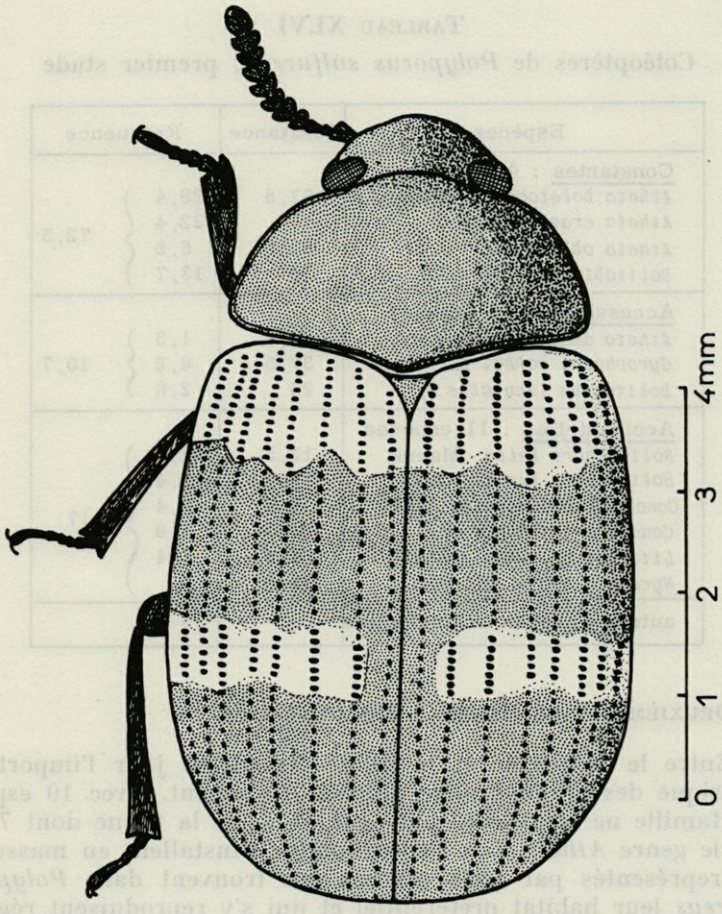


FIG. 47. — *Diaperis boleti*, Tenebrionidae caractéristique du champignon *Polyporus sulfureus*.

TABLEAU XLVII

Faune de *Polyporus sulfureus;* 2e stade

Espèces	Constance	Fréquence	
Constantes : 4 espèces			
Mycetophagus quadripustulatus L.	85,7	29,3	46,1
Atheta crassicornis F.	85,7	2,9	
Atheta dadopora Thoms.	85,7	3,6	
Bolitobius exoletus Er.	71,4	10,3	
Accessoires : 4 espèces			
Eledona agaricola Hbst.	42,8	14,2	26,3
Diaperis boleti L.	28,5	9,4	
Pentaphyllus testaceus Hellw.	28,5	1,9	
Atheta sulcifrons Steph.	28,5	0,8	
Accidentelles : 15 espèces			
Aridius nodifer Westw.	14,2	1,9	17,6
Cartodere elongata Curt.	14,2	0,8	
Cryptophagus dentatus L.	14,2	1,1	
Thymalus limbatus F.	14,2	1,1	
Litargus connexus Geoffr.	14,2	1,4	
autres espèces accidentelles	-	11,4	

TROISIÈME STADE : stade à *Tenebrionidae.*

Aux environs du cinquantième jour les *Tenebrionidae* deviennent le groupe essentiel. On trouve alors 16 espèces avec un indice de diversité de 3,6. Vers le soixante-quinzième jour les carpophores sont généralement complètement desséchés et il n'y reste que les larves et les imagos de *E. agaricola, D. boleti* et *P. testaceus.* En hiver ces espèces se trouvent seulement à l'état imaginal dans ce qui reste du champignon, avec parfois quelques *M. quadriguttatus.*

L'évolution quantitative de la faune de *Polyporus sulfureus* est représentée sur la figure 48 qui montre les phases extrêmes de peuplement, l'une à *Staphylinidae* (essentiellement du genre *Atheta*), et l'autre à *Tenebrionidae* (surtout à *Eledona agaricola,* et *Diaperis boleti,* ce dernier moins abondant), et une phase intermédiaire à *Mycetophagus.* La faune dans son ensemble est un peu moins riche que celle de *Pleurotus ostreatus* avec un indice de diversité de 8,4 au lieu de 13.

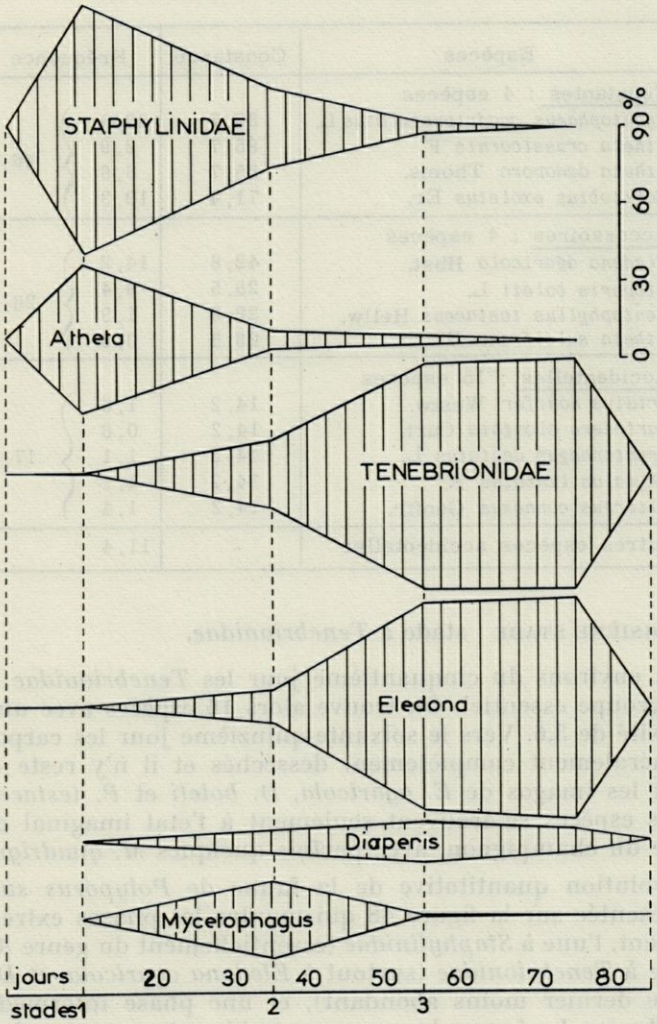


FIG. 48. — Faune de *Polyporus sulfureus*. Schéma indiquant pour deux familles et quatre genres le pourcentage du nombre d'exemplaires présents aux trois stades par rapport à l'ensemble des Coléoptères.

TABLEAU XLVIII

Faune de *Polyporus sulfureus;* stade 3

Espèces	Constance	Fréquence	
Constantes : 4 espèces			
Eledona agaricola Hbst.	100	78,1	90,1
Diaperis boleti L.	83,6	8	
Pentaphyllus testaceus Hellw.	50	3	
Mycetophagus quadriguttatus Müll.	100	1	
Accessoires : 2 espèces			
Bolitochara bella Maerck.	33,3	2,3	3,9
Atheta crassicornis F.	33,3	1,6	
Accidentelles : 10 espèces			
Cartodere elongata Curt.	16,6	0,3	6
Platydema violacea F.	16,6	0,6	
Ptinus fur L.	16,6	1,3	
Cryptophagus vini Panz.	16,6	0,3	
Orchesia micans Panz.	16,6	0,3	
Medon apicalis Kr.	16,6	0,6	
Gyrohypnus punctulatus Payk.	16,6	0,6	
Bolitobius exoletus Er.	16,6	0,6	
Litargus connexus Geoffr.	16,6	1	
Cis nitidus F.	16,6	0,3	

3. — LA FAUNE DE L'AMADOUVIER *FOMES FOMENTARIUS.*

L'amadouvier est un champignon vivace et coriace dont les carpophores peuvent persister pendant trois années au moins avant d'être détruits par les Insectes, alors que les autres champignons étudiés ci-dessus durent au maximum pendant six mois. Les carpophores de l'amadouvier, quand ils viennent de se former, sont très riches en eau (67 à 75 % du poids frais) et ils laissent souvent sourdre des gouttes de liquide à leur face inférieure. A ce stade apparaissent les premiers Coléoptères qui sont des *Scaphidiidae* comme *Scaphosoma assimile* et, plus rarement *Scaphosoma agaricinum*. Les imagos de ces espèces pondent tout de suite après leur arrivée et les jeunes larves sont très agiles et très hygrophiles (fig. 49). Il est fréquent de les rencontrer à la face inférieure des amadouviers où elles se déplacent avec rapidité. Ce sont les seules larves de mycétophages que nous ayons vu ainsi sortir de leur milieu nourricier. Elles ne pénètrent que dans la zone tout à fait superficielle du champignon. Leur développement est rapide (cf. chapitre VIII).

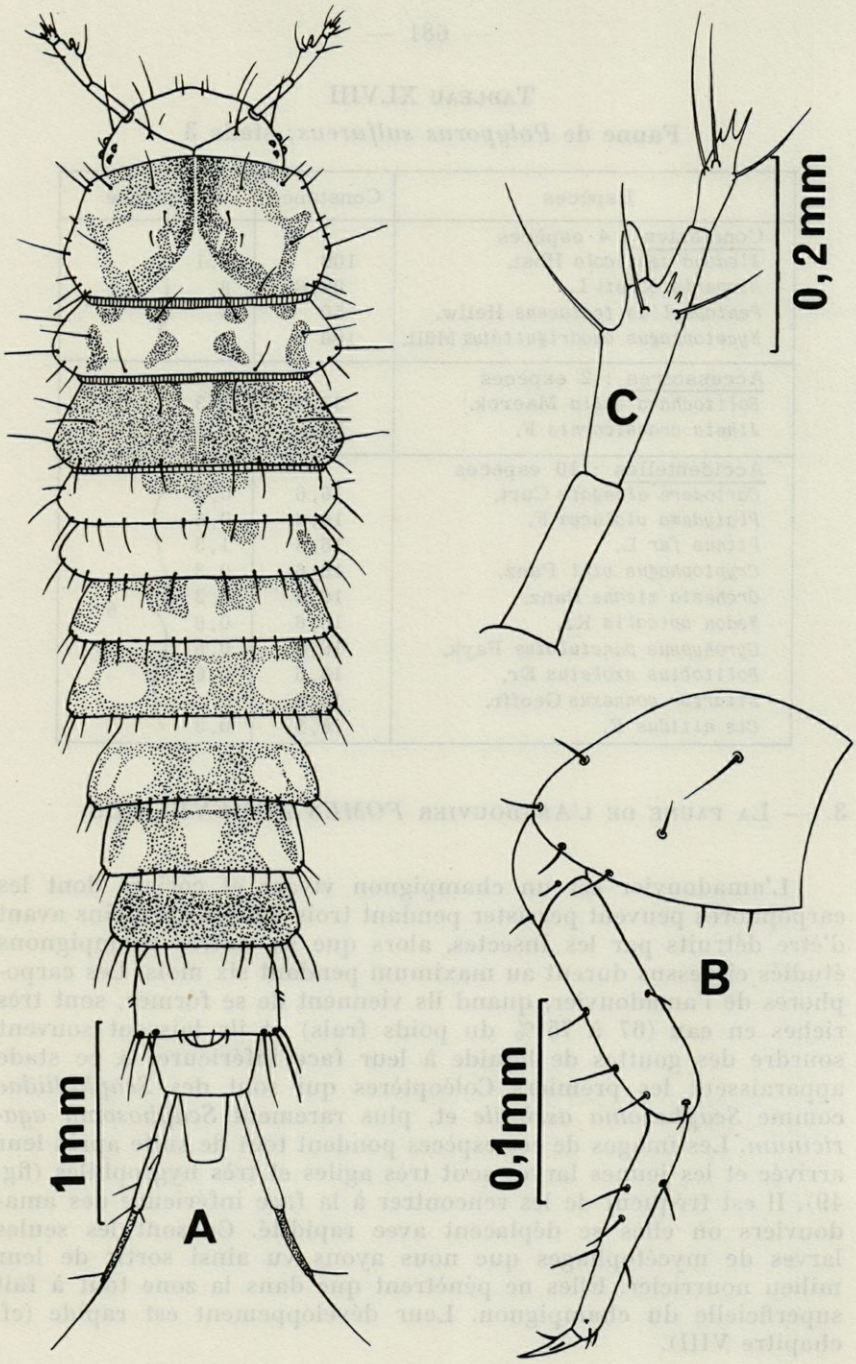


FIG. 49. — La larve de *Scaphosoma assimile*. A : face dorsale; B : patte antérieure, face antérieure; C : antenne, face dorsale.

La grande majorité des Coléoptères apparaît bien plus tardivement, en général trois mois au moins après la formation des carpophores, lorsque ceux-ci ne renferment plus que 50 à 60 % d'eau. Les 53 relevés effectués permettent de distinguer trois stades dans le peuplement de l'amadouvier.

Ces stades durent bien plus longtemps que ceux que nous avons distingués chez *Pleurotus ostreatus* et *Polyporus sulfureus*. Le premier stade dure 3 à 4 mois et le second également; le troisième stade se prolonge jusqu'à la disparition totale de l'amadouvier ce qui demande souvent plus d'une année. La faune est assez pauvre : elle ne comprend que 26 espèces qui sont représentées dans nos relevés par 517 exemplaires ce qui correspond à un indice de diversité de 5,8.

PREMIER STADE : stade à *Staphylinidae*.

La faune comprend onze espèces de *Staphylinidae* sur les 23 espèces rencontrées; ces *Staphylinidae* forment 59 % de la faune. L'indice de diversité est 6,3 (212 exemplaires récoltés dans 33 relevés). Cette faune se maintient tant que l'humidité est assez élevée. Les espèces dont la fréquence est supérieure à 10 % sont indiquée dans le tableau XLIX.

TABLEAU XLIX

Faune de l'Amadouvier au premier stade

Espèces	Constance	Fréquence	
constantes : 3 espèces			
Atheta angusticollis Thoms.	66 %	10 %	26 %
Bolitobius thoracicus F.	53 %	9 %	
Gyrophaena affinis Sahlb.	73 %	7 %	
accessoires : 6 espèces			
Atheta trinotata Kr.	46 %	9,3 %	32,1 %
Atheta nigra Kr.	39 %	3,5 %	
Gyrohypnus punctulatus Payk.	33 %	2,7 %	
Aleochara sparsa Heer	27 %	6,1 %	
Scaphosoma assimile Er.	33 %	8,6 %	
Cis nitidus F.	27 %	1,9 %	
accidentelles : 14 espèces			
Bolitochara obliqua Er.	21 %	4,7 %	41,9 %
Phloeopora testacea Mannh.	18 %	1,8 %	
Cis boleti Scop.	13 %	6,3 %	
Cis laminatus Mell.	15 %	2,6 %	
Ennearthron cornutum Gyll.	13 %	5,2 %	
autres espèces	10 %	21,3 %	

DEUXIÈME STADE : stade à *Cisiidae*.

Les imagos de *Staphylinidae* commencent à devenir moins nombreux vers le troisième mois. Ils ne représentent plus que 8,4 % de la faune au deuxième stade, avec seulement deux espèces. Les *Cisiidae* deviennent le groupe dominant avec 5 espèces qui constituent 79,2 % de la faune. Le *Tenebrionidae Boletophagus reticulatus* fait son apparition. Quinze relevés contenaient 11 espèces avec 141 exemplaires, soit un indice de diversité peu élevé de 2,8 (tableau L).

TABLEAU L

Faune de l'amadouvier au deuxième stade

Espèces	Constance	Fréquence	
constantes : 3 espèces			
Cis nitidus F.	53 %	19,8 %	62,3 %
Cis laminatus Mell.	53 %	16,3 %	
Ennearthron cornutum Gyll.	66 %	26,2 %	
accessoires : 2 espèces			
Cis micans F.	33 %	9,9 %	16,9 %
Cis boleti Scop.	26 %	7,0 %	
accidentelles : 6 espèces			
Coenocara subglobosa Muls. et Rey	6 %	0,7 %	20,8 %
Diaperis boleti L.	6 %	0,7 %	
Boletophagus reticulatus L.	18 %	8,5 %	
Atheta angusticollis Thoms.	12 %	3,5 %	
Gyrophaena affinis Sahlb.	12 %	4,9 %	
Carpophilus sexpustulatus F.	6 %	2,1 %	

TROISIÈME STADE : stade à *Tenebrionidae*.

Après un temps assez long, de l'ordre de 2 à 6 mois suivant les cas, le *Tenebrionidae Boletophagus reticulatus* devient l'espèce à peu près exclusive aussi bien à l'état imaginal qu'à l'état larvaire. Quelques rares *Cisiidae* subsistent surtout à l'état larvaire. Les nombreux individus de *B. reticulatus* réduisent peu à peu l'intérieur de l'amadouvier en poussière et seule la couche corticale externe du champignon demeure intacte: Dans 5 amadouviers parvenus à ce stade nous avons recueilli :

Boletophagus reticulatus : 107 imagos et 58 larves soit 67 % de la faune;

Diaperis boleti : 9 imagos et 7 larves soit 6,6 % de la faune;

Cis nitidus : 11 imagos soit 4,4 % de la faune;

Ennearthron cornutum : 26 imagos et 28 larves soit 21,7 % de la faune.

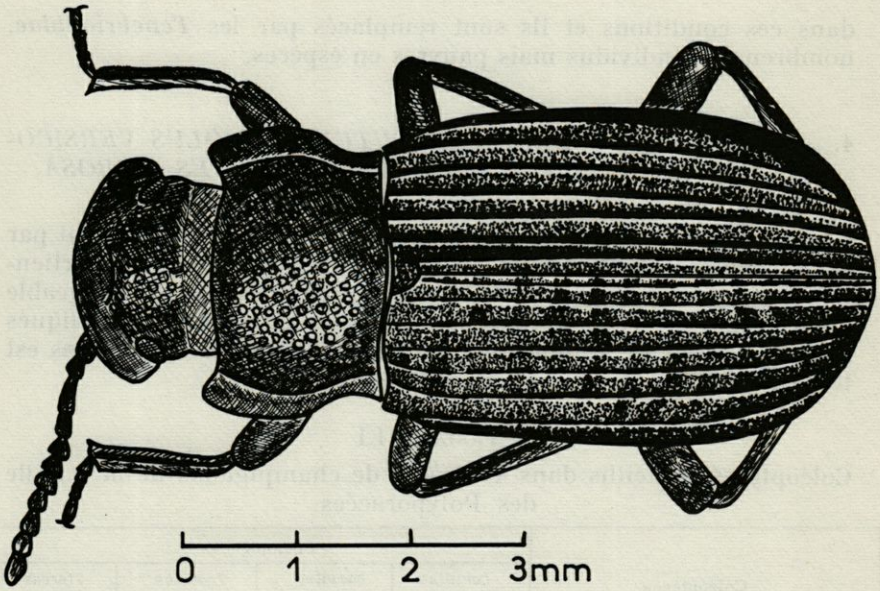


FIG. 50. — Le Tenebrionidae *Boletophagus reticulatus* caractéristique de l'amadouvier.

L'indice de diversité de ce dernier stade est très faible : il n'est que de 0,6.

L'évolution de la faune de l'amadouvier est donc caractérisée par une réduction progressive du nombre des espèces présentes ce qui se traduit par une baisse régulière de l'indice de diversité. Cette évolution est semblable à celle que l'on observe dans *Polyporus sulfureus* mais c'est l'inverse qui a lieu dans *Pleurotus ostreatus* et dans les bolets où la faune devient de plus en plus riche au fur et à mesure de la décomposition.

Dans ces deux derniers cas il y a en effet une arrivée de nombreux *Staphylinidae* accompagnés de quelques *Carabidae* et *Scarabaeidae* du genre *Geotrupes* qui sont attirés par les champignons en décomposition. Le pH augmente régulièrement et il est toujours élevé au stade terminal dans ces champignons (10,5 chez *Pleurotus* et 10,7 chez *Boletus*) il en est de même de la teneur en eau (83,1 % chez *Pleurotus* et 81,6 % chez *Boletus*).

Au contraire chez l'amadouvier et *Polyporus sulfureus* le stade final de la décomposition est marqué par une baisse de la teneur en eau (43 % chez l'amadouvier et 31 % chez *P. sulfureus*) et un pH moins élevé (7,9 chez l'amadouvier et 7,4 chez *P. sulfureus*). Les *Staphylinidae*, les *Carabidae* et les *Geotrupes* n'apparaissent pas

dans ces conditions et ils sont remplacés par les *Tenebrionidae*, nombreux en individus mais pauvres en espèces.

4. — La faune de *STEREUM HIRSUTUM, CORIOLUS VERSICOLOR, DAEDALEA QUERCINA* et *TRAMETES GIBBOSA*.

Ces quatre champignons sont attaqués presque uniquement par des Coléoptères de la famille des *Cisiidae;* les espèces qui appartiennent à d'autres familles constituent toujours une partie négligeable de la faune. Les résultats des divers relevés effectués sont indiqués dans le tableau LI. L'indice de diversité pour toutes ces espèces est toujours faible, inférieur ou au plus égal à 2.

Tableau LI

Coléoptères recueillis dans 4 espèces de champignons de la famille des Polyporacées

	Coléoptères	Champignons			
		Coriolus versicolor 20 relevés	*Daedalea quercina* 5 relevés	*Trametes gibbosa* 20 relevés	*Stereum hirsutum* 10 relevés
Cisiidae	*Cis boleti* Scop.	55 % i++ l++		45 % i+ l+	20 % i+
	Cis laminatus Mell.			5 % i+	
	Cis nitidus F.			5 % i+	
	Cis coluber Ab.	15 % i++			
	Hadraule comptus Gyll.		20 % i+ l+		
	Hadraule pubescens Dej.			10 % i+ l+	
	Rhopalodontus perforatus Gyll.	45 % i++ l+		10 % i+	
	Ennearthron affine Gyll.	60 % i+++ l+++	40 % i++ l++	25 % i++ l+	
	Ennearthron cornutum Gyll.	50 % i++ l++			
Autres familles	*Cryptophagus vini* Panz.		1 imago		
	Cryptophagus dentatus L.			1 imago	
	Atheta dadopora Thoms	1 imago			
	Oxypoda opaca Grav.	1 imago			
	Dexiogya corticina Er.			1 imago	
indice de diversité		1,1	0,9	2,0	0,4
nombre de Coléoptères		813	34	108	4

i : imago l : larve
+++ : très commun (plus de 30 exemplaires par relevé)
++ : commun (plus de 10 exemplaires par relevé)
+ : rare (de 1 à 5 exemplaires par relevé)
Les pourcentages donnent pour chaque espèce la constance dans les divers champignons.

Stereum hirsutum a des carpophores minces à aspect de cuir qui sont toujours peu peuplés. Sur les dix relevés effectués, huit ne renfermaient aucun insecte. Aucune larve de *Cisiidae* n'y a été rencontrée.

Coriolus versicolor est le plus riche en Coléoptères des quatre champignons de ce groupe. On y trouve six espèces de *Cisiidae* dont quatre à l'état larvaire. Sur les vingt relevés effectués quatre seulement ne contenaient pas d'insectes.

Trametes gibbosa et *Daedalea quercina* hébergent chacun deux *Cisiidae* à l'état larvaire.

Trois espèces de *Cisiidae* rencontrées à l'état imaginal n'ont pas été trouvées à l'état larvaire dans ces champignons. *Cis laminatus* se développe dans l'amadouvier. Une espèce commune *Ennearthron affine* se développe indifféremment dans trois espèces de champignons avec cependant une préférence pour *Coriolus versicolor*. *Cis boleti* se rencontre à l'état larvaire dans deux espèces; enfin *Ennearthron cornutum*, *Hadraule comptus* et *H. pubescens* n'ont été trouvés que dans une seule espèce de champignon à l'état larvaire. Nous ne connaissons pas l'hôte des larves de *Cis nitidus* et de *Cis coluber*.

Il n'y a pas de successions d'espèces dans les quatre champignons étudiés ici. Les *Cisiidae* s'y installent assez rapidement et ils y persistent jusqu'à ce que le champignon soit réduit en poussière.

5. — La faune de *RETICULARIA LYCOPERDON*.

Les Myxomycètes sont assez nombreux sur les vieux troncs d'arbres morts. L'espèce la plus commune appartient au genre *Reticularia*. La faune qui s'y trouve est pauvre. Elle ne contient que huit espèces, mais celles-ci pullulent souvent à l'état larvaire et à l'état imaginal. Les dix relevés analysés dans le tableau LII contenaient 114 Coléoptères soit un indice de diversité égal à 2,0. Une espèce domine largement : le *Lathridiidae Enicmus rugosus* qui trouve dans les *Reticularia* son milieu de développement à peu près exclusif. L'indice de dispersion des fréquences est de ce fait élevé et égal à 12,1. Les *Lathridiidae* forment l'essentiel de la faune des *Reticularia* avec trois espèces et 55,6 % des exemplaires. Les *Leiodidae* viennent ensuite avec deux espèces et 22,7 % des exemplaires. Les *Staphylinidae*, si caractéristiques des autres champignons « mous » sont ici totalement absents.

Les Myxomycètes ont un cycle de développement qui est caractérisé par deux phases alternantes. La première est un plasmode à aspect gélatineux qui est toujours dépourvu de faune. La deuxième est un stade

de reproduction caractérisée, dans le genre *Reticularia*, par des amas sporogènes noirs ou aethaliums qui peuvent atteindre 4 à 5 cm de largeur et 2 cm d'épaisseur. Les Coléoptères se rencontrent uniquement dans ces aethaliums où il est fort difficile de les trouver en raison de leur petite taille, de leur couleur noirâtre et de leur immobilité fréquente.

TABLEAU LII

Faune du Myxomycète *Reticularia lycoperdon* d'après 10 relevés

Espèces	Constance	Fréquence	
constantes : 2 espèces			
Lathridiidae			
Enicmus rugosus Hbst.	60 %	39,4 %	56 %
Leiodidae			
Anisotoma axillaris Gyll.	50 %	16,6 %	
accessoires : 3 espèces			
Lathridiidae			
Cartodere elegans Aubé	40 %	14,0 %	31,4 %
Conithassa minuta L.	30 %	12,2 %	
Sphindidae			
Aspidophorus orbiculatus Gyll.	30 %	5,2 %	
accidentelles : 3 espèces			
Leiodidae			
Agathidium nigrinum Sturm	20 %	6,4 %	12,5 %
Corylophidae			
Arthrolips aequalis Woll.	20 %	3,5 %	
Histeridae			
Plegaderus caesus Hbst.	10 %	2,6 %	

6. — LA FAUNE DE *SCLERODERMA SP.*

Ce champignon se développe sur le sol. Sa faune est très pauvre : elle ne comprend que deux espèces de Coléoptères qui étaient représentées par 19 exemplaires dans 7 carpophores. L'une de ces espèces est assez fréquente : c'est le *Nitidulidae Pocadius ferrugineus* F.; l'autre est plus rare : c'est l'*Anobiidae Coenocara affinis* Sturm. L'indice de diversité est de 0,6 seulement.

7. — LA FAUNE DE *BOLETUS SP.*

Les Bolets sont abondants à la Massane surtout aux mois d'août et de septembre. Nous avons étudié la faune d'une espèce qui semble bien être *Boletus edulis*. Les Bolets sont des champignons « mous »

qui poussent à terre, qui pourrissent facilement et qui persistent par conséquent moins longtemps que les champignons lignicoles étudiés ci-dessus.

Au cours de la décomposition des bolets leur teneur en eau diminue et leur pH augmente. Les mesures effectuées sur cinq échantillons de chaque stade ont donné les moyennes suivantes :

stades	1	2	3
pH	6,12	8,3	10,7
teneur en eau	87,3 %	76,8 %	81,6 %

PREMIER STADE : stade à *Gyrophaena*.

Durant une période qui dure environ du septième au quinzième jour après l'apparition des carpophores les Coléoptères qui s'installent sont uniquement des *Staphylinidae*. Cette faune est relativement peu abondante, aussi bien en espèces (dix espèces) qu'en individus (128 exemplaires pour dix relevés). L'indice de diversité égal à 2,5 est bien inférieur à celui qui a été trouvé chez les Pleurotes. Une espèce, *Gyrophaena affinis* constitue à elle seule près de la moitié de la faune (tableau LIII) ce qui explique la valeur élevée de l'indice de dispersion des fréquences qui est égal à 14,4.

TABLEAU LIII

Faune de *Boletus sp.*; stade 1

Espèces	Constance	Fréquence	
constantes : 2 espèces			
Gyrophaena affinis Sahlb.	70 %	49,9 %	63,9 %
Hapalaraea pygmaea Gyll.	60 %	14 %	
accessoires : 3 espèces			
Atheta crassicornis F.	40 %	12,5 %	26,4 %
Bolitobius exoletus Er.	30 %	5,4 %	
Autalia impressa Ol.	25 %	8,5 %	
accidentelles : 5 espèces			
Oxyporus rufus L.	15 %	2,3 %	9,7 %
Bolitobius striatus Ol.	10 %	1,5 %	
Gabrius nigritulus Grav.	10 %	0,8 %	
Atheta dadopora Thoms.	15 %	3,6 %	
Habrocerus capillaricornis Grav.	5 %	1,5 %	

DEUXIÈME STADE : stade à *Atheta*.

Ce stade est caractérisé par la réduction de l'importance du genre *Gyrophaena* et par l'arrivée d'espèces du genre *Atheta* qui

deviennent caractéristiques. En même temps la faune se diversifie et devient plus abondante. Vingt relevés nous ont procuré 16 espèces et 226 exemplaires ce qui donne un indice de diversité de 3,9 (tableau LIV). L'indice de dispersion des fréquences diminue : il n'est plus que de 7,5.

TABLEAU LIV

Faune de *Boletus;* stade 2

Espèces	Constante	Fréquence	
constantes : 3 espèces			
Atheta crassicornis F.	80 %	25,2 %	59,2 %
Atheta castanoptera Mannh.	70 %	20,3 %	
Atheta dadopora Thoms.	65 %	13,7 %	
accessoires : 5 espèces			
Atheta nigritula Grav.	35 %	10,6 %	29,1 %
Hapalaraea pygmaea Gyll.	40 %	5,7 %	
Mycetoporus angularis Muls. et Rey	30 %	4 %	
Conosoma pubescens Grav.	30 %	3,5 %	
Gyrophaena affinis Sahlb.	25 %	5,3 %	
accidentelles : 8 espèces			
Oxyporus rufus L.	10 %	0,4 %	11,7 %
Bolitobius exoletus Er.	20 %	1,3 %	
Bolitobius striatus Ol.	10 %	2,2 %	
Bolitochara obliqua Er.	10 %	0,8 %	
Bolitochara bella Maerk.	20 %	1,6 %	
Atheta pertyi Heer	10 %	0,4 %	
Conosoma bipunctatum Grav.	15 %	3,7 %	
Oxypoda opaca Grav.	5 %	1,3 %	

TROISIÈME STADE : stade à *Proteinus* et *Bolitobius.*

Les bolets commencent à entrer en décomposition à la fin du deuxième stade et ils prennent souvent une teinte noirâtre et un aspect déliquescent. Il apparaît des espèces du genre *Bolitobius* qui sont de plus en plus abondantes. Puis les *Staphylinidae* du genre *Proteinus* arrivent, et enfin des larves de Diptères *Mycetophilidae,* des Coléoptères coprophages (*Geotrupes*) attirés par l'odeur ammoniacale, et enfin des espèces prédatrices (*Histeridae*) qui recherchent les larves d'Insectes. La faune est donc très diversifiée. Les vingt relevés effectués renfermaient 25 espèces représentées par 211 exemplaires soit un indice de diversité de 7,4 (tableau LV). L'indice de dispersion des fréquences n'est plus que de 5,0 car aucune espèce n'a une prédominance très grande sur les autres.

TABLEAU LV

Faune de *Boletus sp.*; stade 3

Espèces	constance	Fréquence	
constantes : 7 espèces			
Bolitobius exoletus Er.	80 %	12,7 %	78,1 %
Bolitobius thoracicus F.	80 %	10,4 %	
Bolitobius striatus Ol.	90 %	17,5 %	
Bolitobius lunulatus L.	75 %	9,0 %	
Bolitobius trinotatus Er.	50 %	5,2 %	
Proteinus ovalis Steph.	60 %	13,2 %	
Proteinus brachypterus F.	60 %	9,9 %	
accessoires : 4 espèces			
Atheta marcida Er.	45 %	5,2 %	12,3 %
Quedius fulgidus F.	30 %	3,3 %	
Quedius cinctus Payk.	30 %	2,3 %	
Homalonota plana Gyll.	25 %	1,4 %	
accidentelles : 14 espèces			
Mycetoporus angularis Muls. et Rey	20 %	0,9 %	9,6 %
Gyrophaena affinis Sahlb.	5 %	1,7 %	
Atheta nigritula Grav.	5 %	1,8 %	
Silpha obscura L.	5 %	0,4 %	
Ptomaphagus sericatus Chaud.	5 %		
Nargus wilkini Spence	5 %		
Catops nigrita Er.	5 %		
Catops nigricans Spence	5 %	4,8 %	
Hister cadaverinus Hoffm.	5 %		
Hister moerens Er.	5 %		
Geotrupes stercorosus Seriba	5 %		
Pristonychus terricola Hbst.	5 %		
Aleochara sparsa Heer	5 %		
Oxyomus silvestris Scop.	5 %		

Dans tous les stades de peuplement chez les Bolets les *Staphylinidae* constituent le groupe dominant et il est possible de caractériser l'évolution de la faune en se limitant à celle des quatre genres essentiels : *Gyrophaena, Atheta, Bolitobius* et *Proteinus* qui, à chaque stade, constituent les pourcentages suivants de la faune :

	stade 1	stade 2	stade 3
Gyrophaena	49,9 %	5,3 %	1,8 %
Atheta	16,4 %	70,2 %	7,1 %
Bolitobius	6,9 %	3,5 %	54,9 %
Proteinus	0 %	0 %	23,2 %

Cette évolution a été schématisée sur la figure 51.

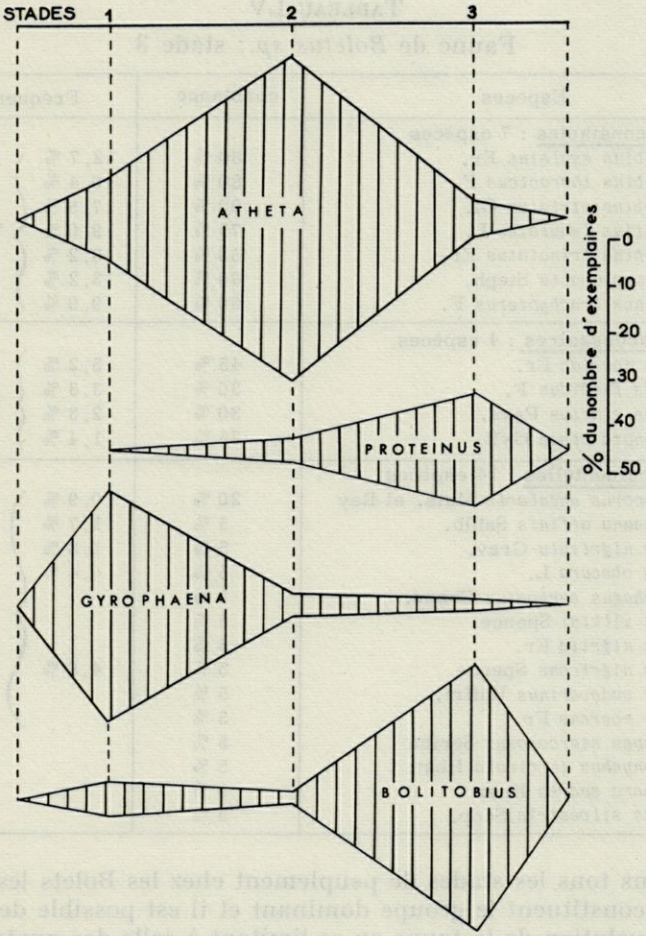


Fig. 51. — Faune de *Boletus sp.* Schéma indiquant pour les quatre genres dominants le pourcentage du nombre d'exemplaires aux différents stades par rapport à l'ensemble des Coléoptères.

Conclusion.

Les diverses espèces de champignons dont nous venons d'étudier la faune peuvent se classer en différents groupes suivant les modalités de leur peuplement par les Coléoptères. Ces groupes sont représentés dans le tableau LVI.

Tableau LVI

Les diverses espèces de champignons classées en fonction de leur faune de Coléoptères.

α : indice de diversité.

faune	champignon se développant au sol	champignon se développant sur les arbres	
Staphylinidae presque exclusivement	Basidiomycètes divers : *Boletus sp.* (α = 8, 9) *Amanita sp.* ; *Psaliota sp.* ; etc...		stades de peuplement bien différenciés.
Staphylinidae + Clavicornes (*Erotylidae, Mycetophagidae*) et *Tenebrionidae*		Basidiomycètes divers : *Pleurotus ostreatus* (α = 13) *Polyporus sulfureus* (α = 8, 4) *Fomes fomentarius* (α = 5, 8)	Indice de diversité élevé supérieur à 5.
Staphylinidae rares ou absents Clavicornes (*Cisiidae, Nitidulidae Lathridiidae*) seuls présents.	Basidiomycètes divers : *Scleroderma sp.* (α = 0, 6) *Lycoperdon sp.*	Myxomycètes : *Reticularia sp.* (α = 2) Basidiomycètes : • *Stereum hirsutum* (α = 0, 4) • *Coriolus versicolor* (α = 1, 1) *Trametes gibbosa* (α = 2, 0) *Dedalea quercina* (α = 0, 9)	pas de stades de peuplement bien différenciés. Indice de diversité faible souvent inférieur à 1.

Un premier groupe, relativement peu nombreux, est constitué par des champignons chez lesquels il n'est guère possible de distinguer des stades de peuplement bien différenciés. La faune est pauvre en espèces et homogène pendant toute la durée de l'existence des carpophores. Elle est constituée en grande partie ou même en totalité par des espèces qui appartiennent à la super famille des *Clavicornia*. Ce sont des *Cisiidae* chez *Coriolus versicolor, Daedalea quercina, Trametes gibbosa* et *Stereum hirsutum;* ce sont des *Lathridiidae* chez *Reticularia*; ce sont des *Nitidulidae* chez *Scleroderma*. Les *Staphylinidae* sont rares ou même le plus souvent absents.

Un deuxième groupe permet d'observer des successions d'espèces caractéristiques des divers stades de décomposition. Chez les Basidiomycètes qui poussent à terre (comme *Boletus sp.* et la plupart des Basidiomycètes du groupe des Agaricales) les *Staphylinidae* sont presque exclusifs; les *Clavicornia* et les *Tenebrionidae* sont absents. Ces champignons sont « mous » et leur décomposition est rapide. Chez les Basidiomycètes qui se développent sur les arbres comme *Pleurotus ostreatus* ou *Polyporus sulfureus* les Coléoptères de la superfamille des *Clavicornia* (*Erotylidae, Mycetophagidae, Cisiidae*) ou bien les *Tenebrionidae* sont toujours présents avec les *Staphylinidae*. Ce sont des champignons qui persistent plus ou moins longtemps et qui sont un peu plus coriaces que les Basidiomycètes qui poussent au sol.

Chez tous les champignons du deuxième groupe les premiers arrivants sont des *Staphylinidae,* soit du genre *Gyrophaena* soit du genre *Atheta* selon les cas. Les *Staphylinidae* du genre *Proteinus* caractérisent les stades de décomposition avancée. L'amadouvier fait exception et il a une position intermédiaire. Sa dureté et l'absence de *Staphylinidae* dans les stades finaux de sa décomposition le rapprochent du premier groupe. L'existence de successions de faunes assez bien marquées le rapproche des espèces du second groupe.

Les *Erotylidae* du genre *Triplax* et du genre *Dacne* sont presque exclusivement inféodés au genre *Pleurotus* et même à l'espèce *P. ostreatus* dans toute leur aire de répartition. Il en est ainsi non seulement à la Massane mais dans toute l'Europe et en Amérique du Nord selon Wayne Boyle (1956). Il est exceptionnel de trouver des *Triplax* dans d'autres milieux (cf. ci-dessus p. 673).

Les espèces du genre *Mycetophagus* sont moins strictement inféodées à un hôte déterminé. *M. quadripustulatus, M. atomarius* et *M. multipunctatus* préfèrent *Pleurotus ostreatus. M. quadriguttatus* vit surtout dans *Polyporus sulfureus.* Parmi les *Tenebrionidae Eledona agaricola* ne se trouve que dans *Polyporus sulfureus* dans

toute son aire de répartition. *Boletophagus reticulatus* est inféodé à l'amadouvier.

Un dernier groupe de champignons est à mentionner. C'est celui qui ne renferme que rarement des Coléoptères. Nous pouvons citer dans ce groupe l'armillaire *Armillaria mellea* qui forme cependant des amas de carpophores très volumineux qui, à première vue, semblent tout à fait favorables au développement des insectes. De même les Trémelles sont presque toujours dépourvues de Coléoptères.

Résumé de la première partie

Notre but a été de faire une étude quantitative des biocénoses de Coléoptères qui vivent dans le bois mort et dans les milieux annexes. Nous avons choisi comme lieu de travail une hêtraie méridionale française, la forêt de la Massane, en raison des conditions favorables que l'on y trouve. Cette hêtraie, partiellement classée en Réserve, est en effet presque intacte et le bois mort y est très abondant. Des éléments de comparaison ont été cherchés essentiellement dans la forêt de Fontainebleau et accessoirement dans la forêt de la Sainte-Baume (Var), en Corse et, hors de France en Yougoslavie et en Grèce.

L'analyse biocénotique a été faite à l'aide de plusieurs centaines de relevés quantitatifs; pour chacun de ces relevés la faune est prélevée en totalité et les conditions de milieu sont notées avec le maximum de précision. Cette méthode, qui n'a jamais été appliquée à l'étude des insectes xylophages, permet de définir les associations à l'aide des méthodes statistiques classiques et elle donne aussi le moyen de connaître les exigences de certaines espèces vis-à-vis du milieu.

Le chapitre 2 est consacré d'une part à la flore et d'autre part au mésoclimat de la forêt de la Massane. Le climat a pu être étudié grâce au dépouillement de relevés météorologiques en grande partie inédits. Ses caractéristiques permettent de comprendre pourquoi une hêtraie s'est maintenue à quatre kilomètres seulement du rivage méditerranéen.

L'analyse faunistique est faite dans le chapitre 3 à partir des 1256 espèces de Coléoptères que nous avons pu trouver au cours de séjours répartis sur sept années. Alors que les Coléoptères terricoles ont des aires de répartition souvent assez réduites et qu'ils montrent une forte tendance à la différentiation d'espèces ou de races locales, les Coléoptères xylophages ont le plus souvent des aires de répartition fort étendues et ils sont peu variables. On peut ainsi définir un « bloc » d'espèces xylophages qui se retrouvent dans toutes les stations étudiées et qui caractérisent l'ensemble de la hêtraie.

Parmi les 252 espèces de Coléoptères recensées à la Massane dans le bois de hêtre et de chêne, 138 seulement sont relativement communes. Les 114 autres sont rares et leur rôle dans la dynamique des biocénoses est négligeable. Vingt-trois espèces dans le chêne et 31 dans le hêtre sont dominantes et donnent à la faune son aspect caractéristique.

Le chapitre 4 est consacré à l'étude des conditions de milieu qui existent dans le bois mort et à leur influence sur la faune. Puis nous décrivons les synusies qui se succèdent dans ce milieu et qui ne persistent que quelques années chacune. Chaque synusie est caractérisée par un ensemble d'espèces dont les exigences vis-à-vis du milieu ont pu être précisées dans certains cas. C'est ainsi que les larves de *Pyrochroa* sont hygrophiles, celles de *Chrysobothris,* les larves et les imagos de *Placonotus* sont thermophiles; les imagos et les larves de *Uleiota* sont indifférents à la température et à l'hygrométrie et se rencontrent à peu près partout.

Le calcul des coefficients d'affinité entre les diverses espèces ainsi que l'emploi du critère du χ^2 permettent de distinguer trois stades dans l'attaque du hêtre et du chêne par les Coléoptères.

Si l'on veut définir les caractères communs aux Coléoptères qui colonisent le bois mort des chênes et des hêtres on constate que :

1° En ce qui concerne la faune corticole, les xylophages du premier et du deuxième stades sont essentiellement des larves de *Cerambycidae, Buprestidae* et *Scolytidae;* les prédateurs sont les larves et les imagos des *Colydiidae, Cucujidae* et *Histeridae,* souvent nombreux mais toujours de petite taille. Au troisième stade des larves du saproxylophage *Pyrochroa* dominent largement et aux espèces prédatrices des deux premiers stades s'ajoutent les larves d'*Elateridae.*

2° En ce qui concerne la faune du bois les larves de *Cerambycidae* constituent le groupe de xylophages dominant aux deux premiers stades; au troisième stade ces derniers diminuent beaucoup en importance relative et ils cèdent la place aux larves saproxylophages des *Lucanidae, Tenebrionidae* et *Alleculidae.* Les espèces prédatrices sont des *Colydiidae* et des *Histeridae* (larves et imagos) ainsi que des *Elateridae* (larves seulement).

Alors que les espèces xylophages des deux premiers stades n'ont qu'une seule génération dans un même arbre, beaucoup d'espèces xylophages et saproxylophages du troisième stade ont plusieurs générations dans le même arbre. La richesse du peuplement que l'on peut évaluer soit en comptant le nombre d'espèces, soit en calculant l'indice de diversité, soit en évaluant les biomasses, augmente du premier stade au troisième stade. Ainsi par exemple

le nombre d'espèces présentes passe de 37 à 114 dans le hêtre et de 19 à 75 dans le chêne. Les biomasses passent de 18 grammes à 451 grammes pour 100 kg de bois sec dans le hêtre et de 8 grammes à 184 grammes dans le chêne. En même temps l'importance des espèces prédatrices augmente, le rapport de la biomasse des xylophages et des saproxylophages à celle des prédateurs passe de 17 à 7 dans le hêtre et de 40 à 1,6 dans le chêne.

Les Coléoptères représentent au moins 80 à 90 % de la biomasse animale qui vit aux dépens du bois mort. Mais, dans les conditions naturelles, les champignons lignicoles jouent un rôle très important en attaquant les complexes ligno-cellulosiques à l'aide de leurs nombreuses enzymes et en préparant ainsi la voie aux insectes. Des essais d'évaluation quantitative montrent que les Coléoptères n'interviennent que pour 25 % (cas du chêne) ou pour 38 % (cas du hêtre) au maximum dans la décomposition du bois mort.

Le chapitre 5 est consacré aux Coléoptères des complexes saproxyliques et des cavités d'arbres. Les complexes saproxyliques renferment une faune originale différente de celle qui peuple le bois mort et qui est composée essentiellement par des *Ptiliidae*. Cette faune est complétée par quelques espèces saproxylophages et de rares espèces de la faune du sol comme les *Reicheia* et les *Cephennium* qui remontent à la faveur de l'humidité. Dans le terreau des cavités d'arbres on trouve une faune constituée surtout par des *Pselaphidae* du genre *Euplectus* et les larves de l'*Elateridae Ludius ferrugineus* ainsi que celles du *Scarabaeidae Osmoderma eremita*. Mais ces espèces peuvent aussi se trouver accidentellement dans du bois suffisamment décomposé.

Dans le chapitre 6, les Coléoptères des champignons ont été étudiés également à l'aide de relevés quantitatifs. On peut distinguer deux types de champignons en fonction de leur faune. Les uns sont des champignons « mous » qui poussent sur le sol tels que les Bolets; ils pourrissent assez vite. Les autres sont des champignons « coriaces » qui poussent sur le bois et qui peuvent persister plusieurs années. Dans les champignons « mous » les *Staphylinidae* constituent à eux seuls la presque totalité de la faune. Dans les champignons « coriaces » les *Erotylidae, Mycetophagidae, Cisiidae* et *Tenebrionidae* interviennent pour une part importante dans le peuplement et ils forment l'essentiel de la biomasse des Coléoptères. Chez beaucoup d'espèces de champignons des biocénoses cycliques de Coléoptères se forment très rapidement et elles comprennent toujours un groupement « pionnier » avec des *Staphylinidae* du genre *Gyrophaena* ou du genre *Atheta*.

Des échanges de faunes ont lieu entre les divers biotopes que nous avons étudié. Certaines espèces sont pratiquement liées à un

milieu déterminé : ainsi les larves des *Buprestidae* et de *Pyrochroa* ne quittent jamais le milieu cortical; *Boletophagus reticulatus* ne se trouve que dans l'amadouvier. Mais de nombreux autres Coléoptères passent d'un milieu à l'autre lorsque les conditions sont favorables. Ces relations entre les divers milieux sont schématisés sur la figure 52.

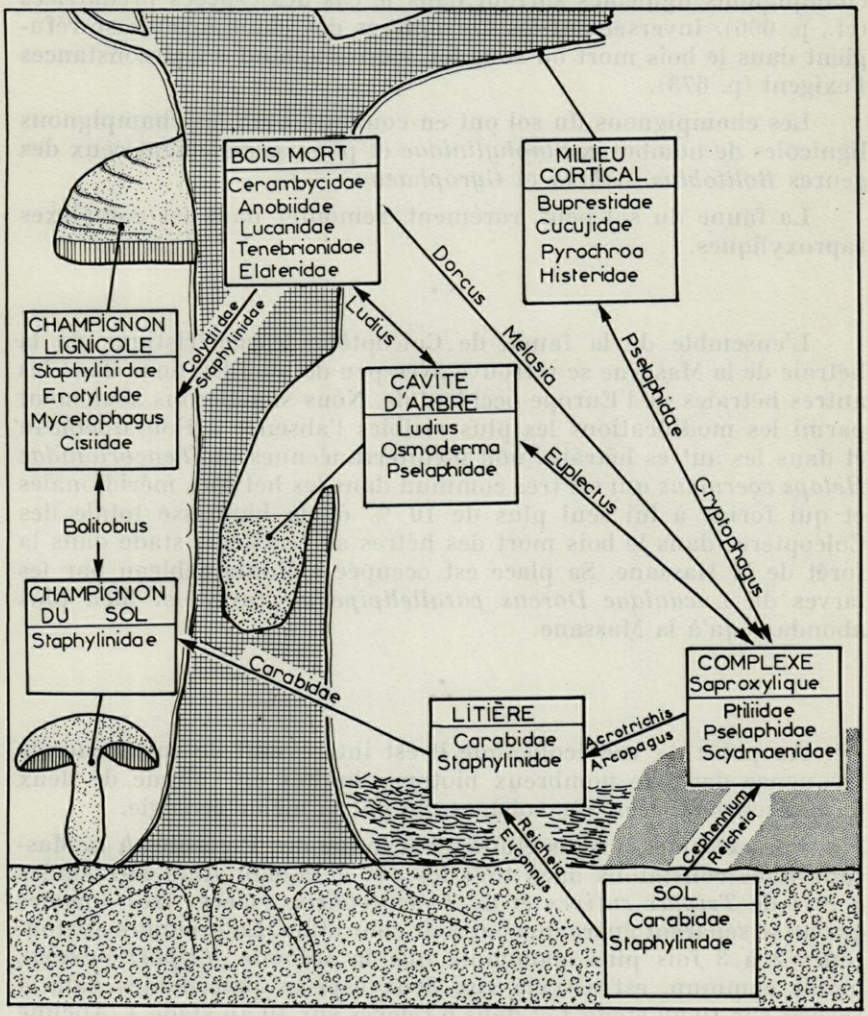


Fig. 52. — Schéma indiquant les relations faunistiques essentielles entre les divers milieux de la hêtraie. Les principaux genres ou les principales familles caractéristiques de chaque milieu ainsi que les genres ou les familles de Coléoptères qui passent d'un milieu à l'autre ont été seuls indiqués.

Les rapports les plus étroits existent entre la faune du bois, la faune corticale et celle des champignons lignicoles. Un certain nombre d'exemples en ont été donnés p. 629 (migration des larves âgées de *Cerambycidae* dans l'intérieur du bois; passage de nombreux *Colydiidae* et *Elateridae* du milieu infracortical dans le bois et réciproquement). Les Coléoptères corticoles peuvent passer dans les champignons lignicoles surtout dans le cas des espèces prédatrices (cf., p. 666). Inversement les Coléoptères des champignons se réfugient dans le bois mort ou sous les écorces quand les circonstances l'exigent (p. 673).

Les champignons du sol ont en commun avec les champignons lignicoles de nombreux *Staphylinidae* et plus spécialement ceux des genres *Bolitobius, Atheta* et *Gyrophaena.*

La faune du sol peut, rarement, remonter dans les complexes saproxyliques.

*
* *

L'ensemble de la faune de Coléoptères caractéristique de la hêtraie de la Massane se retrouve avec peu de modifications dans les autres hêtraies de l'Europe occidentale. Nous signalerons seulement parmi les modifications les plus visibles l'absence à Fontainebleau et dans les autres hêtraies non méditerranéennes du *Tenebrionidae Helops coeruleus* qui est très commun dans les hêtraies méridionales et qui forme à lui seul plus de 10 % de la biomasse totale des Coléoptères dans le bois mort des hêtres au troisième stade dans la forêt de la Massane. Sa place est occupée à Fontainebleau par les larves du *Lucanidae Dorcus parallelipipedus* qui y est bien plus abondant qu'à la Massane.

*
* *

Au point de vue écologique il est intéressant de remarquer la fréquence dans de nombreux biotopes limités en volume de deux ou plusieurs espèces très voisines qui ont la même écologie.

Par exemple, si nous étudions la faune des Pleurotes à la Massane nous constatons dans tous les cas la cohabitation aux stades 3 et 4 de *Triplax rufipes* et de *T. scutellaris,* espèces très voisines qui ne se séparent guère que par leur coloration. La première est toujours 2 à 3 fois plus abondante que la seconde. *Triplax russica,* moins commun, est associé aux deux espèces précédentes dans 4 relevés sur 10 au stade 3 et dans 6 relevés sur 10 au stade 4. Aucune différence dans l'écologie de ces trois espèces n'a pu être décelée : les larves et les imagos vivent ensemble, souvent en nombre et la durée du développement larvaire est la même pour toutes.

La même cohabitation existe dans le genre *Gyrophaena* où deux espèces se rencontrent ensemble régulièrement, l'une *G. affinis* étant environ dix fois plus commune que l'autre *G. boleti*. Il en est de même pour les *Atheta* dont huit espèces peuplent simultanément les Pleurotes au stade 2.

Un autre exemple de la coexistence d'espèces très voisines dans le même milieu peut être trouvé dans la faune du bois mort des hêtres. Au stade 2 les larves de *Anobium costatum* et de *A. punctatum* vivent ensemble, la première espèce étant 2 à 3 fois plus commune que la seconde; au stade 3 les larves de *Leptura aurulenta* et de *L. quadrifasciata* exploitent ensemble les vieux troncs de hêtres, la première espèce étant trois fois plus commune que la seconde.

De nombreux autres exemples pourraient être cités. On constate que dans tous les cas une espèce est beaucoup plus abondante que les autres qui arrivent cependant à se maintenir.

DEUXIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES ET MYCÉTOPHAGES

Chapitre VII

PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES

Nous réunissons dans ce chapitre des données originales ou bien des renseignements recueillis dans la littérature sur la morphologie des Coléoptères xylophages.

1. — Le mode de vie.

On peut distinguer deux groupes d'espèces parmi les Coléoptères xylophages en fonction du mode de vie de la larve et de l'imago.

1) Certaines espèces vivent dans le bois mort ou sous les écorces à tous leurs stades de développement : larves, nymphes et imagos.

a) Beaucoup de Coléoptères corticoles appartiennent à cette catégorie. Les plus caractéristiques sont les suivants :

— les *Cucujidae Uleiota planata, Laemophloeus monilis, Cryptolestes fractipennis, C. spartii, Placonotus testaceus;*

— de nombreux *Colydiidae : Ditoma crenata, Colydium elongatum, Teredus cylindricus, Synchita separanda, Cerylon sp.;*

— les *Rhizophagidae* du genre *Rhizophagus;*

— les *Ostomatidae Thymalus limbatus, Tenebrioides fuscus* et *Nemosoma elongatum;*

— les *Carabidae Dromius meridionalis* et *Tachyta nana;*

— la plupart des *Scolytidae;*

— quelques *Staphylinidae* comme *Phloeopora corticalis;*

— un *Erotylidae Diplocoelus fagi;*

— les *Salpingidae* des genres *Lissodema* et *Rhinosimus.*

Toutes ces espèces sont de petite taille et la plupart sont prédatrices à l'exception des *Scolytidae.*

b) D'autres Coléoptères vivent dans l'intérieur du bois à tous leurs stades. Ce sont :

— des *Tenebrionidae* comme *Helops coeruleus* et *Melasia culinaris;*

— des *Lucanidae* comme *Dorcus parallelipipedus* et *Aesalus scarabaeoides;*

— le *Bostrychidae Lichenophanes varius;*

— un *Anthribiidae Platyrrhinus resinosus;*

— un *Curculionidae Rhyncholus lignarius.*

Le *Curculionidae Rhyncholus lignarius* comme beaucoup d'espèces de la même sous-famille des *Cossoninae* peut demeurer dans le bois pendant plusieurs générations et se reproduit sur place (Chararas, 1956). Chez beaucoup d'autres espèces les imagos ne sortent que la nuit lorsqu'il leur arrive de quitter l'arbre où ils se sont développés. On peut voir circuler ainsi sur les vieux arbres de nombreux individus de *Helops coeruleus, Dorcus parallelipipedus, Teredus cylindricus* qui sont des Insectes aptères alors que *Lichenophanes varius, Prionus coriarius, Aesalus scarabaeoides* sont attirés par la lumière. *Helops coeruleus* pris comme exemple est tout

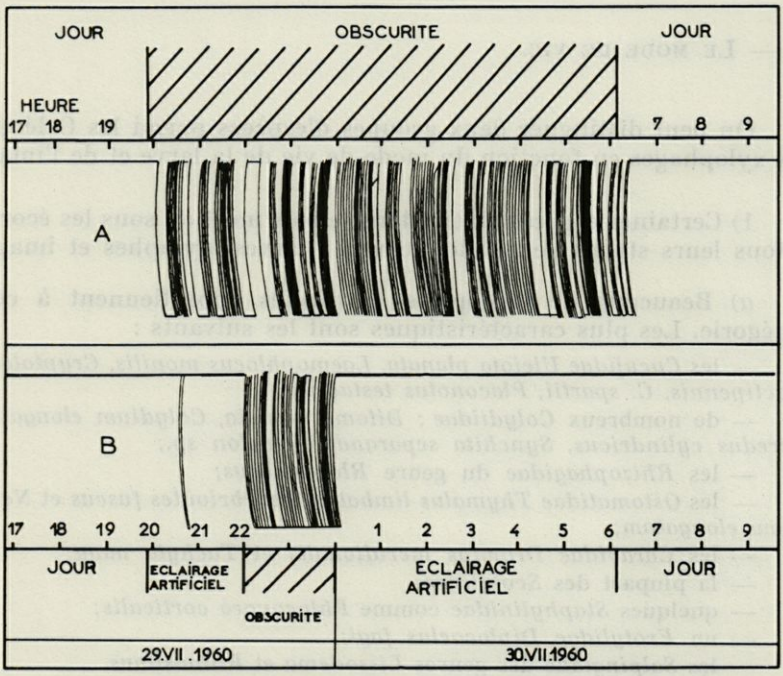


Fig. 53. — Enregistrement à l'aide d'un actographe de l'activité de l'imago de *Helops coeruleus*. En A dans les conditions normales; en B avec un éclairage artificiel pendant une partie de la nuit.

à fait typique. La figure 53 montre un enregistrement obtenu à l'aide d'un actographe analogue à celui employé par d'Aguilar (1961). On constate que l'activité est exclusivement nocturne. L'éclairage de la cage où est maintenu l'insecte arrête immédiatement l'activité de ce dernier.

2) la plupart des Coléoptères xylophages ne vivent dans le bois qu'à l'état larvaire et nymphal. Les imagos occupent d'autres milieux.

a) Parmi les espèces qui vivent à l'état larvaire sous les écorces citons :

— les *Buprestidae Chrysobothris affinis, Agrilus sp., Anthaxia sp.;*
— le *Pyrochroidae Pyrochroa coccinea;*
— quelques *Cerambycidae* comme *Pyrrhidium sanguineum, Phymatodes alni;*
— les *Cleridae Pseudoclerops mutillarius* et *Thanasimus formicarius;*
— le *Lycidae Lygistopterus sanguineus.*

b) D'autres espèces se rencontrent uniquement dans le bois. Ce sont :

— les *Cerambycidae* des genres *Leptura, Rosalia, Morimus;*
— les *Alleculidae* des genres *Pseudocistella* et *Prionychus;*
— les *Elateridae* des genres *Ampedus* et *Melanotus;*
— tous les *Anobiidae;*
— le *Dasytidae Dasytes coeruleus;*
— les *Mordellidae* des genres *Mordella* et *Tomoxia.*

Parmi ces Coléoptères dont les larves seules vivent dans le bois, la plupart des imagos sont héliophiles et floricoles. On les rencontre sur les fleurs aux heures chaudes de la journée, du mois de mai au mois d'août. C'est le cas des *Buprestidae* des genres *Agrilus* et *Anthaxia;* des *Cerambycidae Xylotrechus arvicola, Strangalia maculata* et de nombreux *Leptura sp.*; des *Elateridae* des genres *Ampedus* et *Melanotus*; du *Dasytidae Dasytes coeruleus*; de l'*Alleculidae Pseudocistella ceramboides.*

D'autres au contraire sont diurnes et héliophiles mais ils ne fréquentent jamais les fleurs. Ils s'abattent au vol sur les vieux troncs ensoleillés, comme *Rosalia alpina* et *Chrysobothris affinis.* A la Massane *Rosalia alpina* apparaît dès le début du mois de juillet et persiste jusqu'au 15 août. Les sorties ont lieu aux heures les plus chaudes de la journée avec un maximum entre 12 heures et 14 heures. Cet Insecte se pose sur les parties ensoleillées des troncs surtout vers 2 mètres de hauteur et c'est là que se fait l'accouplement. Les mâles se livrent des batailles acharnées et beaucoup ont des antennes sectionnées par des coups de mandibules.

3) Durée du développement larvaire.

Beaucoup de Coléoptères xylophages ont une vie larvaire assez longue qui peut durer plusieurs années; les espèces qui se développent sous l'écorce aux dépens du liber riche en amidon et en sucres solubles, ainsi que les espèces prédatrices de petite taille ont une vie larvaire plus brève. Voici la durée de vie larvaire telle que nous avons pu l'évaluer chez quelques espèces (observations faites à la Massane et à Fontainebleau et complétées par des élevages).

α — prédateurs de petite taille vivant sous les écorces : durée de la vie larvaire inférieure à un an; hivernage sous la forme imaginale.

— *Cucujidae : Uleiota planata,*
Laemophloeus monilis.

— *Colydiidae : Ditoma crenata,*
Colydium elongatum,
Cerylon sp.

— *Cleridae : Thanasimus formicarius.*

β — saproxylophages de grande taille vivant sous les écorces.

— *Pyrochroidae : Pyrochroa coccinea :* vie larvaire de deux ans.

γ — xylophages vivant aux dépens de l'aubier : durée de la vie larvaire 1 à 2 ans.

— *Buprestidae : Chrysobothris affinis,*

— *Cerambycidae : Pyrrhidium sanguineum; Xylotrechus arvicola.*

δ — xylophages vivant à l'intérieur du bois :

vie larvaire de deux ans :

— *Anthribiidae : Platyrrhinus resinous,*

— *Anobiidae : Anobium punctatum,*

— *Tenebrionidae : Melasia culinaris.*

vie larvaire de 2 à 3 ans :

— *Cerambycidae : Rhagium mordax,*

— *Alleculidae : Pseudocistella ceramboides.*

vie larvaire de trois ans :

— *Tenebrionidae : Helops coeruleus,*

— *Cerambycidae : Leptura aurulenta.*

vie larvaire de trois à quatre ans :

— *Cerambycidae : Rosalia alpina; Prionus coriarius.*

vie larvaire de quatre ans :

— *Scarabaeidae : Osmoderma eremita,*

— *Lucanidae : Dorcus parallelipipedus.*

ε — prédateurs vivant à l'intérieur du bois : vie larvaire de 3 à 4 ans :

— *Elateridae : Ampedus sp.* et *Stenagostus villosus.*

La figure 54 présente les cycles de développement de trois espèces importantes par leur abondance : *Helops coeruleus, Dorcus parallelipipedus* et *Pyrochroa coccinea.*

Helops coeruleus a 5 stades larvaires. L'imago a une durée de vie assez longue : il apparaît au début de juillet et vit jusqu'au

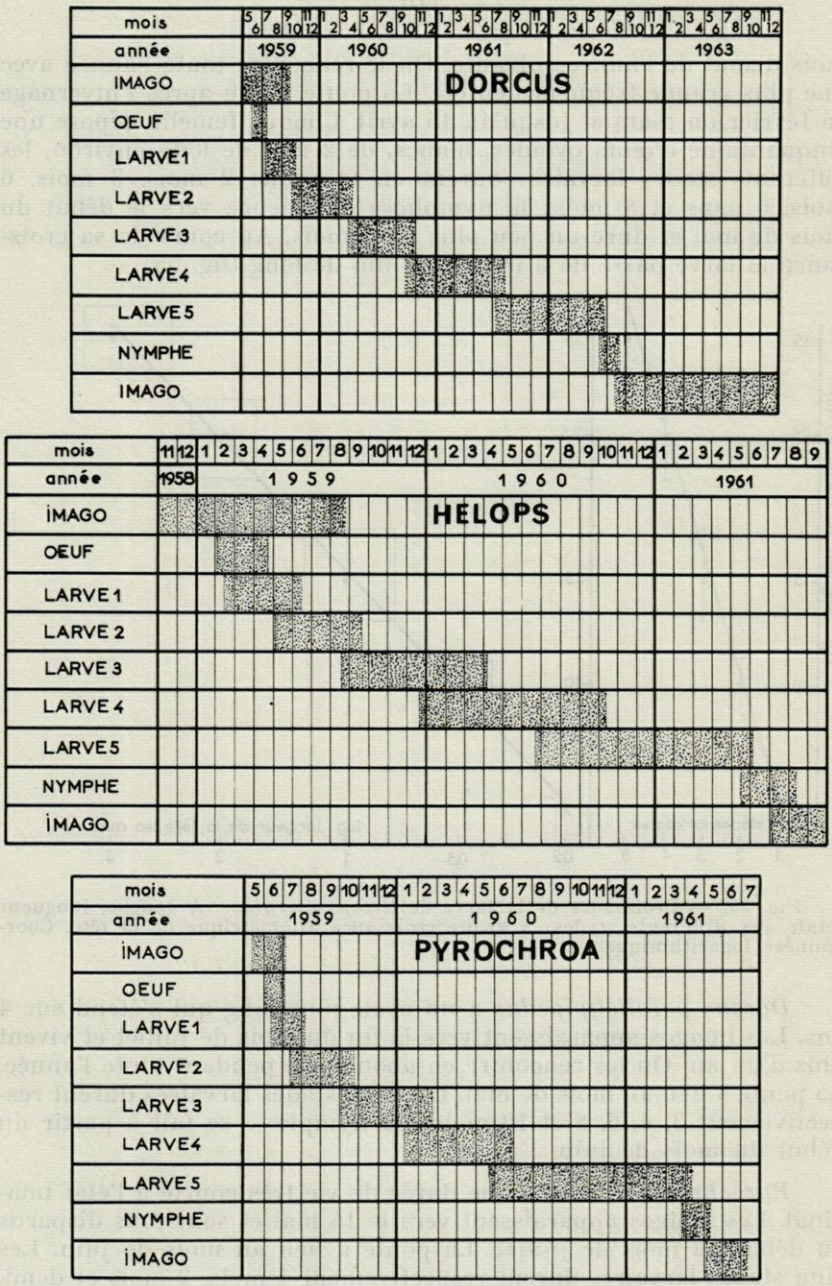


FIG. 54. — Cycles de développement de trois Coléoptères xylophages : *Helops coeruleus, Dorcus parallelipipedus* et *Pyrochroa coccinea.*

mois d'août de l'année suivante. On le rencontre toute l'année avec une plus grande fréquence en été. La ponte a lieu après l'hivernage en février ou mars et jusqu'au 15 avril. Chaque femelle dépose une cinquantaine d'œufs ovoïdes, blancs, de 2 mm de long environ, les différents stades larvaires durent en moyenne 2 mois, 3 mois, 6 mois, 6 mois et 8 mois; la nymphose commence vers le début du mois de mai et dure un peu plus d'un mois. Au cours de sa croissance la larve passe de 5 mm à 35 mm de long (fig. 55).

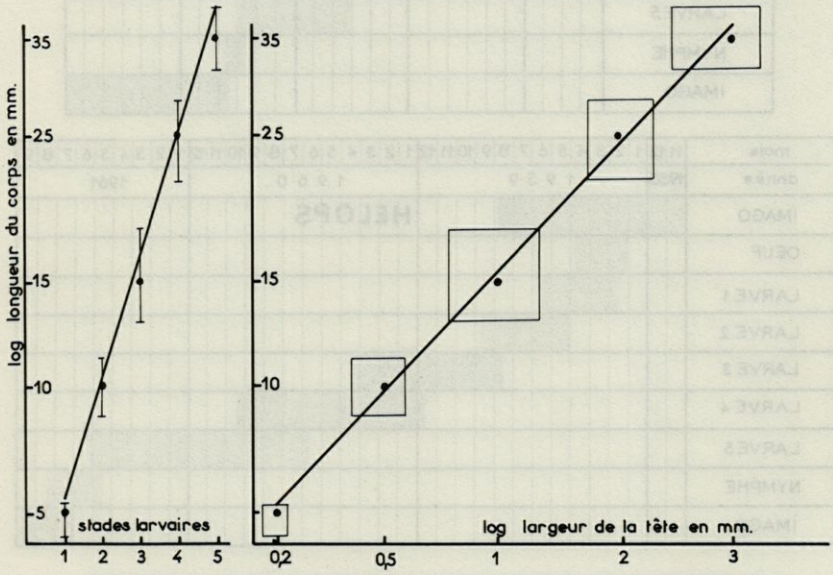


Fig. 55. — Croissance de la larve de *Helops coeruleus*. A gauche, longueur totale aux différents stades; à droite croissance allométrique de la tête. Coordonnées logarithmiques.

Dorcus parallelipipedus a un cycle plus long qui s'étend sur 4 ans. Les imagos apparaissent vers la fin du mois de juillet et vivent plus d'un an. On les rencontre en abondance pendant toute l'année. La ponte a lieu au mois de mai. Les cinq stades larvaires durent respectivement 3, 6, 6, 8 et 10 mois. La nymphose se fait à partir du début du mois de juin.

Pyrochroa coccinea a une durée de vie très courte à l'état imaginal. Les imagos apparaissent vers le 15 mai et sont tous disparus au début du mois de juillet. La ponte a lieu au mois de juin. Les cinq stades larvaires durent respectivement 1 mois, 2 mois et demi, trois mois et demi, 4 mois et 9 mois. La nymphose se fait à la fin de l'hivernage au début du mois d'avril.

2.— La résistance a la dessication et aux températures élevées.

Les conditions particulières de température et d'hygrométrie qui règnent sous les écorces et dans le bois mort justifient une étude du rôle de ces deux facteurs dans la biologie des Coléoptères xylophages.

Dans les expériences décrites ci-dessous diverses solutions ont été utilisées pour maintenir les Insectes dans une atmosphère d'humidité relative connue, soit de 100 %, soit de 77 %, soit de 10 %. Toutes les mesures ont été faites sur des larves adultes ou sur des imagos de dix espèces communes récoltées aux mois de septembre et d'octobre à Fontainebleau. Seules les larves de *Helops coeruleus* ont été récoltées en septembre à la Massane et rapportées vivantes à Paris. L'appareillage utilisé est très simple. Dans une étuve électrique dont la porte est vitrée un dessicateur est placé avec les insectes à étudier. Les piluliers renfermant les insectes sont fermés par une gaze et situés dans la partie supérieure du dessicateur. Dans la partie inférieure on met la solution destinée à maintenir une humidité relative déterminée. Pour chaque mesure cinq larves ou imagos (dix dans le cas de *Uleiota planata* en raison de sa petite taille) de chaque espèce ont été employés. La température est donnée par un thermomètre dont la tige traverse un bouchon de caoutchouc qui ferme le dessicateur et dont le réservoir est au niveau des insectes. Avant chaque expérience les Coléoptères étaient conservés pendant une heure ou deux à la température de la pièce (20° ± 2°) et dans une humidité relative de 77 %. Ils étaient ensuite pesés au demi-milligramme. Après l'expérience les Coléoptères sont à nouveau pesés puis desséchés pendant deux heures à 60° en présence de silicagel ce qui permet de connaître leur poids sec par une dernière pesée. Chaque point des courbes correspond à la moyenne de 5 individus (ou de dix pour *U. planata*) pesés ensemble.

a) Pour déterminer la *température létale supérieure* les insectes en expérience ont été soumis à des températures croissantes de 2 degrés en 2 degrés depuis 34° jusqu'à 54°. On peut estimer que la température est connue à un demi-degré près en raison des petites variations inévitables qui interviennent dans le réglage de l'étuve. Trois séries de mesures ont été réalisées à des humidités relatives de 100 %, 77 % et 10 %. La température létale supérieure est celle qui est nécessaire pour tuer tous les insectes en expérience en un temps inférieur ou égal à trois heures (tableau LVII).

A l'exception de *Pyrochroa coccinea* la température létale supérieure est plus élevée chez les espèces corticoles que chez celles

TABLEAU LVII

Températures létales supérieures pour quelques Coléoptères xylophages

espèces	humidités relatives		
espèces corticoles	10 %	77 %	100 %
Uleiota planata. imago	52°	52°	52°
Uleiota planata, larve	50°	48°	46°
Chrysobothris affinis, larve	54°	52°	50°
Pyrochroa coccinea, larve	44°	46°	48°
espèces de l'intérieur du bois			
Helops coeruleus, larve	48°	48°	48°
Rhagium sp., larve	50°	48°	46°
Dorcus parallelipipedus, larve	44°	44°	44°
Melasia culinaris, larve	44°	44°	44°
Ampedus sp., larve	50°	50°	50°
Stenagostus villosus, larve	46°	48°	48°
Osmoderma eremita, larve	48°	48°	48°

qui vivent à l'intérieur du bois. Cette constatation peut être mise en rapport avec les caractéristiques microclimatiques du milieu, la température sous l'écorce étant souvent élevée (cf., p. 597). *Chrysobothris affinis*, thermophile, a la température létale supérieure la plus élevée.

Dans un premier groupe d'espèces (*Uleiota planata*, larve; *Chrysobothris affinis, Rhagium sp., Dorcus parallelipipedus*) la température létale supérieure est plus élevée pour une humidité relative faible que pour une humidité relative élevée. Dans ce cas la perte d'eau par évaporation provoque un certain refroidissement de la température du corps et il y a un début de thermorégulation (EDNEY, 1957). La température du corps de la larve est en réalité plus basse que la température du milieu dans lequel elle vit et qui est celle qui est mesurée. Ainsi chez *Blatta orientalis* après trente minutes d'exposition à une température de 20 degrés la température du corps baisse de 0,7° et de 2,7° lors d'une exposition à 37° pendant le même temps (EDNEY, 1957).

Dans un deuxième groupe d'espèces (*Uleioda planata*, imago; *Helops coeruleus, Melasia culinaris, Ampedus sp., Osmoderma eremita*) la température létale supérieure ne varie que peu ou pas du tout avec l'humidité relative de l'air. La mort est due ici seulement à une température trop élevée.

Le troisième groupe comprend seulement *Pyrochroa coccinea*. La température létale supérieure est plus faible pour une humidité

relative de 10 % que pour une humidité relative de 77 %. La perte d'eau est alors la cause essentielle de la mort.

b) L'influence de la température sur la perte de poids de Coléoptères soumis à une humidité relative de 10 % est représentée sur la figure 56.

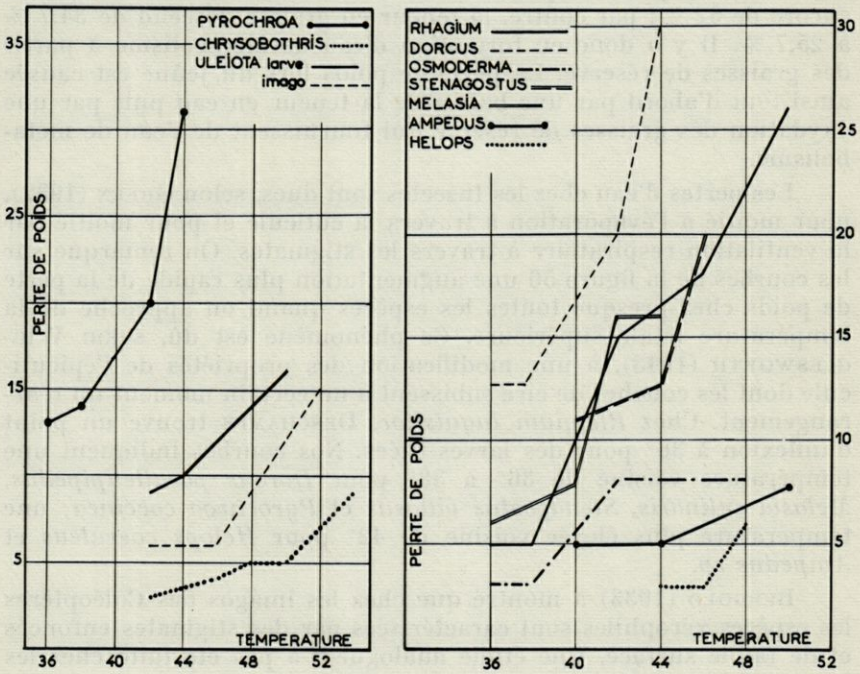


FIG. 56. — Influence de la température sur la perte de poids de Coléoptères soumis à une humidité relative de 10 % pendant 3 heures. A gauche, espèces corticoles; à droite espèces de l'intérieur du bois. La perte de poids est exprimée en % du poids de l'Insecte vivant.

Parmi les espèces qui vivent sous les écorces les larves de *Pyrochroa* se distinguent par la perte de poids relativement importante qu'elles subissent : 31 % de leur poids sec à la température de 44° en trois heures. A l'opposé les larves de *Chrysobothris* sont beaucoup plus résistantes et elles ne perdent que 9 % de leur poids sec avant de mourir. *Uleiota planata* occupe une place intermédiaire.

Parmi les espèces qui vivent dans l'intérieur du bois deux groupes existent. Certaines espèces (*Dorcus, Rhagium, Melasia, Stenagostus*) perdent beaucoup de poids; les autres (*Ampedus, Helops, Osmoderma*) en perdent moins de 10 %

Le problème de la perte de poids en fonction de la température et de l'humidité relative a été étudié par DESCHAMPS (1954) chez la larve du Cerambycide *Rhagium inquisitor*. Selon cet auteur la teneur moyenne en eau chez cette espèce est de 70 %. Après un jeûne (de durée non précisée) dans une atmosphère desséchée par l'anhydride phosphorique et à la température du laboratoire, les larves subissent une perte de poids de 25 %, mais leur teneur en eau est encore de 62 % ; par contre, la teneur en graisse descend de 34,7 % à 25,7 %. Il y a donc eu formation d'eau de métabolisme à partir des graisses de réserve. La perte de poids lors du jeûne est causée ainsi tout d'abord par une baisse de la teneur en eau puis par une oxydation des graisses de réserve qui fournissent de l'eau de métabolisme.

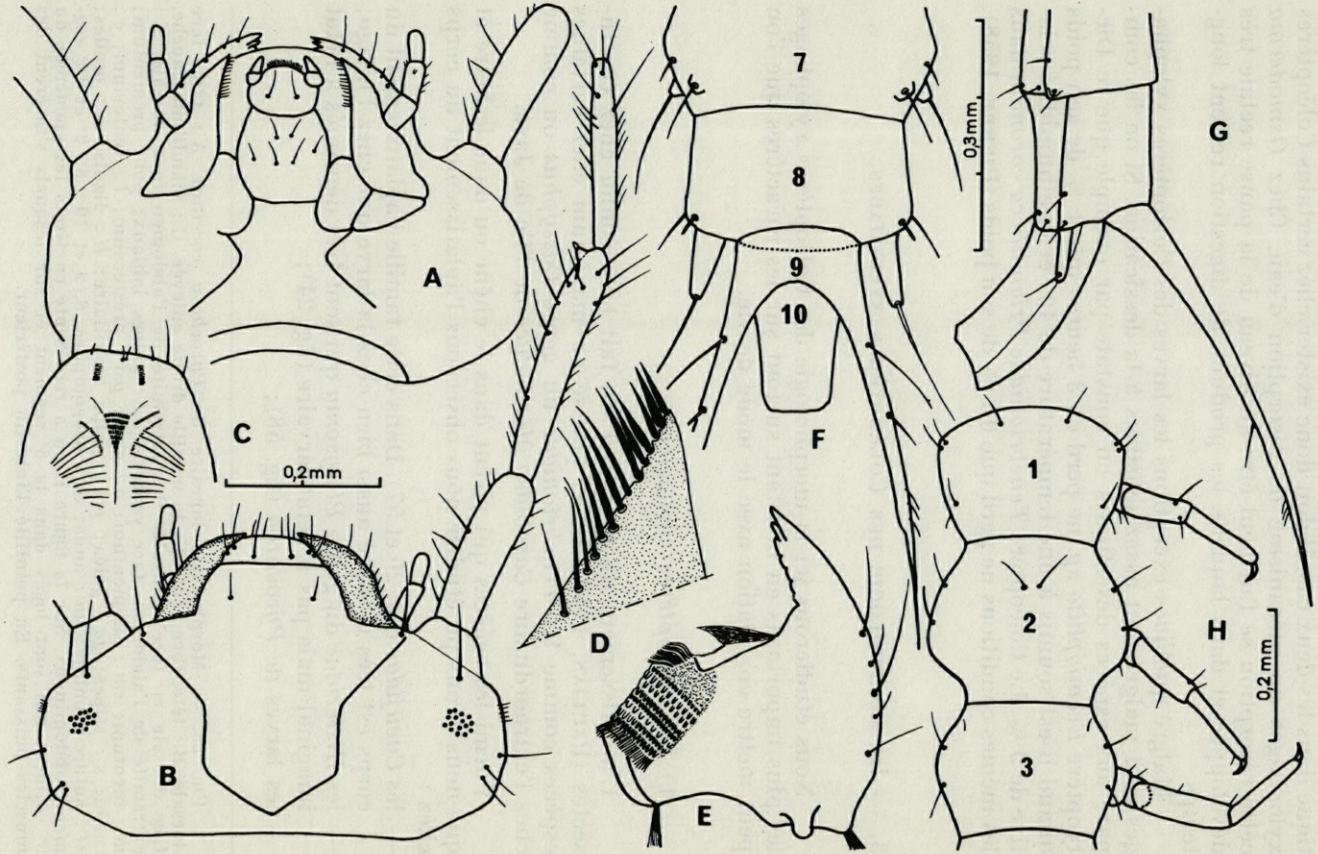
Les pertes d'eau chez les Insectes sont dues, selon GREEN (1932), pour moitié à l'évaporation à travers la cuticule et pour moitié par la ventilation respiratoire à travers les stigmates. On remarque sur les courbes de la figure 56 une augmentation plus rapide de la perte de poids chez presque toutes les espèces quand on approche de la température létale supérieure. Ce phénomène est dû, selon WIGGLESWORTH (1943), à une modification des propriétés de l'épicuticule dont les couches de cire subissent à un certain moment un réarrangement. Chez *Rhagium inquisitor*, DESCHAMPS trouve un point d'inflexion à 36° pour des larves tuées. Nos courbes indiquent une température voisine de 36° à 38° pour *Dorcus parallelipipedus, Melasia culinaris, Stenagostus villosus* et *Pyrochroa coccinea;* une température plus élevée voisine de 42° pour *Helops coeruleus* et *Ampedus sp.*

BERGOLD (1933) a montré que chez les imagos des Coléoptères les espèces xérophiles sont caractérisées par des stigmates enfoncés et de faible surface. Une étude analogue n'a pas été faite chez les larves. Nous pouvons remarquer la taille relativement grande des stigmates chez *Pyrochroa coccinea* et les *Cerambycidae*, et leur petite taille chez les *Chrysobothris, Ampedus* et surtout chez *Helops coeruleus*.

Les pertes d'eau par défécation peuvent jouer un rôle important chez les animaux qui ne sont pas soumis au jeûne. Nous avons vu au chapitre IV que la teneur moyenne en eau des déjections de la larve d'*Osmoderma eremita* est seulement de 12 % alors qu'elle est de 40 % chez la larve de *Leptura aurulenta*, ces deux larves vivant dans un bois mort dont la teneur en eau est sensiblement iden-

---

FIG. 57. — Morphologie larvaire de *Uleiota planata*. A : tête, face ventrale. B : tête, face dorsale. C : épipharynx. D : détail de l'apex de la galéa. E : mandibule gauche face ventrale. F : extrémité abdominale. face dorsale. G : extrémité abdominale de profil. H : thorax, face dorsale. 1, 2 et 3 : segments thoraciques; 7, 8, 9 et 10 : segments abdominaux.


A
B
C
D
E
F
G
H
0,2mm
0,3mm
0,2 mm
7
8
9
10
1
2
3

tique dans les deux cas. Il doit donc exister chez certains Coléoptères xylophages un mécanisme de résorption d'eau. Chez *Osmoderma* cette résorption se fait peut-être au niveau de la panse rectale très développée et dans laquelle les produits de digestion restent longtemps.

Malgré quelques exceptions les larves des Coléoptères xylophages sont malgré tout assez sensibles à la dessication. Si on les compare aux espèces désertiques on constate par exemple que le Dictyoptère *Eremiaphila sp.* ne perd en 3 heures que 1 % de son poids quand il est soumis à une température de 40° et une humidité relative de 9 %. Le Coléoptère *Tenebrionidae Prionotheca coronata* dans les mêmes conditions ne perd que 0,1 % de son poids (PIERRE, 1958).

3. — LA MORPHOLOGIE DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES.

Nous étudierons ici la morphologie des Coléoptères xylophages les plus importants en insistant surtout sur les caractères que l'on peut mettre en relation avec le mode de vie.

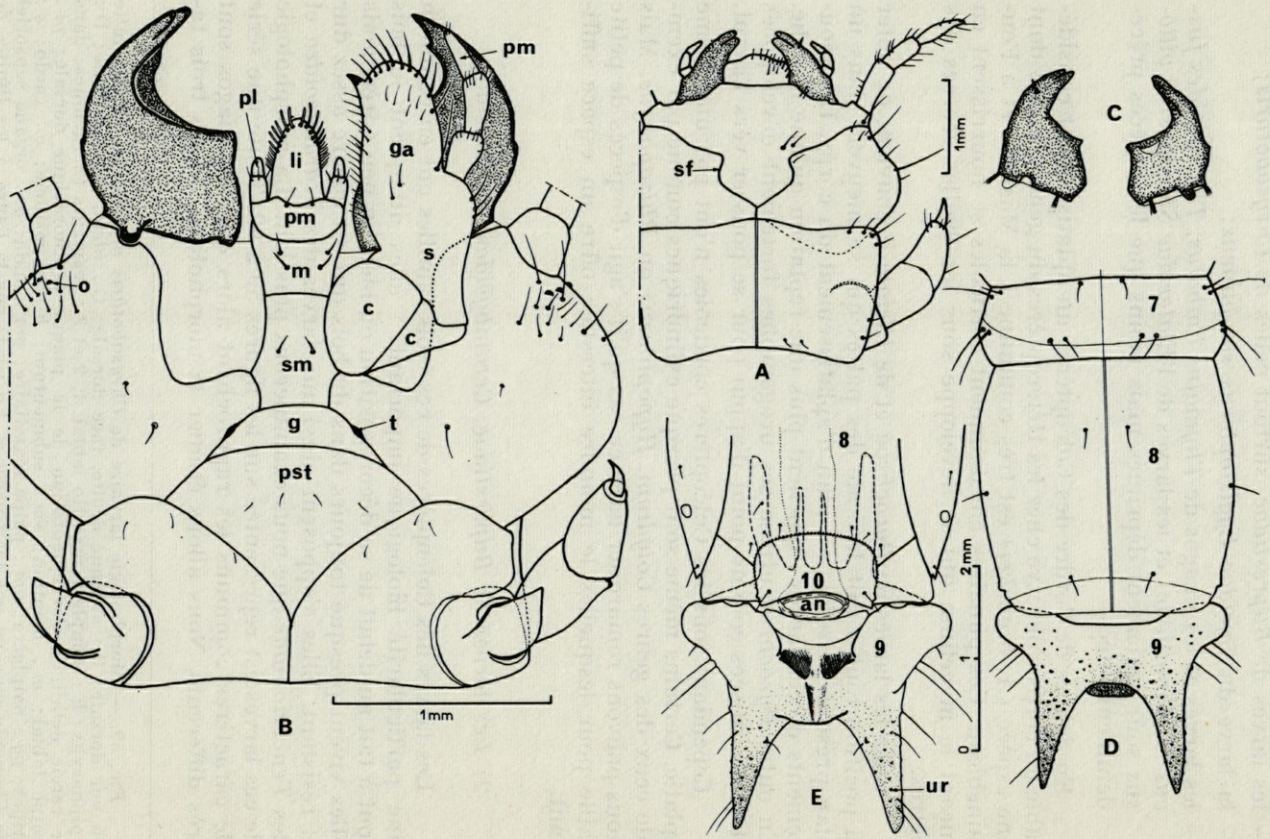
1) *Les Coléoptères corticoles.*

L'aplatissement du corps est un fait bien connu chez ces Insectes (PAULIAN, 1943). Il est poussé au maximum chez certaines espèces comme les *Tenebrionidae* du genre *Cossyphus* ou comme chez l'extraordinaire *Carabidae Mormolyce* de l'île de Java.

Parmi les espèces qui vivent dans le chêne ou dans le hêtre et que nous avons pu étudier nous observons l'aplatissement du corps chez :

— les *Cucujidae* (fig. 20 et 57). Dans cette famille l'aplatissement du corps est très marqué aussi bien chez la larve que chez l'imago;
— les *Histeridae* du genre *Platysoma* qui sont très déprimés à l'état imaginal mais pas à l'état larvaire (fig. 24);
— les larves de *Pyrochroa* (fig. 58);

FIG. 58. — Morphologie larvaire de *Pyrochroa coccinea*. A : tête, face dorsale. B : tête, face ventrale, la maxille droite enlevée. C : mandibule gauche, face dorsale et face ventrale. D : extrémité de l'abdomen face dorsale. E : extrémité de l'abdomen, face ventrale. *pl :* palpes labiaux; *pm :* prémentum; *m :* mentum; *sm :* submentum; *g :* gula; *pst :* présternum; *t :* tentorium; *c :* cardo; *s :* stipes; *ga :* galéa; *pm :* palpe maxillaire; *li :* ligula; *o :* ocelles; *sf :* suture frontale; *an :* anus; *ur :* urogomphes. 8, 9 et 10 : 8e, 9e et 10e segments abdominaux. Sur la figure E on a représenté en tirets les apodèmes du 9e segment qui sont logés dans le 8e segment et sur lesquels s'insèrent des muscles puissants. En pointillé l'intestin postérieur.


pm
pl
li
ga
pm
m
s
o
c
c
sm
g
t
pst
1mm
B
sf
1mm
A
C
7
8
8
10
an
9
9
2mm
1
0
ur
E
D

— les larves de *Buprestidae,* surtout celles de *Chrysobothris;*
— la larve du *Lycidae Lygistopterus sanguineus*;
— les larves et les imagos de *Thymalus limbatus, Tenebrioides fuscus (Ostomatidae)* et les larves de l'*Elateridae Stenagostus villosus* sont également déprimés mais moins que les espèces précédemment citées.

En dehors de l'ordre des Coléoptères un aplatissement considérable du corps s'observe chez les Hétéroptères du genre *Aradus* dont une espèce *(A. brenskei)* est très commune à la Massane et à Fontainebleau. Ces punaises constamment corticoles se nourrissent en suçant le mycelium qui se développe sous les vieilles écorces des hêtres.

Chez les larves de *Pyrochroa* et de *Uleiota* il convient de noter la position tout à fait latérale des pattes qui se meuvent dans un plan presque parallèle au plan d'aplatissement du corps. Les mouvements de ces larves rappellent plus une reptation qu'une marche. En outre *Pyrochroa* utilise ses urogomphes fortement développées et sclérotinisées comme point d'appui pour se pousser vers l'avant.

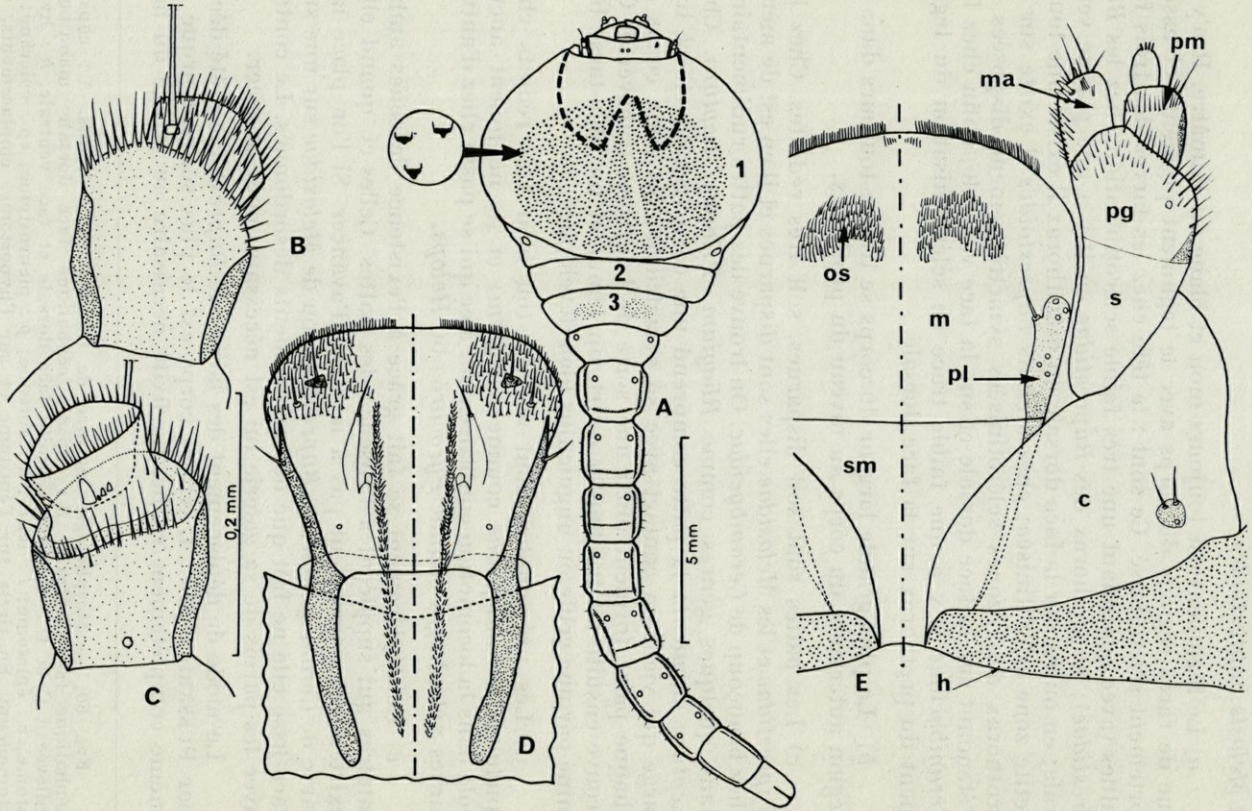
Cependant tous les Coléoptères corticoles n'ont pas une forme aplatie. Certains même sont presque cylindriques comme par exemple ceux des genres *Colydium, Hypophloeus* ou *Rhizophagus.* Mais nous pouvons remarquer dans ce cas qu'il s'agit d'espèces de petite taille pour lesquelles le moindre interstice offre un espace suffisant.

2) *Les larves de Buprestidae, Cerambycidae et Melasidae.*

Les larves des Coléoptères de ces trois familles ont en commun une particularité biologique importante : elles attaquent le bois tout à fait au début de sa décomposition ou bien un peu après, mais elles vivent presque toujours dans du bois qui est encore assez dur et résistant. Elles s'opposent ainsi aux larves des *Scarabaeoidea* et des *Tenebrionidae* que nous examinerons plus loin. La morphologie de ces larves est représentée sur les figures 59 à 62. Toute une série de caractères communs les rapprochent alors que les imagos sont très différents. Nous allons étudier la morphologie de ces trois fa-

---

Fig. 59. — Morphologie larvaire de *Chrysobothris affinis.* A : larve adulte en vue dorsale; B : antenne droite, face dorsale; C : *idem,* face ventrale; D : épipharynx; E : complexe maxillo labial. 1, 2 et 3 : segments thoraciques; dans le cercle détail de l'ornementation de la plaque prothoracique dorsale; *pl :* palpe labial; *m :* mentum; *sm :* submentum; *h :* hypostome; *c :* cardo; *s :* stipes; *pg :* palpigère; *pm :* palpe maxillaire; *ma :* mala; *os :* organe sensoriel de l'hypopharynx vu par transparence. En tirets sur la figure A les limites de la tête enchâssée dans le prothorax.


B
C
0,2 mm
D
1
2
3
A
5 mm
ma
pm
os
pg
s
m
pl
sm
c
E
h

milles sur trois exemples : *Leptura aurulenta, Chrysobothris affinis* et *Melasis buprestoides.*

a) Le tégument est toujours mou et blanc ou jaunâtre. Il n'y a que de rares régions du corps avec le tégument pigmenté et assez fortement sclérotinisé. Ce sont : la tête chez les larves des trois familles (avec cependant une très faible sclérotinisation chez les *Buprestidae*); le prothorax des *Buprestidae* où il y a une plaque ventrale; en outre, sur la face dorsale du métathorax il existe une toute petite zone sclérotinisée; chez *Melasis buprestoides* il existe sur le prothorax deux zones sclérotinisées symétriquement disposées et s'étendant sur la face dorsale et sur la face ventrale; enfin chez les *Cerambycidae* il y a une faible trace de sclérotinisation du tégument du prothorax sur la face dorsale.

b) La plus grande largeur du corps se trouve toujours dans la région antérieure du corps au niveau du prothorax.

c) Les pattes sont soit disparues, soit très réduites. Chez les *Buprestidae* et les *Melasidae* elles sont disparues et il en est de même chez beaucoup de *Cerambycidae*. On trouve des pattes rudimentaires dans quelques genres comme *Rhagium, Prionus, Leptura*. Chez *Leptura aurulenta* la patte comprend une coxa très courte et très large qui vient en contact avec sa symétrique; les deux coxas de chaque paire forment ainsi une sorte de bourrelet transverse. On trouve ensuite un trochanter court, un fémur et un tibio-tarse terminé par une griffe ou unguiculus bien développée.

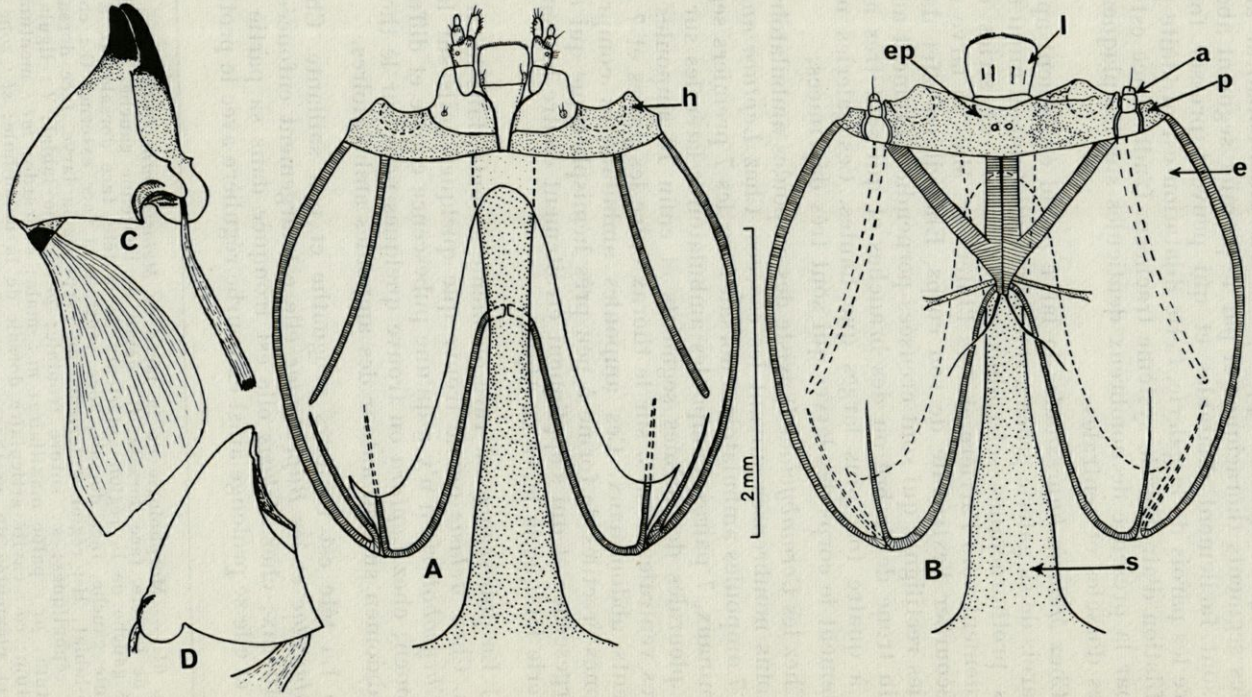
d) Les urogomphes sont absents (ou bien très réduits chez quelques *Cerambycidae* comme *Rhagium*) et ils ne jouent aucun rôle dans la locomotion contrairement à ce qui se passe chez d'autres larves xylophages comme *Pyrochroa* ou *Helops*.

e) Le déplacement se fait grâce à l'existence de zones ambulatoires qui suppléent à l'absence des pattes. Celles-ci, quand elles existent, ne permettent pas à la larve d'avancer. Si l'on place une larve de *Cerambycidae*, de *Buprestidae* ou de *Melasidae* sur une surface lisse elle ne fait que des mouvements désordonnés. Le contact avec les parois de sa galerie lui est nécessaire pour avancer.

Le mode de déplacement des larves de *Buprestidae* a été décrit par Pussard (1935). L'arrière corps est le plus souvent arqué ou même complétement replié. La fixité nécessaire au forage du bois

---

Fig. 60. — Morphologie larvaire de *Chrysobothris affinis*. A : capsule céphalique face ventrale; B : capsule céphalique face dorsale (mandibules enlevées). C et D : mandibule droite face dorsale et face ventrale. *h :* hypostome; *e :* épistome; *l :* labre; *a :* antenne; *p :* pleurostome; *ep :* épicrâne; *s :* stomodeum. En tirets sur l'épistome et sur l'hypostome, emplacements, vus par transparence, des zones d'articulation des mandibules.


ep
l
a
p
e
s
B
2mm
h
A
C
D

est donnée par le point d'appui postérieur ainsi constitué ainsi que par les segments thoraciques et par le premier segment abdominal qui sont facilement dilatables et qui peuvent presser fortement contre les parois de la galerie. Cette dilatation est produite par une insufflation d'air dans le système trachéen. L'adhérence est renforcée par la présence de nombreux denticules sur les plaques thoraciques dorsales et ventrales.

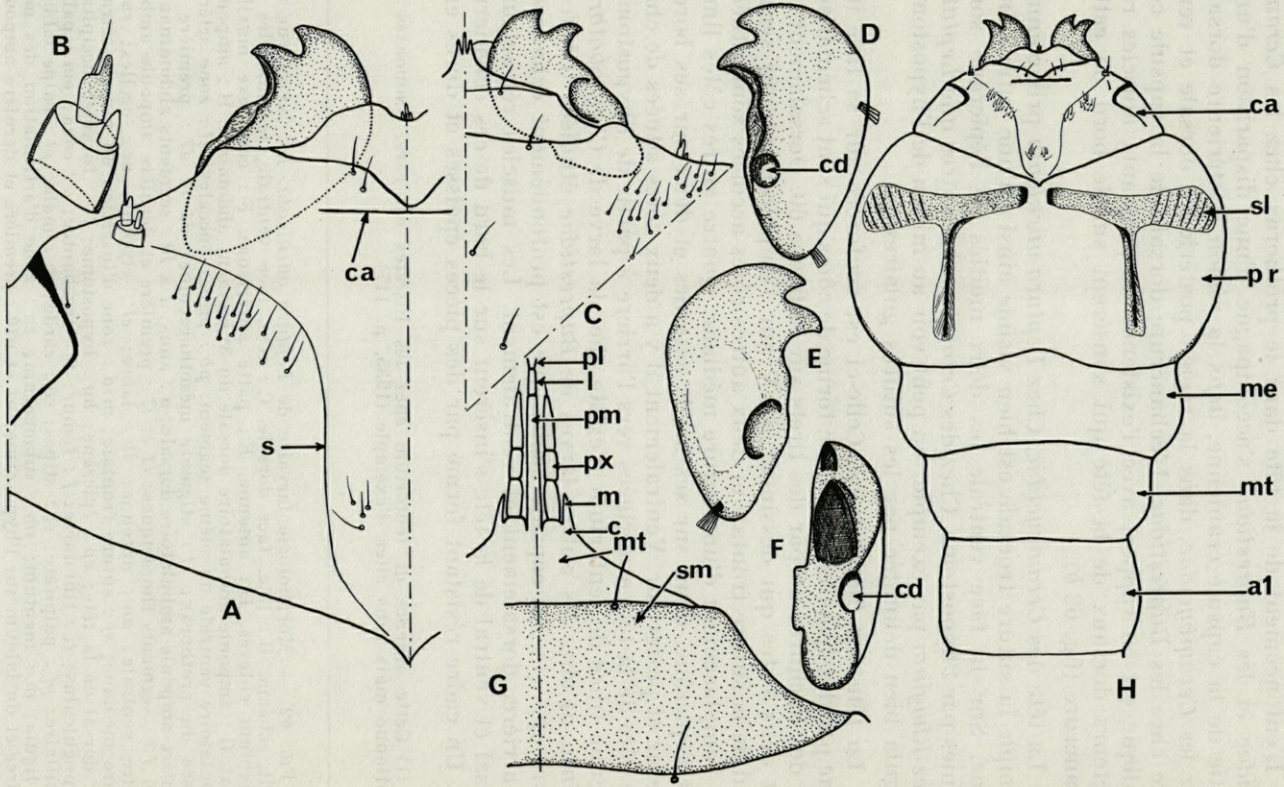
Chez *Melasis buprestoides* la larve prend également appui sur les parois de sa galerie grâce à son thorax dilatable et muni de deux zones prothoraciques sclérotinisées et garnies de stries dirigées obliquement vers l'arrière et vers l'intérieur. Mais la larve ne peut ici recourber l'extrémité de son corps. Elle vit en effet dans des galeries rectilignes qui sont creusées perpendiculairement au grand axe du tronc de l'arbre ou des branches et qui sont très aplaties, trois à quatre fois plus larges que hautes. Ces galeries moulent étroitement le corps des larves qui sont très déprimées.

Chez les *Cerambycidae* il existe des ampoules ambulatoires plus ou moins nombreuses suivant les espèces. Chez *Leptura aurulenta* il y a 7 ampoules ambulatoires dorsales sur les 7 premiers segments abdominaux, 7 paires d'ampoules ambulatoires latérales sur les régions pleurales des mêmes segments et enfin 10 ampoules ambulatoires ventrales, dont 3 sur le thorax entre les pattes et 7 sur les segments abdominaux. Ces ampoules ambulatoires comprennent des zones érectiles de forme à peu près hémisphérique qui entrent en turgescence et qui s'appliquent étroitement contre les parois de la galerie lorsque la larve se déplace.

e) La pubescence est rare ou même absente dans les trois familles. Chez *Melasis* on ne trouve que quelques poils sur la tête; chez *Chrysobothris* il n'y a qu'une pubescence courte et diffuse sur l'abdomen; chez *Leptura* on trouve quelques poils sur le thorax et sur l'abdomen surtout autour des ampoules ambulatoires.

f) La tête est toujours prognathe et peu saillante. Chez les *Cerambycidae* et les *Buprestidae* elle est largement enfoncée dans le prothorax; chez *Melasis* elle est tronquée dans sa partie postérieure et elle se prolonge ainsi en courbe régulière avec le prothorax.

Fig. 61. — Morphologie de la larve de *Melasis buprestoides*. A : moitié gauche de la tête, face dorsale; B : détail de l'antenne gauche, face dorsale; C : côté gauche de la région antérieure de la tête, face dorsale; D, E et F : mandibule gauche, face dorsale, face ventrale et face externe; G : complexe maxillo-labial; H : région antérieure du corps de la larve, face dorsale. *ca :* carènes céphaliques; *s :* suture frontale; *pl :* palpe labial; *l :* ligula; *pm :* prémentum; *px :* palpe maxillaire; *m :* mala; *c :* cardo; *mt :* mentum; *sm :* submentum; *cd :* cavité articulaire dorsale de la mandibule; *sl :* zone sclérotinisée et pigmentée du prothorax; *pr :* prothorax; *me :* mésotohrax; *mt :* métathorax : *a1 :* premier segment abdominal.


A
B
C
D
E
F
G
H
ca
s
pl
l
pm
px
m
c
mt
sm
cd
cd
ca
sl
pr
me
mt
a1

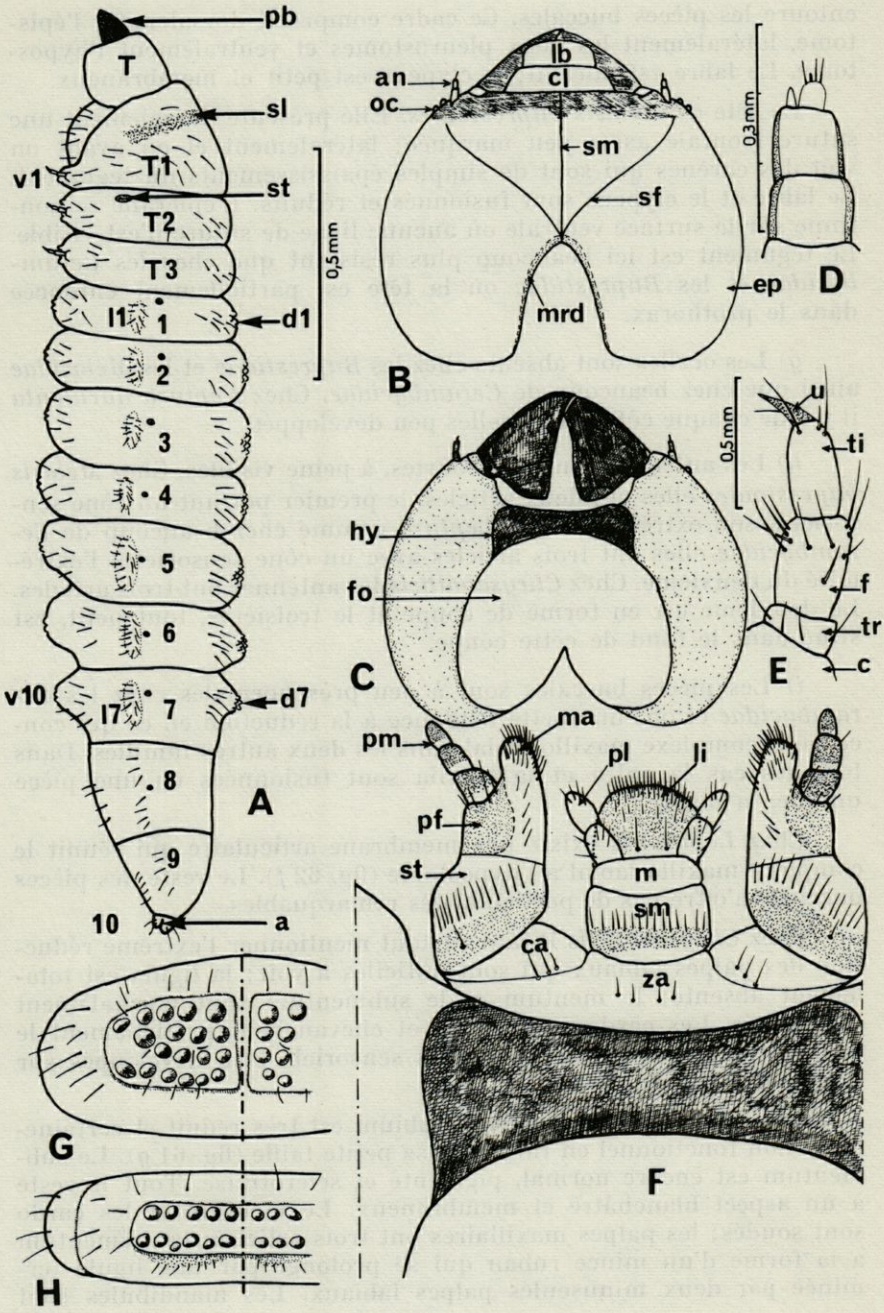
L'enfoncement de la tête dans le prothorax chez les *Cerambycidae* et les *Buprestidae* s'accompagne d'une disparition d'une partie de la capsule cranienne, dans la région postérieure dorsale chez les *Cerambycidae,* dans la région postérieure dorsale et ventrale chez les *Buprestidae.* L'échancrure dorsale de la capsule céphalique est en rapport avec l'existence de puissants muscles rétracteurs dorsaux de la tête qui s'insèrent sur le bord de cette échancrure (fig. 62 *b*).

La tête des *Cerambycidae.* Chez *Leptura aurulenta* pris comme exemple la suture frontale est bien visible ainsi qu'une suture médiane. Sur la face ventrale les deux moitiés de l'épicrâne sont réunies par l'hypostome. Chez des *Cerambycidae* autres que *Leptura* (chez *Rhagium* par exemple) on peut voir au milieu de l'hypostome la gula bien délimitée par les sutures gulaires.

La tête des *Buprestidae.* Celle-ci est renforcée sur sa face interne par des épaississements en forme de côtes qui sont schématisés par des hachures ou par des tirets sur la figure 60. Dorsalement on voit deux côtes qui dessinent un V sur l'emplacement qui serait celui de la suture frontale et deux autres côtes accolées sont situées sur l'emplacement d'une suture médiane. Quatre autres côtes limitent l'épicrâne, deux sur ses bords externes et deux sur ses bords interne et postérieur. Ventralement il y a deux côtes situées de chaque côté de la tête et dirigées vers l'arriere à partir de l'hypostome. Aucune trace de tentorium n'existe chez la larve de *Chrysobothris affinis,* ni chez les autres larves de *Buprestidae* étudiées (*Chalcophora sp.*) (1). La capsule céphalique est profondément échancrée en arrière, dorsalement et ventralement. Les muscles rétracteurs dorsal et ventral de la tête s'insèrent sur le bord de ces échancrures. Un cadre résistant formé par des pièces épaisses et dures en-

(1) Cette absence de tentorium chez les Insectes est rare. SNODGRASS la mentionne mais sans citer d'exemple (1935, p. 117).

FIG. 62. — Morphologie larvaire de *Leptura aurulenta.* A : larve, vue de profil, schéma. B : tête, face dorsale. C : tête, face ventrale, les maxilles et le labium enlevés. D : antenne. E : patte antérieure. F : complexe maxillo labial. G : ampoule ambulatoire dorsale du 3e segment abdominal. H : ampoule ambulatoire ventrale du même segment. *pb :* pièces buccales; *sl :* zone sclérotinisée du prothorax; *st :* stigmate mésothoracique; *d1* et *d7 :* première et dernière ampoule ambulatoire dorsale; *a :* anus; *1* à *10 :* segments abdominaux; *T1 à T3 :* segments thoraciques; *l1* et *l7 :* première et dernière ampoule ambulatoire ventrale; *an :* antenne; *lb :* labre; *cl :* clypeus; *oc :* ocelles; *sm :* suture médiane; *sf :* suture frontale; *mrd :* zone d'insertion du muscle rétracteur dorsal de la tête; *ep :* épicrâne; *hy :* hypostome; *fo :* foramen occipital; *u :* unguiculus; *ti :* tibiotarse; *f :* fémur; *tr :* trochanter; *c :* coxa; *pm :* palpe maxillaire; *pf :* palpifère; *st :* stipes; *ca :* cardo; *m :* mala; *pl :* palpe labial; *li :* ligula; *m :* mentum; *sm :* submentum; *za :* zone d'articulation des mâchoires et du labium sur l'hyposotme; *v1* et *v10 :* première et dernière ampoule ambulatoire ventrale.


pb
T
sl
T1
v1
st
T2
T3
0,5mm
l1
1
d1
2
3
4
5
6
v10
l7
7
d7
8
A
9
10
a
G
H
lb
an
cl
oc
sm
sf
ep
mrd
B
0,3mm
D
0,5mm
u
ti
hy
f
fo
tr
c
C
E
ma
pm
pl
li
pf
st
m
sm
ca
za
F

entoure les pièces buccales. Ce cadre comprend dorsalement l'épistome, latéralement les deux pleurostomes et ventralement l'hypostome. Le labre est normal; le clypeus est petit et membraneux.

La tête de *Melasis buprestoides*. Elle présente dorsalement une suture frontale assez peu marquée; latéralement et en avant on voit des carènes qui sont de simples épaississements du tégument. Le labre et le clypeus sont fusionnés et réduits. L'épicrâne se continue sur la surface ventrale où aucune ligne de suture n'est visible. Le tégument est ici beaucoup plus résistant que chez les *Cerambycidae* et les *Buprestidae* où la tête est partiellement enfoncée dans le prothorax.

g) Les ocelles sont absents chez les *Buprestidae* et les *Melasidae* ainsi que chez beaucoup de *Cerambycidae*. Chez *Leptura aurulenta* il y a de chaque côté deux ocelles peu développés.

h) Les antennes sont très courtes, à peine visibles. Chez *Melasis buprestoides* elles ont deux articles, le premier portant un cône sensoriel à son extrémité. Chez *Leptura* comme chez beaucoup de *Cerambycidae* elles ont trois articles avec un cône sensoriel à l'extrémité du deuxième. Chez *Chrysobothris* les antennes ont trois articles. Le deuxième est en forme de coupe et le troisième, tout petit, est situé dans le fond de cette coupe.

i) Les pièces buccales sont à peu près normales chez les *Cerambycidae* et ont une nette tendance à la réduction en ce qui concerne le complexe maxillo labial dans les deux autres familles. Dans tous les cas la galéa et la lacinia sont fusionnées en une pièce unique, la mala.

Chez *Leptura* il existe une membrane articulaire qui réunit le complexe maxillo labial à l'hypostome (fig. 62 *f*). Le reste des pièces buccales n'offre pas de particularités remarquables.

Chez *Chrysobothris* il faut surtout mentionner l'extrême réduction des palpes labiaux qui sont difficiles à voir; la ligula est totalement absente; le mentum et le submentum sont normalement développés. Les cardo sont larges et chevauchent partiellement le submentum. Il existe deux organes sensoriels bien développés sur l'hypopharynx (fig. 59 *e*).

Chez *Melasis buprestoides* le labium est très reduit et certainement non fonctionnel en raison de sa petite taille (fig. 61 *g*). Le submentum est encore normal, pigmenté et sclérotinisé. Tout le reste à un aspect blanchâtre et membraneux. Le mentum et les cardo sont soudés; les palpes maxillaires ont trois articles; le prémentum a la forme d'un mince ruban qui se prolonge par une ligula terminée par deux minuscules palpes labiaux. Les mandibules sont

recourbées vers l'extérieur et c'est la face externe qui porte la partie broyeuse, la face interne étant lisse et convexe (fig. 61 *d, e* et *f*). Il est difficile d'imaginer comment fonctionnent ces mandibules en l'absence d'observations sur le vivant. Elles agissent peut-être en raclant le bois par leur face externe, ce qui expliquerait la forme large et plate des galeries.

En terminant nous remarquerons la convergence remarquable de forme entre les larves des trois familles étudiées ci-dessus et les larves d'Insectes xylophages qui appartiennent à d'autres ordres. Nous avons trouvé dans le bois mort des pins et des hêtres les larves de *Laphria* (Diptères *Asilidae*) qui ont le même faciès que celles des *Cerambycidae* et avec lesquelles on peut les confondre au premier abord : absence de pattes, tête réduite, thorax large, ampoules ambulatoires dorsales, latérales et ventrales sur le thorax et l'abdomen. Les pièces buccales très différentes permettent de reconnaître ces larves de *Laphria*.

3) *Les larves de Scarabaeoidea.*

La superfamille des *Scarabaeoidea* est très homogène en ce qui concerne la morphologie des larves (ou vers blancs) et des imagos. Au point de vue écologique il existe trois groupes chez les larves : les coprophages, les radicicoles qui se nourrissent de racines vivantes de végétaux herbacés ou de végétaux en décomposition et les xylophages. La morphologie et la biologie des espèces radicicoles ont fait l'objet de nombreuses études en raison de leur importance économique. Les espèces xylophages sont moins connues.

Nous avons étudié la morphologie comparée des espèces suivantes :

Scarabaeidae	*Melolonthinae*	*Melolontha melolontha* (L.) *Amphimallon sp.*	radicicoles
	Dynastinae	*Pentodon punctatus* (Villers) *Oryctes nasicornis* (L.)	végétaux herbacés en décomposition; terreau des cavités d'arbres
	Cetoninae	*Cetonia aurata* (L). *Potosia cuprea* (F.) *Osmoderma eremita* (Scop.)	terreau des cavités d'arbres; bois très décomposé
Lucanidae		*Dorcus parallelipipedus* (L.) *Aesalus scarabaeoides* (Panz.)	bois plus ou moins décomposé

Chez les *Lucanidae* constamment xylophages, à côté de caractères propres au groupe et non adaptatifs (comme par exemple la présence d'organes stridulatoires sur les coxas des pattes intermédiaires et sur les trochanters des pattes postérieures, et l'anus en

forme de fente transversale ou en Y) les caractères adaptatifs sont particulièrement nets; chez des espèces telles que certains *Cetoninae* qui vivent soit dans le terreau des arbres creux soit dans le bois très décomposé, soit dans les amas de végétaux herbacés en décomposition, nous trouvons des formes intermédiaires au point de vue morphologique (fig. 63, 64 et 65).

1) Il y a une tendance au raccourcissement du corps chez les espèces xylophages, surtout par réduction de la longueur des deux derniers segments abdominaux. Le rapport de la longueur à la largeur du corps varie ainsi de 7,1 chez *Melolontha* à 4,3 chez *Aesalus* (1).

2) Chez les larves radicicoles il existe de nombreux replis du tégument sur les segments thoraciques et sur les segments abdominaux I à VII ce qui fait que le nombre de segments paraît à première vue beaucoup plus élevé qu'il n'est en réalité. Chez les *Cetoninae* ces replis existent mais ils sont plus discrets. Chez les *Lucanidae* ils n'existent plus que sur le thorax et sur les deux premiers segments abdominaux, où ils sont peu marqués.

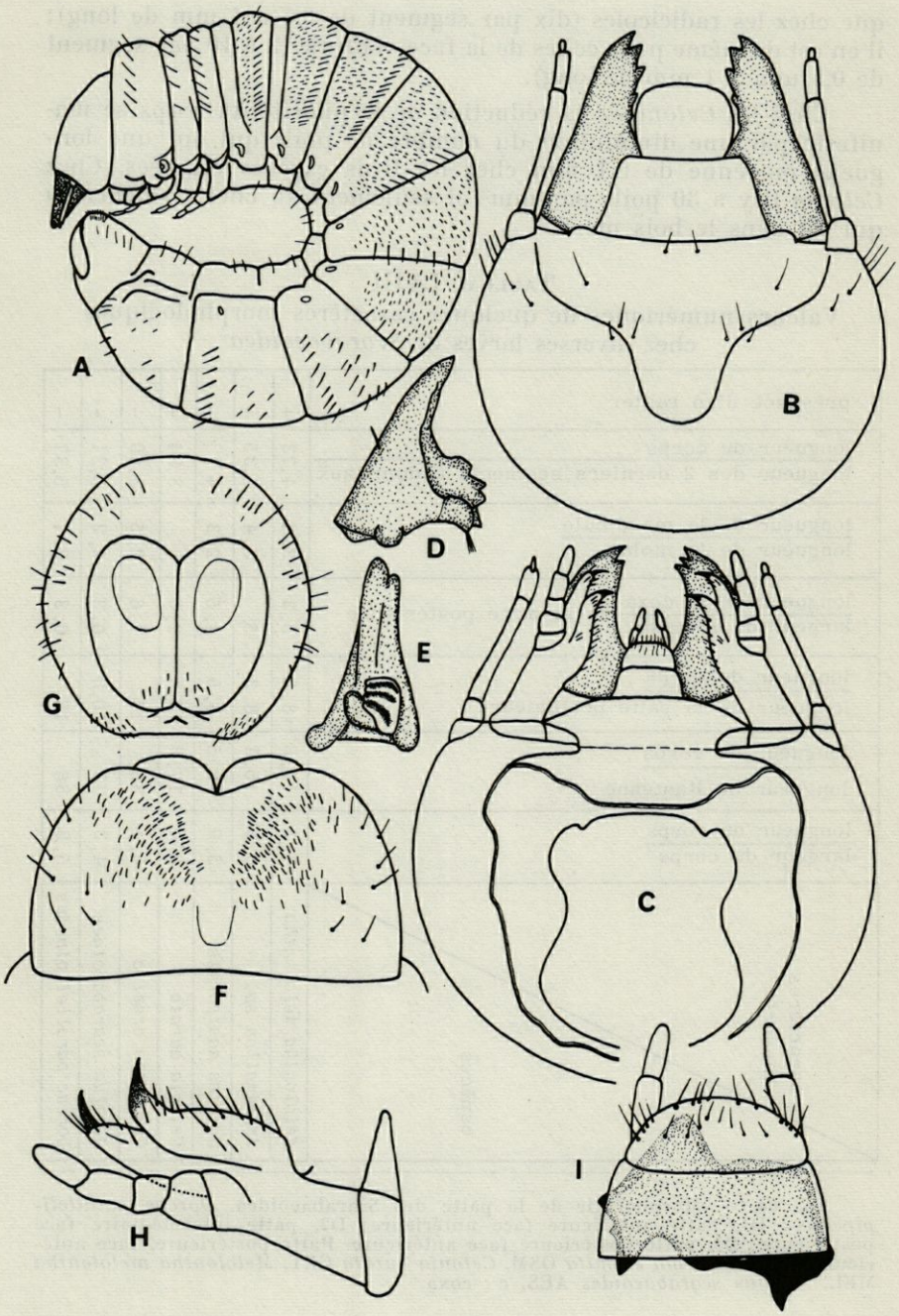
3) Le revêtement de poils et de sensilles sur les différentes régions du corps varie beaucoup lorsqu'on passe des espèces radicicoles aux espèces xylophages.

a) Chez des radicicoles comme *Melolontha, Amphimallon* et *Pentodon,* il existe sur la face dorsale des segments thoraciques et des segments abdominaux I à VII une pilosité abondante qui comprend deux séries d'éléments : d'une part des poils courts et nombreux (en moyenne 28 poils au mm² leur longueur étant de 0,2 mm); d'autre part une rangée de poils plus longs en arrière de chaque tergite abdominal). Sur la face ventrale il existe une trentaine de poils de 2 mm de long sur chaque segment.

Chez les xylophages comme *Dorcus* la pilosité est analogue mais moins développée. Chez *Dorcus* on trouve sur les tergites abdominaux en moyenne 70 poils d'une longueur de 0,04 mm au mm²; les soies de la face dorsale sont moins longues et moins nombreuses

(1) Des valeurs numériques pour les divers caractères étudiés sont données dans le tableau LVIII.

Fig. 63. — Morphologie larvaire de *Dorcus parallelipipedus*. A : habitus; B : tête, face dorsale; C : tête, face ventrale; D et E : mandibule gauche face ventrale et face dorsale; F : dernier sternite abdominal; G : extrémité abdominale, vue postérieure; H : maxille; I : labium et sclérite hypopharyngien vu par transparence.


A
B
C
D
E
F
G
H
I

que chez les radicicoles (dix par segment de 0,5 à 1 mm de long); il en est de même pour celles de la face ventrale (2 à 10 par segment de 0,5 mm à 1 mm de long).

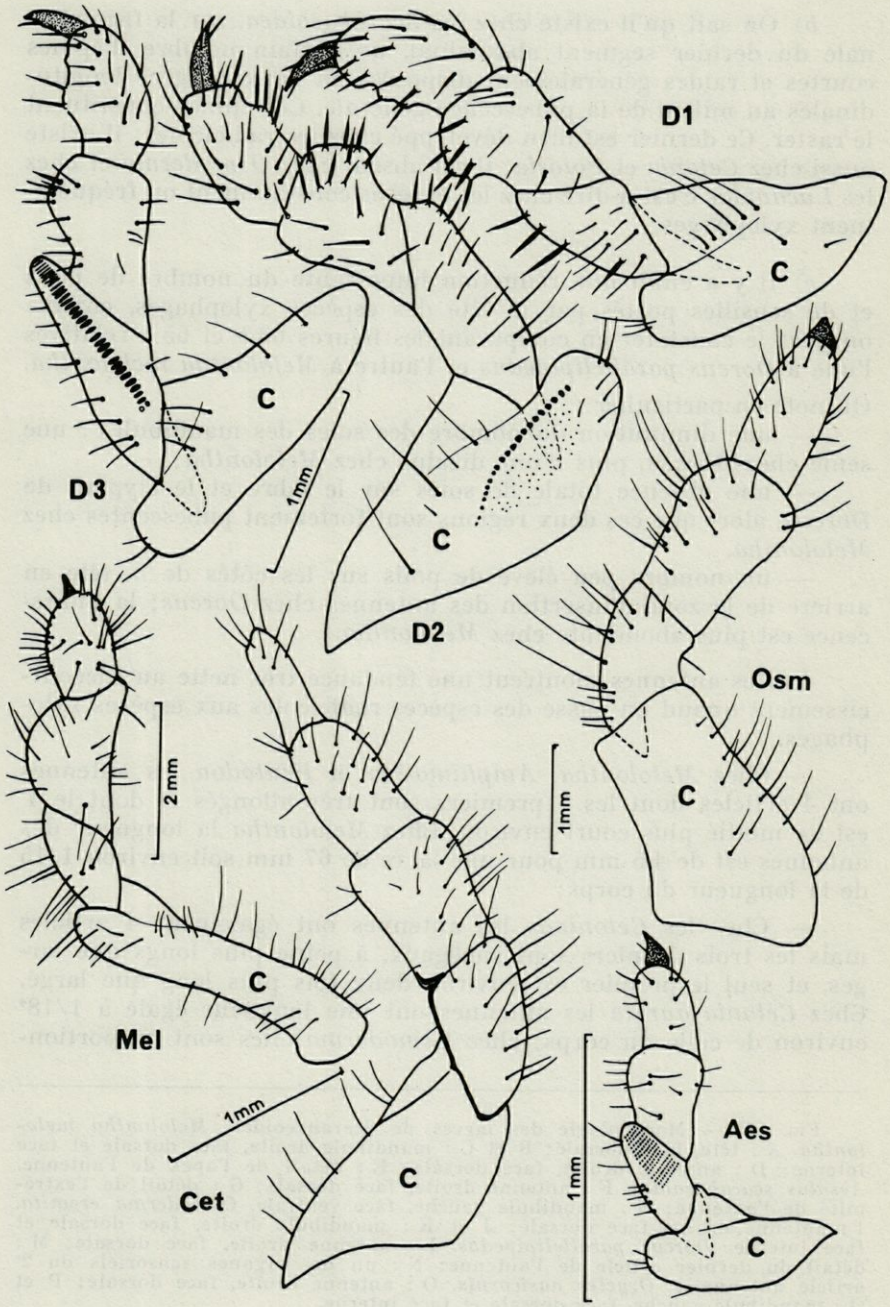
Chez les *Cetoninae* la réduction de la pilosité du corps se manifeste par une diminution du nombre de poils qui ont une longueur moyenne de 0,1 mm chez les trois espèces étudiées. Chez *Cetonia* il y a 30 poils par mm² et seulement 15 chez *Osmoderma* qui vit dans le bois mort.

TABLEAU LVIII

Valeurs numériques de quelques caractères morphologiques chez diverses larves de *Scarabaeoidea*

caractères mesurés / espèces	*Melolontha melolontha*	*Amphimallon sp.*	*Oryctes nasicornis*	*Cetonia aurata*	*Osmoderma eremita*	*Aesalus scarabaeoides*	*Dorcus parallelipipedus*
présence d'un raster	+	+	-	+	-	-	-
longueur du corps / longueur des 2 derniers segments abdominaux	4,73	4,35	4	3,84	3,60	5,21	5,37
longueur de la mandibule / longueur de la mola	3,6	3,4	2,3		2,5	2,2	2,1
longueur de la coxa / largeur de la coxa de la patte postérieure	5,3	5	4,5	2,3	1,6	0,3	0,3
longueur du corps / longueur de la patte postérieure	8,5	8,3	6,5	12,5	15	10,8	16
longueur du corps / longueur de l'antenne	14,8	15,1	20,5	17,8	36	17	36
longueur du corps / largeur du corps	7,1	8,2	5,9	6,4	6,4	4,3	5,8

FIG. 64. — Morphologie de la patte des Scarabaeoidea. *Dorcus parallelipipedus :* D1, patte antérieure face antérieure; D2, patte intermédiaire face postérieure; D3, patte postérieure face antérieure. Patte postérieure, face antérieure de *Osmoderma eremita* OSM, *Cetonia aurata* CET, *Melolontha melolontha* MEL, *Aesalus scarabaeoides* AES. *c :* coxa.


D1
C
C
D3
1mm
C
D2
Osm
2 mm
1mm
C
C
Mel
1mm
C
Cet
Aes
1mm
C

b) On sait qu'il existe chez les *Scarabaeoidea,* sur la face sternale du dernier segment abdominal, un certain nombre d'épines courtes et raides généralement disposées en deux rangées longitudinales au milieu de la pubescence générale. Ces épines constituent le raster. Ce dernier est bien développé chez les radicicoles; il existe aussi chez *Cetonia* et *Potosia;* il est absent chez *Osmoderma* et chez les *Lucanidae* c'est-à-dire chez les espèces constamment ou fréquemment xylophages.

c) Il y a enfin une réduction importante du nombre de poils et de sensilles portés par la tête des espèces xylophages, comme on peut le constater en comparant les figures 63 *b* et 65 *a* relatives l'une à *Dorcus parallelipipedus* et l'autre à *Melolontha melolontha.*

On note en particulier :

— une diminution du nombre des soies des mandibules : une seule chez *Dorcus,* plus d'une dizaine chez *Melolontha*;

— une absence totale de soies sur le labre et le clypeus de *Dorcus,* alors que ces deux régions sont fortement pubescentes chez *Melolontha.*

— un nombre peu élevé de poils sur les côtés de la tête en arrière de la zone d'insertion des antennes chez *Dorcus*; la pubescence est plus abondante chez *Melolontha.*

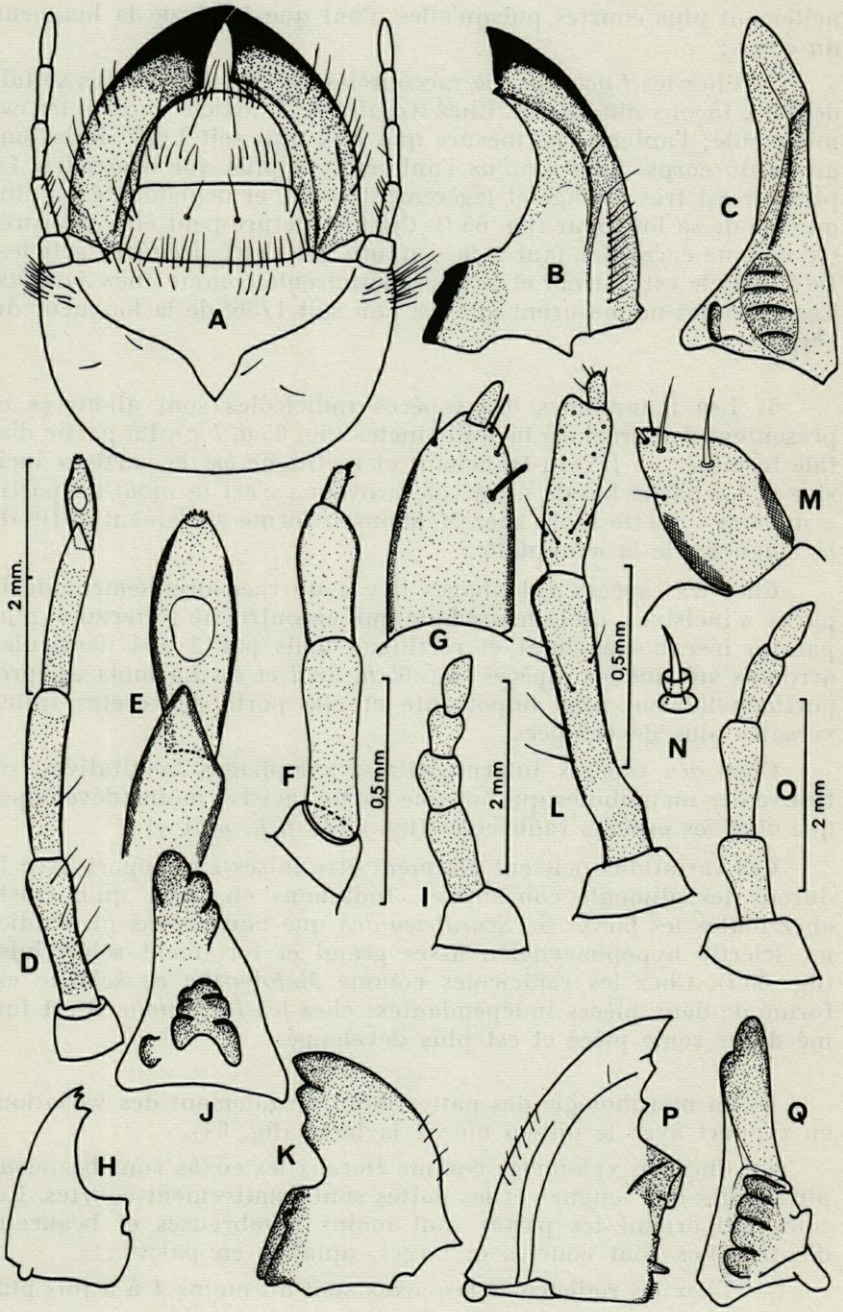
4) Les antennes montrent une tendance très nette au raccourcissement quand on passe des espèces radicicoles aux espèces xylophages.

— Chez *Melolontha, Amphimallon* et *Pentodon* les antennes ont 4 articles dont les 3 premiers sont très allongés et dont le 4e est de moitié plus court environ. Chez *Melolontha* la longueur des antennes est de 4,5 mm pour une larve de 67 mm soit environ 1/15 de la longueur du corps;

— Chez les *Cetoninae* les antennes ont également 4 articles mais les trois derniers sont subégaux, à peine plus longs que larges, et seul le premier est environ deux fois plus long que large. Chez *Cetonia aurata* les antennes ont une longueur égale à 1/18e environ de celle du corps; chez *Osmoderma* elles sont proportion-

---

Fig. 65. — Morphologie des larves de Scarabaeoidea. *Melolontha melolontha.* A : tête, face dorsale; B et C : mandibule droite, face dorsale et face interne; D : antenne droite, face dorsale; E : détail de l'apex de l'antenne. *Aesalus scarabaeoides.* F : antenne droite, face dorsale; G : détail de l'extrémité de l'antenne; H : mandibule gauche, face ventrale. *Osmoderma eremita.* I : antenne droite, face dorsale; J et K : mandibule droite, face dorsale et face interne. *Dorcus parallelipipedus.* L : antenne droite, face dorsale; M : détail du dernier article de l'antenne; N : un des organes sensoriels du 2e article antennaire. *Oryctes nasicornis.* O : antenne droite, face dorsale; P et Q : mandibule gauche, face dorsale et face interne.


A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O
P
Q
2 mm.
0,5 mm
2 mm
0,5mm
2 mm

nellement plus courtes puisqu'elles n'ont que 1/36e de la longueur du corps;

— Chez les *Lucanidae* le raccourcissement des antennes se fait de deux façons différentes. Chez *Aesalus* le 4 article antennaire est minuscule; l'antenne ne mesure que 0,84 mm soit 1/17e de la longueur du corps. Chez *Dorcus* l'antenne n'a plus que 3 articles. Le premier est très allongé et légèrement coudé et dépigmenté au cinquième de sa longueur (fig. 65 *l*). Cette structure peut être interprétée comme correspondant à la soudure des deux premiers articles. Le 2e article est normal et le 3e est minuscule comme chez *Aesalus*. Les antennes ne mesurent que 1,2 mm soit 1/36e de la longueur du corps.

5) Les mandibules des espèces radicicoles sont allongées et présentent deux régions bien distinctes (fig. 65 *a*, *b c*). La partie distale terminée en biseau tranchant et rectiligne est la partie « incisive ». La partie basale a un rôle broyeur : c'est la *mola* ou partie « molaire ». Cette mola chez *Melolontha* forme seulement 3/10e de la longueur de la mandibule.

Chez les espèces xylophages il y a un raccourcissement de la partie « incisive » de la mandibule qui, en outre, ne se termine plus par un biseau tranchant et rectiligne mais par 2 à 4 denticules arrondis suivant les espèces (fig. 65 *h*, 63 *d* et *e*). La mola est proportionnellement plus importante et elle porte des crêtes transversales plus développées.

Chez des espèces intermédiaires, xylophages facultatives, on trouve des mandibules qui ont une partie incisive moins développée que chez les espèces radicicoles (fig. 65 *h*, *j*, *k*, *p* et *q*).

Ces variations peuvent aisément être mises en rapport avec la dureté des aliments consommés. Indiquons en outre qu'il existe chez toutes les larves de *Scarabaeoidea* que nous avons pu étudier un sclérite hypopharyngien assez grand et fortement sclérotinisé (fig. 63 *i*). Chez les radicicoles comme *Melolontha* ce sclérite est formé de deux pièces indépendantes; chez les *Lucanidae* il est formé d'une seule pièce et est plus développé.

6) La morphologie des pattes montre également des variations en rapport avec le milieu où vit la larve (fig. 64).

— Chez un xylophage comme *Dorcus* les coxas sont beaucoup plus larges que longues et les pattes sont relativement courtes. Les soies qui ornent les pattes sont moins nombreuses et beaucoup d'entre elles sont courtes et larges, aplaties en palette;

— Chez les radicicoles les coxas sont au moins 4 à 5 fois plus

longues que larges et les pattes sont de ce fait proportionnellement plus longues et plus fines;

— Chez les *Cetonidae* comme *Cetonia* et *Osmoderma* les coxas ont une forme intermédiaire entre les deux groupes ci-dessus. On remarque chez *Osmoderma* une réduction importante du tarse qui a la forme d'un article court, épais et fortement pigmenté alors que chez *Cetonia* le tarse est à peu près aussi long que le tibia et pubescent comme lui.

4) *Les larves de Tenebrionidae.*

Les espèces de cette famille sont assez variées au point de vue écologique. Beaucoup d'entre elles ont des larves que nous appellerons « terricoles »; elles peuvent s'attaquer soit aux racines vivantes, soit à des débris végétaux plus ou moins décomposés ou bien à des restes animaux. Ces larves sont fouisseuses et on les rencontre souvent dans les sables littoraux ou continentaux. D'autres ont des larves que nous appellerons « xylophages » car elles sont liées au bois mort d'une façon directe ou indirecte. Ce sont soit des espèces saproxylophages, qui se nourrissent aux dépens du bois déjà attaqué par les champignons ou par les Insectes xylophages, soit des espèces prédatrices de xylophages. Enfin une dernière catégorie a des larves mycétophages.

Nous avons étudié les espèces suivantes :

Akis bacarozzo *Blaps gigas* *Elenophorus collaris* *Phaleria bimaculata* *Opatrum sabulosum* *Tentyria interrupta*	larves fouisseuses phytophages ou détritiphages.
Helops coeruleus *Melasia culinaris*	larves saproxylophages.
Hypophloeus unicolor	larves prédatrices de xylophages
Diaperis boleti *Boletophagus reticulatus*	larves mycétophages (1).

Les caractères morphologiques particuliers aux larves xylophages sont moins nombreux chez les *Tenebrionidae* que chez les *Scarabaeoidea.*

a) Les pattes antérieures sont toujours plus développées que les pattes intermédiaires et postérieures chez les espèces terricoles.

(1) La morphologie de ces deux espèces sera examinée au chapitre VIII.

Chez les espèces xylophages les pattes sont semblables aux trois paires.

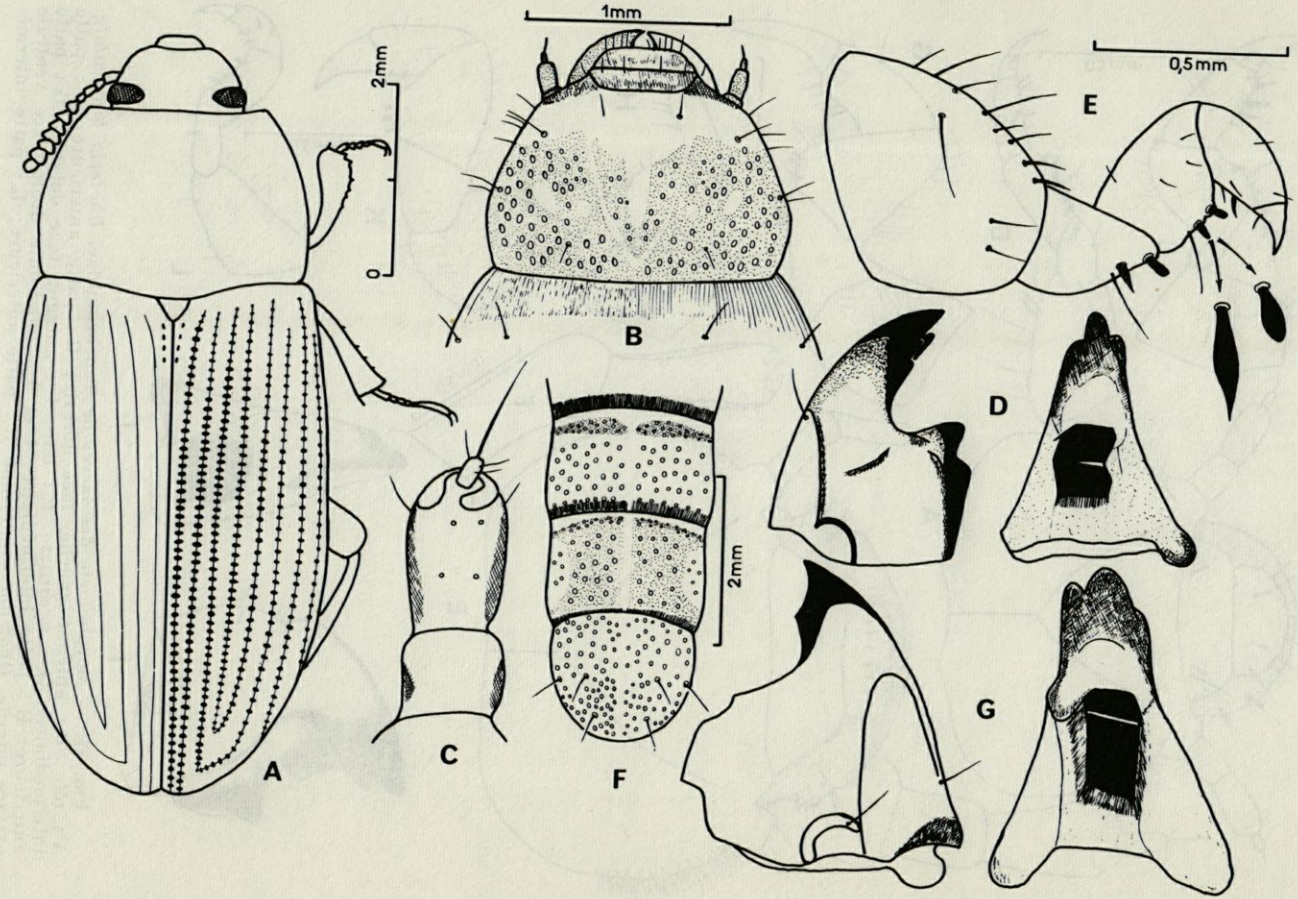
— Les espèces terricoles : Chez *Phaleria bimaculata* dont nous avons récolté les larves dans les sables littoraux de l'étang de Canet près de Banyuls la patte antérieure a une coxa et un trochanter bien plus larges que longs (fig. 67 *c*); le fémur est à peine plus long que large, le tibia et le tarse sont seulement deux fois plus longs que larges. Les pattes intermédiaires (fig. 67 *d*) et postérieure ont tous les segments plus longs que larges et bien moins larges que les segments correspondants de la patte antérieure. Nous observons les mêmes particularités chez la larve de *Opatrum sabulosum* récoltée avec l'espèce précédente (fig. 67 *k*, *l*) et chez celle de *Akis bacarozzo* récoltée aux environs d'Arles, dans le sol. Il existe en outre chez toutes les espèces terricoles que nous avons pu examiner des phanères courtes et larges de type sensilla basiconica (sauf sur le tarse) généralement plus nombreuses à la patte antérieure (1);

— Les espèces xylophages : les trois paires de pattes sont semblables aussi nous n'avons représenté que les pattes antérieures (fig. 66 *e* et 68 *f*). Les sensilla basiconica sont absentes chez *Helops coeruleus* et *Hypophloeus unicolor;* elles sont rares chez *Melasia culinaris* où il y en a deux sur le trochanter et deux sur le tibia. Dans ce dernier genre il y a une différence minime entre les pattes antérieures et intermédiaires. Les premières portent des sensilla basiconica arrondies au bout et les secondes des sensilla basiconica effilées.

b) La pubescence est plus rare chez les espèces xylophages, surtout sur la tête. On remarque sur les figures 67 *a* et *e* qu'il y a chez les espèces terricoles une pubescence abondante sur les côtés de la tête en arrière des antennes; chez les espèces xylophages (fig. 66 *b* et 68 *a*) cette pubescence est réduite à quelques rares poils. En outre le labre, le clypeus et les mandibules des formes

(1) La famille des *Alleculidae,* voisine de celle des *Tenebrionidae,* renferme des espèces saproxylophages souvent abondantes dans le bois mort comme *Prionychus ater* ou *Pseudocistella ceramboides* et aussi des espèces radicicoles dont les larves sont fréquentes dans le sol. Nous n'avons pas eu l'occasion de récolter des larves qui appartiennent à ce deuxième groupe. D'après Oglobin et Znoiko (1950) la larve radicicole de *Podonta daghestana* Reitt. a les pattes antérieures environ deux fois plus puissantes que les pattes intermédiaires et postérieures. Chez toutes les larves saproxylophages que nous avons trouvées les pattes sont semblables aux trois paires. Il y a donc dans cette famille une modification des pattes semblable à celle qui existe chez les *Tenebrionidae.*

Fig. 66. — *Melasia culinaris,* morphologie. A : imago; B : tête de la larve adulte, face dorsale; C : détail de l'antenne de la larve; D : mandibule gauche, face dorsale et face interne; E : patte antérieure, face antérieure. *Helops coeruleus.* G : mandibule droite de la larve, face dorsale et face interne.


1mm
2mm
0
0,5mm
2mm
A
B
C
D
E
F
G

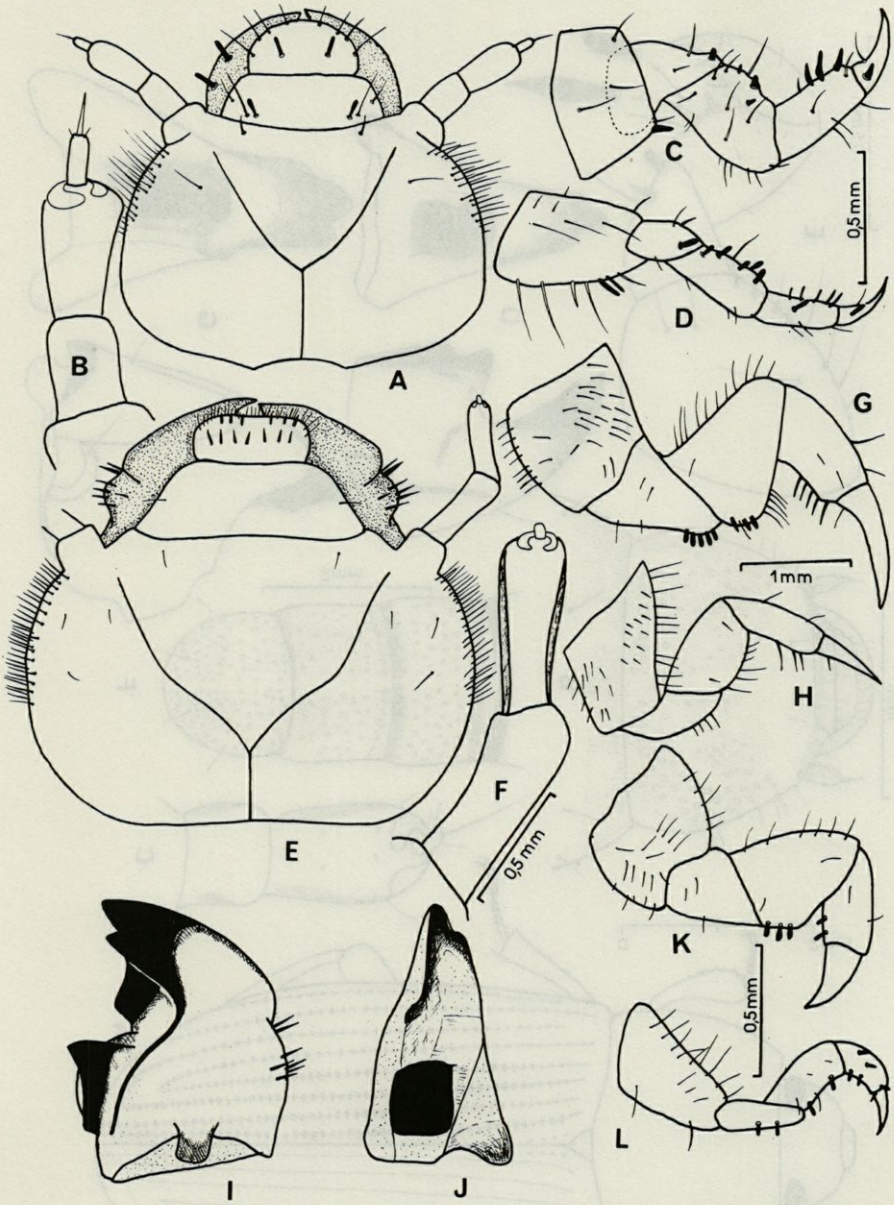


FIG. 67. — Morphologie des larves de Tenebrionidae. *Phaleria bimaculata*. A : tête; B : antenne gauche, face dorsale; C : patte antérieure; D : patte intermédiaire. *Akis bacarozzo*. E : tête; F : antenne face dorsale; G : patte antérieure; H : patte intermédiaire; I et J : mandibule droite face ventrale et face interne. *Opatrum sabulosum*. K : patte antérieure; L : patte intermédiaire.

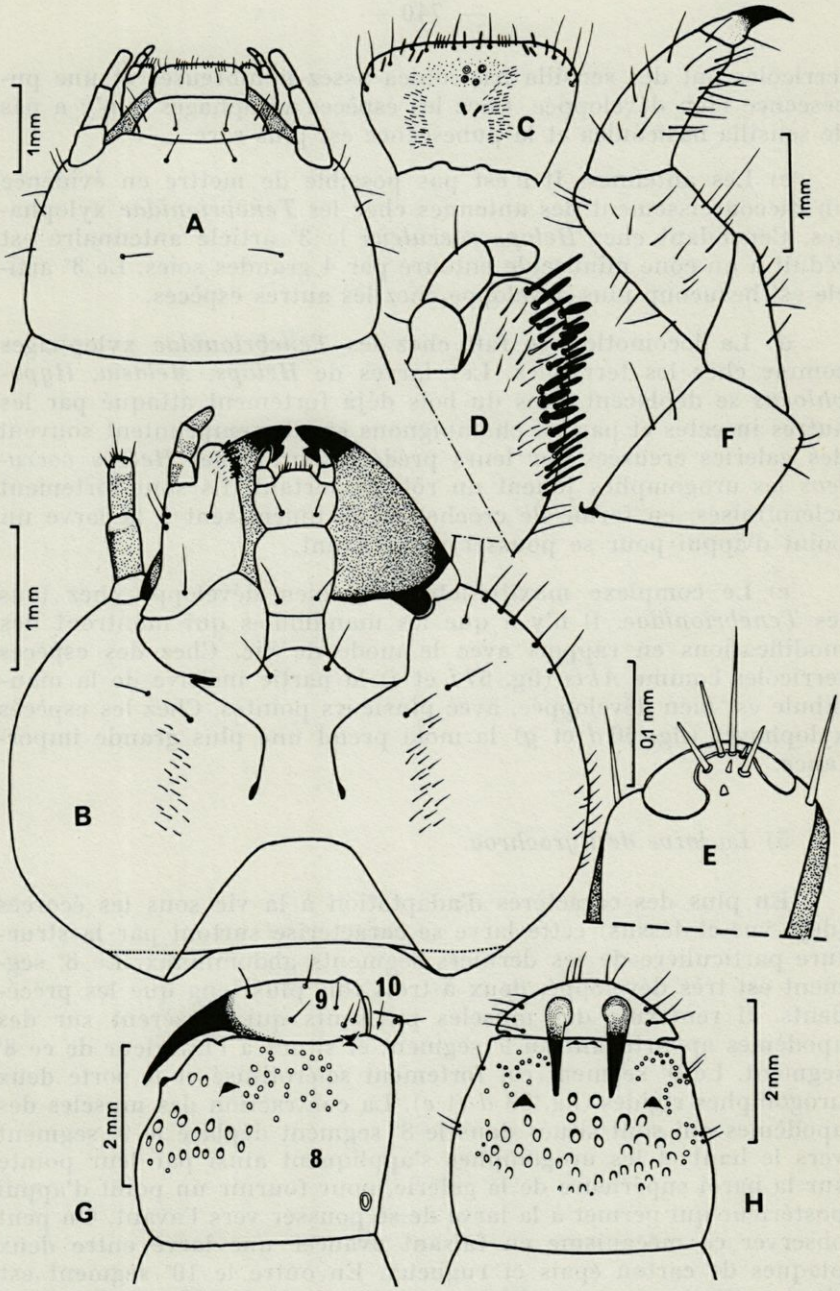


FIG. 68. — Morphologie de la larve de *Helops coeruleus*. A : tête, face dorsale; B : tête, face ventrale, la maxille gauche enlevée; C : épipharynx; D : détail du bord interne de la galéa; E : détail de l'apex de l'antenne; F : patte antérieure; G : extrémité de l'abdomen de profil; H : *idem*, vue dorsale. 8, 9 et 10 : segments abdominaux n° 8, n° 9 et n° 10.

terricoles ont des sensilla basiconica assez nombreuses et une pubescence bien développée. Chez les espèces xylophages il n'y a pas de sensilla basiconica et la pubescence est plus rare.

c) Les antennes. Il n'est pas possible de mettre en évidence un raccourcissement des antennes chez les *Tenebrionidae* xylophages. Cependant chez *Helops coeruleus* le 3ᵉ article antennaire est réduit à un cône minuscule entouré par 4 grandes soies. Le 3ᵉ article est beaucoup plus développé chez les autres espèces.

d) La locomotion se fait chez les *Tenebrionidae* xylophages comme chez les terricoles. Les larves de *Helops, Melasia, Hypophloeus* se déplacent dans du bois déjà fortement attaqué par les autres insectes et par les champignons et elles empruntent souvent des galeries creusées par leurs prédécesseurs. Chez *Helops coeruleus* les urogomphes jouent un rôle important. Ils sont fortement sclérotinisés, en forme de crochet et ils fournissent à la larve un point d'appui pour se pousser vers l'avant.

e) Le complexe maxillo-labial est bien développé chez tous les *Tenebrionidae*. Il n'y a que les mandibules qui montrent des modifications en rapport avec le mode de vie. Chez des espèces terricoles comme *Akis* (fig. 67 *i* et *j*) la partie incisive de la mandibule est bien développée, avec plusieurs pointes. Chez les espèces xylophages (fig. 66 *d* et *g*) la mola prend une plus grande importance.

5) *La larve de Pyrochroa.*

En plus des caractères d'adaptation à la vie sous les écorces (déjà vus ci-dessus) cette larve se caractérise surtout par la structure particulière de ses derniers segments abdominaux. Le 8ᵉ segment est très développé, deux à trois fois plus long que les précédents. Il renferme des muscles puissants qui s'insèrent sur des apodèmes appartenant au 9ᵉ segment et situés à l'intérieur de ce 8ᵉ segment. Le 9ᵉ segment est fortement sclérotinisé et il porte deux urogomphes rigides (fig. 58 *d* et *e*). La contraction des muscles des apodèmes qui sont situés dans le 8ᵉ segment déplace le 9ᵉ segment vers le haut et les urogomphes s'appliquent ainsi par leur pointe sur la paroi supérieure de la galerie, pour fournir un point d'appui postérieur qui permet à la larve de se pousser vers l'avant. On peut observer ce mécanisme en faisant avancer une larve entre deux plaques de carton épais et rugueux. En outre le 10ᵉ segment est situé entièrement en position ventrale; il est limité sur son bord antérieur par une rangée de fines denticulations qui fournissent un second point d'appui ventral.

Chapitre VIII

LES COLÉOPTÈRES MYCÉTOPHAGES

1. — Le développement larvaire.

Le développement larvaire chez la plupart des Coléoptères mycétophages est relativement court, ce qui est évidemment nécessaire pour des insectes qui vivent dans des carpophores dont la disparition est souvent rapide. Les imagos seuls subsistent en hiver et ils se réfugient alors dans le bois mort ou sous les écorces, ou bien dans le sol. Seules quelques espèces qui vivent dans les champignons coriaces et persistants font exception. On trouve ainsi en hiver des larves de *Boletophagus reticulatus* dans les amadouviers et des larves de *Cisiidae* dans divers Polypores.

La durée du développement que nous avons pu déterminer par des élevages et par des observations dans la nature pour quelques espèces très communes de la forêt de Fontainebleau est la suivante :

— *Staphylinidae :*

Bolitobius striatus : 30 à 40 jours avec trois stades larvaires. La nymphose dure 5 jours et elle se fait dans le sol au pied des carpophores.

Atheta crassicornis : 25 jours avec trois stades larvaires. La nymphose dure 4 jours et elle se fait sous les écorces, dans les carpophores ou bien dans le sol.

— *Scaphidiidae :*

Scaphosoma assimile : 34 jours avec trois stades larvaires qui durent respectivement 4 jours, 10 jours et 11 jours. Le stade nymphal dure 9 jours.

— *Mycetophagidae :*

Mycetophagus quadripustulatus : 65 jours avec cinq stades larvaires et un stade nymphal de 5 à 7 jours. La femelle pond une trentaine d'œufs qui éclosent au bout de 1 à 2 jours. Les stades larvaires durent respectivemeent 3 jours, 7 jours, 10 jours, 16 jours et 23 jours. Il y a deux à trois générations annuelles.

— *Erotylidae :*

Triplax rufipes : 60 jours avec cinq stades larvaires. La nymphose dure 4 jours. Il y a trois générations annuelles.

Dacne bipustulata : 70 jours avec cinq stades larvaires. La nymphose se fait en cinq à six jours. Il y a trois générations annuelles comme chez les *Triplax*.

— *Tenebrionidae :*

Boletophagus reticulatus : Il y a trois générations par an à Fontainebleau et sans doute aussi à la Massane. Le développement larvaire se fait en trois mois en moyenne pendant la belle saison avec 5 stades larvaires de 10 jours, 15 jours, 17 jours, 22 jours et 25 jours. La nymphose dure 8 jours. Les imagos qui sont apparus vers le milieu du mois de mars donnent une première génération d'imagos vers le 15 juin et ceux-ci une seconde génération vers le 15 septembre. Ces derniers donnent des larves qui hivernent, se nymphosent vers la fin du mois de février et donnent la génération de l'année suivante au mois de mars. Les imagos de chaque génération vivent environ 4 mois en été et 5 mois en hiver (fig. 69).

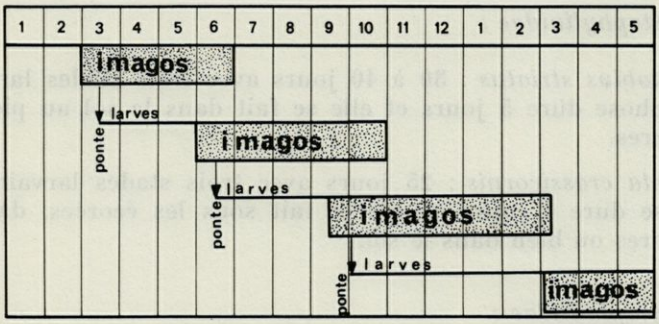


Fig. 69. — Cycle de développement du Tenebrionidae *Boletophagus reticulatus* dans la forêt de Fontainebleau Les chiffres de la rangée du haut indiquent les mois; la flèche verticale correspond à l'époque de la ponte; le trait horizontal indique la durée de la vie larvaire et de la vie nymphale. La vie imaginale est représentée par un rectangle pointillé.

2. — La résistance a la dessication et au jeune.

Nous avons étudié la résistance au jeûne et à la dessication chez les larves de *Dacne bipustulata, Triplax rufipes, Mycetophagus quadripustulatus* et *Boletophagus reticulatus*. Chez *Scaphosoma assimile* nous n'avons que des observations faites lors d'élevages

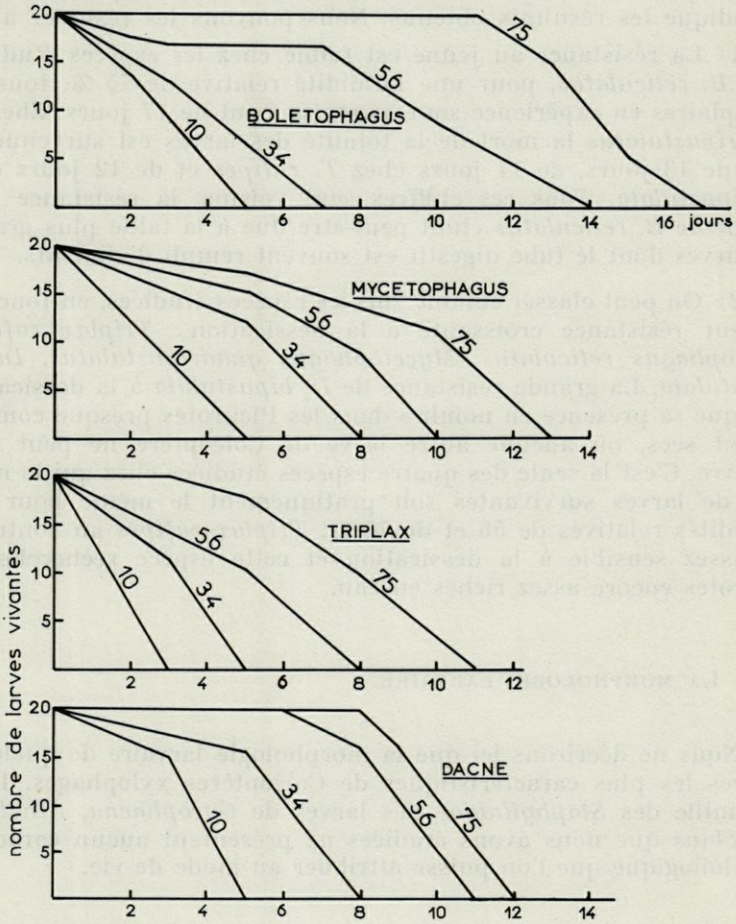


Fig. 70. — Résistance au jeûne et à la dessication chez les larves de quatre espèces de Coléoptères mycétophages : *Boletophagus reticulatus, Mycetophagus quadripustulatus, Triplax rufipes* et *Dacne bipustulata*. Les courbes ont été tracées pour les humidités relatives de 10 %, 34 %, 56 % et 75 %. En abscisses le temps en jours, en ordonnées le nombre de larves survivantes à partir d'un stock initial de 20 larves.

qui nous montrent que ces larves sont très hygrophiles et qu'elles meurent dès que l'humidité relative du milieu descend au-dessous de 60 %.

Pour chaque espèce étudiée des séries de 20 larves au troisième ou au quatrième stade sont placées dans des piluliers et sont soumises à des ambiances dont l'humidité relative est de 10 %, 34 %, 56 % et 75 %, à la température du laboratoire ($t = 20° \pm 3°$). Chaque jour le nombre de larves survivantes est compté. La figure 70 indique les résultats obtenus. Nous pouvons les résumer ainsi.

1) La résistance au jeûne est faible chez les espèces étudiées. Chez *B. reticulatus*, pour une humidité relative de 75 %, tous les exemplaires en expérience sont morts au bout de 17 jours. Chez *M. quadripustulatus* la mort de la totalité des larves est survenue au bout de 13 jours, de 11 jours chez *T. rufipes* et de 12 jours chez *D. bipustulata*. Tous ces chiffres sont voisins, la résistance plus grande de *B. reticulatus* étant peut-être due à la taille plus grande des larves dont le tube digestif est souvent rempli d'aliments.

2) On peut classer comme suit les espèces étudiées, en fonction de leur résistance croissante à la dessication : *Triplax rufipes, Boletophagus reticulatus, Mycetophagus quadripustulatus, Dacne bipustulata*. La grande résistance de *D. bipustulata* à la dessication explique sa présence en nombre dans les Pleurotes presque complètement secs, où aucune autre larve de Coléoptère ne peut plus survivre. C'est la seule des quatre espèces étudiées chez qui le nombres de larves survivantes soit pratiquement le même pour des humidités relatives de 56 et de 75 %. *Triplax rufipes* au contraire est assez sensible à la dessication et cette espèce recherche les pleurotes encore assez riches en eau.

3. — La morphologie larvaire.

Nous ne décrirons ici que la morphologie larvaire de quelques espèces les plus caractéristiques de Coléoptères xylophages. Dans la famille des *Staphylinidae* des larves de *Gyrophaena, Atheta* et *Bolitobius* que nous avons étudiées ne présentent aucun caractère morphologique que l'on puisse attribuer au mode de vie.

1) *Les larves de Tenebrionidae* (fig. 71).

Nous avons examiné les larves de *Boletophagus reticulatus, Diaperis boleti, Eledona agaricola* et *Pentaphyllus testaceus*. Elles présentent un certain nombre de caractères qui les distinguent de

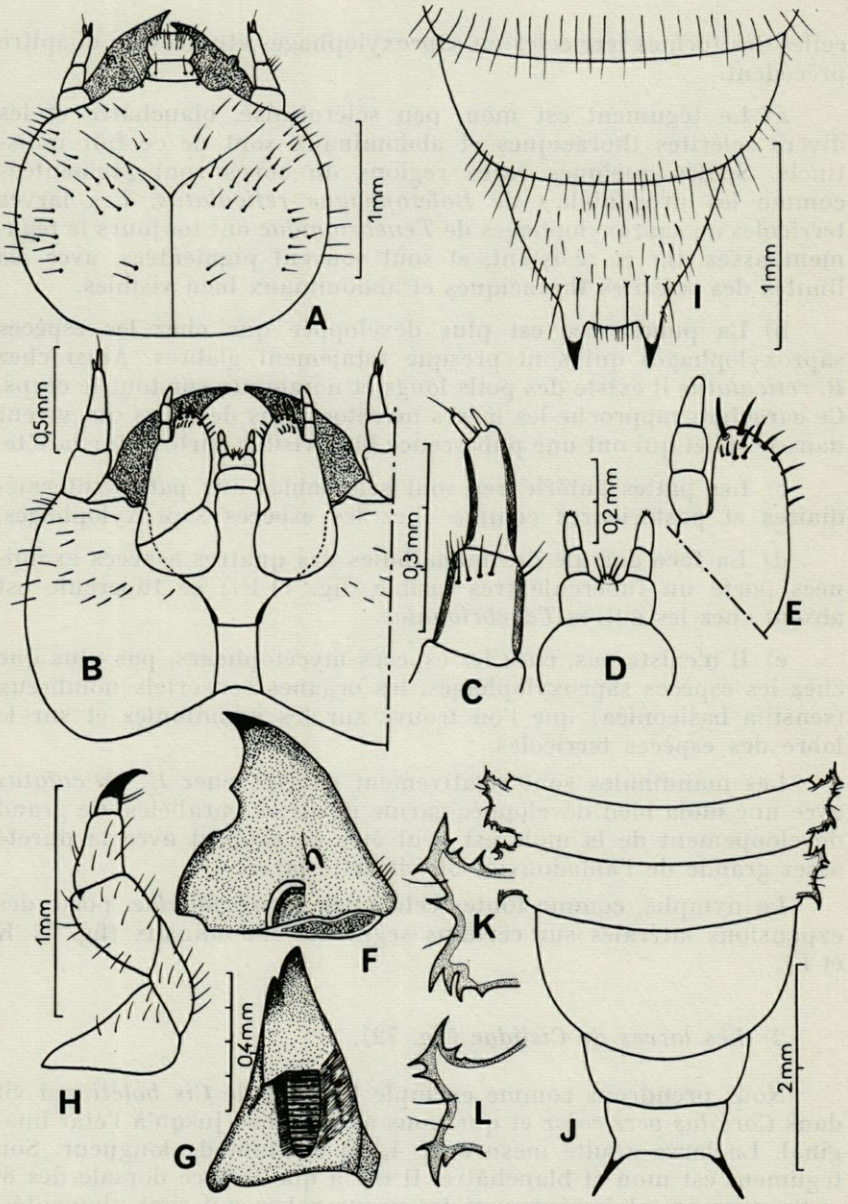


FIG. 71. — Morphologie larvaire et nymphale du Tenebrionidae mycétophage *Boletophagus reticulatus*. Larve : A : tête. face dorsale; B : tête, face ventrale; C : antenne gauche face dorsale; D : labium; E : détail de l'extrémité de la maxille; F : mandibule droite face dorsale; G : mandibule droite face interne; H : patte postérieure, face antérieure; I : extrémité du corps de la larve. Nymphe : J : extrémité du corps de la nymphe; K et L : détail des lamelles épipleurales des sixième et septième segments abdominaux.

celles des formes terricoles ou saproxylophages étudiées au chapitre précédent.

a) Le tégument est mou, peu sclérotinisé, blanchâtre et les divers sclérites thoraciques et abdominaux sont de ce fait indistincts. Seules quelques rares régions du corps sont pigmentées comme les urogomphes de *Boletophagus reticulatus*. Les larves terricoles ou saproxylophages de *Tenebrionidae* ont toujours le tégument assez dur et résistant, et sont souvent pigmentées, avec les limites des sclérites thoraciques et abdominaux bien visibles.

b) La pubescence est plus développée que chez les espèces saproxylophages qui sont presque totalement glabres. Ainsi chez *B. reticulatus* il existe des poils longs et nombreux sur tout le corps. Ce caractère rapproche les larves mycétophages de celles qui vivent dans le sol et qui ont une pubescence bien visible surtout sur la tête.

c) Les pattes antérieures sont semblables aux pattes intermédiaires et postérieures comme chez les espèces saproxylophages.

d) La face dorsale des mandibules des quatres espèces examinées porte un tubercule très visible (fig. 71 F); ce tubercule est absent chez les autres *Tenebrionidae*.

e) Il n'existe pas, chez les espèces mycétophages, pas plus que chez les espèces saproxylophages, les organes sensoriels nombreux (sensilla basiconica) que l'on trouve sur les mandibules et sur le labre des espèces terricoles.

Les mandibules sont relativement courtes chez *B. reticulatus* avec une mola bien développée garnie de stries parallèles. Ce grand développement de la mola est peut être en rapport avec la dureté assez grande de l'amadouvier où vit cette larve.

La nymphe, comme toutes celles des *Tenebrionidae*, porte des expansions latérales sur certains segments abdominaux (fig. 71 K et L).

2) *Les larves de Cisiidae* (fig. 72).

Nous prendrons comme exemple la larve de *Cis boleti* qui vit dans *Coriolus versicolor* et que nous avons élevé jusqu'à l'état imaginal. La larve adulte mesure de 4,5 à 5,2 mm de longueur. Son tégument est mou et blanchâtre. Il n'y a que la face dorsale des 8e et 9e segments abdominaux et les urogomphes qui sont pigmentés. La pubescence comprend un certain nombre de poils assez longs sur la tête, sur la face dorsale du thorax, et sur les tergites et sternites abdominaux. Les 8e et 9e segments ont une pubescence plus importante.

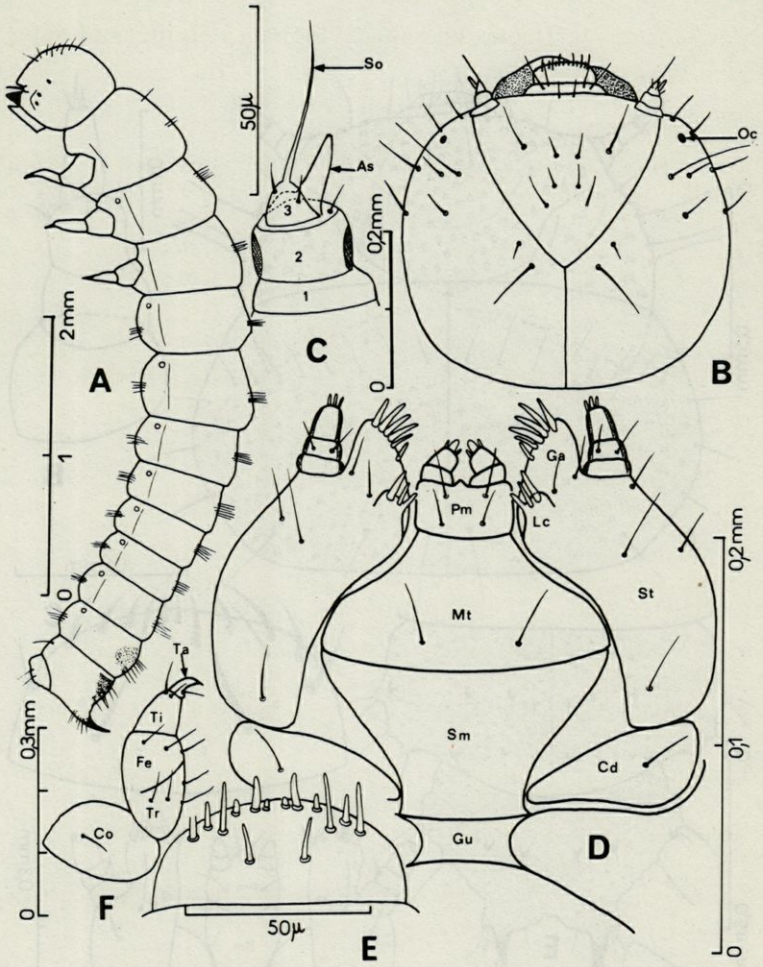


Fig. 72. — Morphologie larvaire du Cisiidae *Cis boleti*. A : habitus de la larve vue de profil; B : tête, vue dorsale; C : antenne droite face dorsale; D : complexe maxillo labial en vue dorsale; E : labre; F : patte postérieure, face antérieure. *As :* appendice sensoriel du deuxième segment antennaire; *Cd :* cardo; *Co :* coxa; *Fe :* fémur; *Ga :* galéa; *Gu :* gula; *Lc :* lacinia; *Oc :* ocelles; *Pm :* prémentum et ligula; *Sm :* submentum; *So :* soie sensorielle du troisième segment antennaire; *St :* stipes; *Ta :* tarse; *Ti :* tibia; *Tr :* trochanter; 1, 2 et 3 : articles antennaires.

Les mandibules n'ont pas de particularités remarquables. Cependant, d'après Entwhistle (*in* Paviour-Smith, 1960) la larve de *Cis nitidus* a des mandibules particulièrement bien développées ce qui lui permet de broyer les tissus assez durs de *Ganoderma applanatum,* champignon dans lequel elle se développe fréquem-

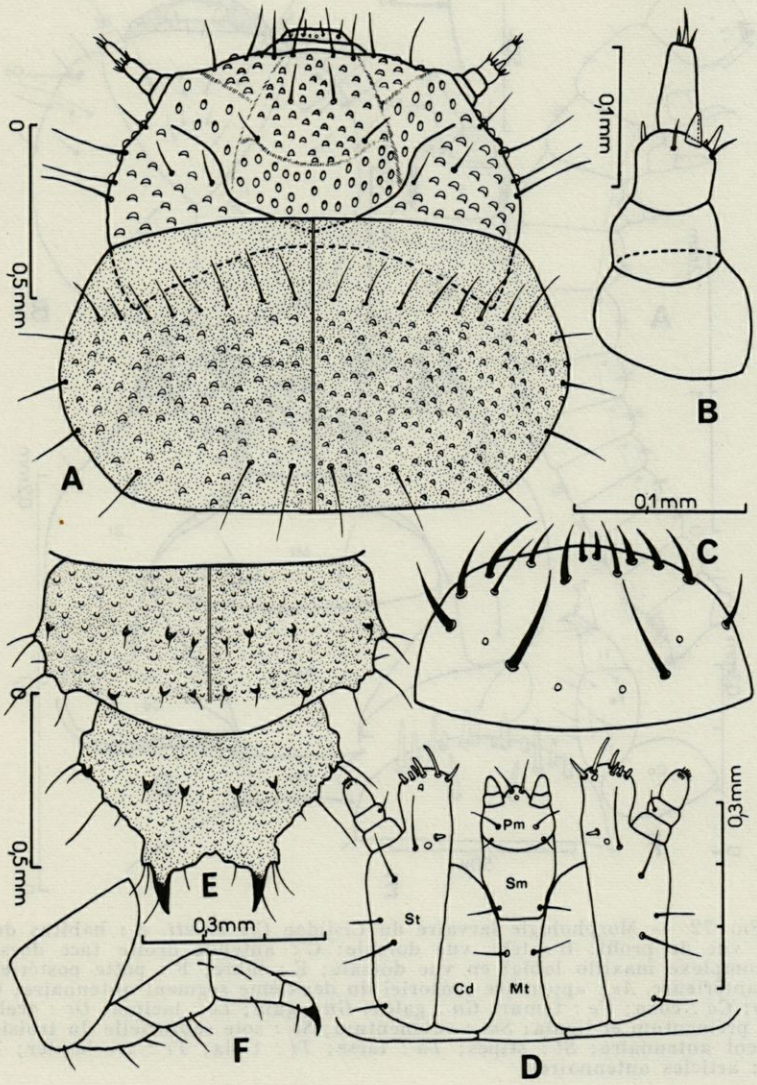


Fig. 73. — Morphologie larvaire de l'Erotylidae *Triplax rufipes*. A : tête et prothorax, face dorsale; B : antenne droite, face dorsale; C : labre; D : complexe maxillo labial; E : extrémité de l'abdomen; F : patte postérieure, face antérieure. *Cd :* cardo; *Mt :* mentum; *Pm :* prémentum; *Sm :* submentum; *St :* stipes.

ment. Les maxilles sont caractérisées par la réduction de la lacinia qui est formée seulement par un petit lobe que l'on ne voit que du côté dorsal (fig. 72 D). Les antennes ont trois articles; elles sont courtes, le 3e article se termine par une longue soie et le 2e porte un volumineux appendice sensoriel. Il y a trois taches ocellaires bien visibles de chaque côté de la tête. Les pattes sont courtes et il y a une fusion partielle du fémur et du trochanter qui sont incomplètement séparés.

3) *Les larves d'Erotylidae* (fig. 73).

La larve de *Triplax russica* donne une bonne idée de la structure des larves dans cette famille.

Le corps de 7 mm de long sur 1,5 mm de large chez la larve adulte est assez trapu. Presque toute la surface du corps est recouverte par des protubérances de forme plus ou moins hémisphérique. Sur la tête il y a diverses régions bien distinctes d'après leur ornementation (fig. 73 A). La pubescence est bien développée, le tégument est mou et blanc sur la face ventrale, très légèrement pigmenté sur la face dorsale. Le labre est situé dans un plan presque vertical et il est à peu près invisible de dessus. Les mandibules sont également déplacées vers la face ventrale et invisibles en vue dorsale. Les pattes sont assez courtes; l'abdomen se termine par deux urogomphes courts, légèrement pigmentés.

4) *Les larves de Mycetophagidae* (fig. 74).

La larve de *Mycetophagus quadripustulatus* nous servira d'exemple. C'est une larve très fragile qui est capable de courir avec rapidité dès qu'elle est mise à jour. C'est la seule larve parmi celles des quatre familles étudiées qui puisse se déplacer aussi vite. Les autres sont bien plus lentes et elles ne font que des mouvements moins rapides.

La larve adulte mesure 5 à 6 mm de longueur. Elle est nettement pigmentée en brun clair et son tégument est bien plus dur que celui des larves de *Tenebrionidae, Erotylidae* et *Cisiidae*; l'abdomen se termine par deux urogomphes courts et sclérotinisés. Tout le corps (sauf la tête) est recouvert par une pubescence courte et dense (omise sur la figure 74 A et représentée sur la figure 74 J). En outre on voit des soies nombreuses et longues dont la disposition est caractéristique. Les pattes sont assez longues, le fémur et le tibia sont particulièrement développés. La nymphe porte des expansions latérales sur l'abdomen analogues à celles des *Tenebrionidae*.

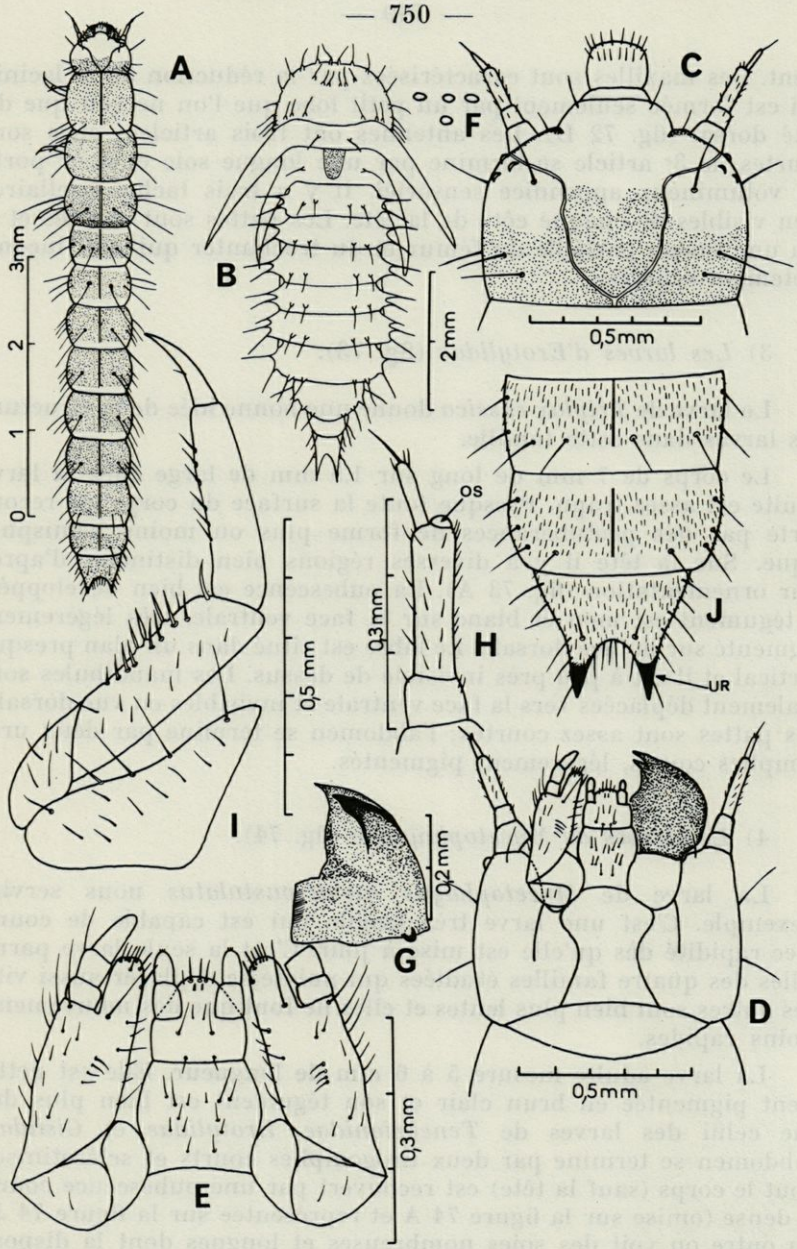


FIG. 74. — Morphologie larvaire et nymphale de *Mycetophagus quadripustulatus*. Larve : A : habitus; C : tête, face dorsale; D : tête, face ventrale; E : complexe maxillo labial; F : ocelles vus de profil; G : mandibule droite, face ventrale; H : antenne droite vue de profil; I : patte postérieure face antérieure. Nymphe : B : habitus. *Os :* organe sensoriel antennaire; *Ur :* urogomphes

Résumé de la seconde partie.

Nous avons étudié dans la seconde partie quelques particularités morphologiques, physiologiques et biologiques des Coléoptères xylophages, saproxylophages et mycétophages.

En ce qui concerne les Coléoptères xylophages et saproxylophages, certaines espèces passent toute leur vie dans le bois mort. Les imagos de ces espèces, quand il leur arrive de quitter le milieu où ils se sont développés, sont presque toujours nocturnes. Au contraire les imagos des espèces qui ne vivent dans le bois mort qu'à l'état larvaire sont généralement diurnes et héliophiles.

La durée du développement larvaire est variable. Elle est presque toujours supérieure à un an sauf pour quelques petites espèces prédatrices.

La résistance à la dessication et aux températures élevées a été étudiée chez dix espèces qui vivent dans le bois mort ou sous les écorces. Les variations de résistance d'une espèce à l'autre sont grandes et elles permettent d'expliquer dans certains cas les observations que nous avons faites sur la localisation des larves. Ainsi la température létale supérieure de la larve de *Pyrochroa coccinea* n'est que de 44° seulement et cette larve perd plus de 30 % de son poids quand on la place dans une ambiance dont l'humidité relative n'est que de 10 %. C'est pourquoi cette espèce se trouve de préférence sous les écorces épaisses et ombragées qui maintiennent un microclimat humide. A l'opposé la larve de *Chrysobothris affinis*, grâce à sa température létale supérieure qui atteint 53° peut vivre sous les écorces ensoleillées. Sa résistance à la dessication est grande puisqu'elle ne perd que 8 % de son poids quand on la place dans les mêmes conditions que celle de *Pyrochroa coccinea*.

Au point de vue morphologique les larves des *Cerambycidae*, des *Buprestidae* et des *Eucnemidae* qui, très généralement, creusent leurs galeries dans le bois encore dur, présentent un ensemble de caractères communs bien qu'elles appartiennent à des familles éloignées au point de vue systématique. Cette convergence de forme se retrouve dans d'autres ordres d'Insectes comme chez la larve xylophage du Diptère *Asilidae Laphria sp.* Le tégument est toujours

mou, blanchâtre; la pubescence rare; les pattes courtes ou absentes; la tête est de taille réduite ou bien elle est enfoncée dans le prothorax; les antennes sont très courtes; la plus grande largeur du corps se trouve au niveau du prothorax; les urogomphes sont très réduits ou absents; la locomotion se fait grâce à des ampoules ambulatoires ou à des plaques rugueuses prothoraciques qui fournissent des points d'appui sur les parois de la galerie grâce à la turgescence du corps.

Dans la superfamille des *Scarabaeoidea* il existe des espèces terricoles qui se nourrissent de racines et des espèces saproxylophages qui exploitent le bois déjà partiellement attaqué par les Insectes et les Champignons. La comparaison des espèces de ces deux groupes met en évidence chez les saproxylophages un raccourcissement du corps, la disparition des replis secondaires du tégument des segments thoraciques et abdominaux, la réduction de la pubescence, le raccourcissement des antennes, des mandibules et des pattes. Des caractères adaptatifs analogues s'observent dans la famille des *Tenebrionidae* qui comprend également des espèces terricoles et des espèces saproxylophages.

En ce qui concerne les Coléoptères mycétophages, le cycle de développement est toujours court chez ces Insectes qui vivent dans des milieux tout à fait temporaires. Le *Tenebrionidae Boletophagus reticulatus,* qui vit dans l'amadouvier, champignon coriace et persistant, fait exception parmi les espèces que nous avons étudiées. La résistance à la dessication est variable chez les Coléoptères mycétophages. Elle est faible chez des espèces comme *Triplax russica;* elle est élevée chez *Dacne bipustulata* qui peut ainsi coloniser les carpophores desséchés. Au point de vue morphologique les larves des Coléoptères mycétophages présentent peu de caractères adaptatifs. Le seul caractère commun aux larves des quatre familles étudiées est la possession d'un tégument mou et blanchâtre, recouvert d'une pubescence assez longue.

RÉSUMÉ

Les biocénoses de Coléoptères qui vivent dans le bois mort des chênes et des hêtres et dans les milieux annexes ont été étudiées dans la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales) grâce à 913 relevés répartis sur six années. Ces relevés nous ont fourni plus de 32 000 Coléoptères (larves et imagos) représentés par 500 espèces. Nous avons pu définir ainsi les diverses associations à l'aide des méthodes statistiques classiques et connaître les exigences des espèces les plus communes vis-à-vis des principaux facteurs du milieu.

Il existe trois stades dans le peuplement du bois mort par les Coléoptères. Sous les écorces les espèces xylophages des deux premiers stades sont représentées par des larves de *Buprestidae*, de *Cerambycidae* et de *Scolytidae*. Au troisième stade elles sont remplacées par les larves saproxylophages de *Pyrochroa*. Les espèces prédatrices appartiennent aux *Colydiidae*, aux *Histeridae*, aux *Cucujidae* et aux *Cleridae* aux deux premiers stades; ce sont des larves d'*Elateridae* au troisième stade.

Dans l'intérieur du bois les larves de *Cerambycidae* dominent au premier stade; elles sont associées à des larves d'*Anobiidae* au deuxième stade et elles cèdent la place aux *Lucanidae*, aux *Tenebrionidae* et aux *Alleculidae* au troisième stade. Les prédateurs sont surtout des *Colydiidae*, des *Histeridae* et des *Elateridae*.

Le nombre d'espèces présentes augmente du premier stade au troisième stade; en même temps les biomasses (évaluées en grammes d'Insectes vivants) passent de 18 grammes à 451 grammes pour 100 kg de bois sec dans le hêtre et de 8 à 184 grammes dans le chêne, et l'importance relative des espèces prédatrices devient plus grande.

Les Coléoptères constituent de 80 à 100 % de la biomasse animale du bois mort et ils interviennent pour 25 % environ dans la décomposition du bois de chêne et pour 38 % dans la décomposition du bois de hêtre. Les champignons lignicoles jouent un rôle considérable en détruisant les complexes ligno-cellulosiques et en favorisant ainsi l'installation des Coléoptères.

Après le passage des *Lucanidae, Tenebrionidae* et *Alleculidae,* le bois mort est transformé en un complexe saproxylique (au sens de SILVESTRI). Les modifications des propriétés physiques et chimiques du bois s'accompagnent d'un changement radical de la faune. Les Coléoptères ne forment plus que 0,5 % de la biomasse; ils sont représentés par des espèces petites mais nombreuses comme les *Ptiliidae* et les *Pselaphidae* qui sont des caractéristiques essentielles de ce milieu.

Les champignons lignicoles comme *Pleurotus ostreatus, Polyporus sulfureus* et *Fomes fomentarius,* toujours coriaces et persistants, montrent des phases de peuplement caractérisées par un groupement pionnier de *Staphylinidae* (des genres *Gyrophaena* ou *Atheta*) auquel font suite des groupements à *Erotylidae, Mycetophagidae* ou *Tenebrionidae.* Les champignons du sol, mous et persistants comme *Boletus* sp. sont occupés uniquement par des biocénoses de *Staphylinidae.*

Au point de vue biogéographique les biocénoses que nous avons décrites dans la forêt de la Massane se retrouvent avec peu de changement dans toute la France et même en Grèce et en Yougoslavie. Les Coléoptères xylophages ont des aires de répartition souvent étendues, ce qui les oppose aux Coléoptères terricoles qui ont une tendance marquée à la formation d'espèces plus ou moins localisées. Ainsi par exemple 68 % des espèces xylophages de la hêtraie du Mont Ossa en Grèce se retrouvent à la Massane mais seulement 8 % des espèces terricoles.

La résistance à la dessication et aux températures élevées, étudiée expérimentalement chez dix espèces communes de xylophages, varie beaucoup et elle permet d'expliquer la localisation de ces espèces dans les divers milieux.

La morphologie larvaire, étudiée chez les familles les plus communes, montre de nombreux caractères adaptatifs et en particulier la réduction des antennes, des pattes, des urogomphes, de la pubescence et un raccourcissement des mandibules.

Les Coléoptères mycétophages sont caractérisés par la brièveté de leur vie larvaire; les larves ont un tégument mou, blanchâtre et couvert d'une pubescence assez longue.

SUMMARY

Coleoptera communuties living in the decaying wood of oaks and beches and adjacent substratums were subjected to 913 sampling over a six-year period in the Massane Forest (Pyrénées-Orientales).

With the help of regular statistical analysis the author has been able to define the various faunal associations and to measure the requirements of the most common species towards the most important environmental factors.

Coleoptera are settling into the dead wood over three different periods. During the two first periods the xylophagous species (including larvae of Buprestidae, Cerambycidae and Scolytidae) are te be found under the bark; during the third period they give way to saproxylophagous larvae of *Pyrochroa*. The predatory species such as Colydiidae, Histeridae, Cucujidae and Cleridae settle in the wood during the two first periods, the Elateridae larvae occur at the third period.

During the first period, inside the wood the Cerambycidae larvae are outnumbering the others; they are associated with the Anobiidae larvae during the second period, they give way to the Lucanidae, Tenebrionidae and Alleculidae during the third period; among the predatory species the Colydiidae, Histeridae and Elateridae are mainly to be found.

The number of occurring species increases from the first to the third period; simultaneously the biomass (in grams of living insect) rises up from 18 to 415 grams per 100 kg of dry beech-timber and from 8 to 184 grams per 100 kg of dry oak-timber. The relative number of predatory species is increasing.

The beetles contributes from 80 to 100 % to the total biomass living in the dead wood; they contribute to 25 % to the activity involved in the decaying process of the oak wood and to 38 % for the beech wood.

The lignicolous fungi play an extensive part in breaking the ligno-cellulosic chains and thus promoting the settlement of beetles.

After the Lucanidae, Tenebrionidae and the Alleculidae have deserted the place, the dead wood is turned into a saproxylic complex. The alterations of the physical and chemical properties of the wood are followed by a drastic change of the fauna. The Coleoptera constitute only 0,5 % of the total biomass; they include numerous but small-sized species such as Ptiliidae and Pselaphidae which are typical indicators of this habitat.

The lignicolous fungi such as *Pleurotus ostreatus, Polyporus sulfureus* and *Fomes fomentarius* which are tough and lasting display different stages of colonization by the fauna; starting with a pioneer group of Staphylinidae *(Gyrophaena* or *Atheta)*, the settlement is followed by groups of Erotylidae, Mycetophagidae or Tenebrionidae. The soil fungi which are soft and short-lived like *Boletus sp.* are colonized only by the Staphylinidae communities.

As far as the biogeographic point of view is concerned the communities described in this paper from the Massane forest occur all over France and even in Greece and Yougoslavia with little alteration. The xylophagous Coleoptera have a very large area of distribution contrary to the terricolous Coleoptera which show a strong tendency to generate narrowly-located species. Thus, for instance, 68 % of the xylophagous species occurring in the beech grove of Mount Ossa (Greece) are recorded from the Massane forest, but on the other hand only 8 % of the soil dwelling species can be found in both area.

Resistance to dryness and high temperature has been experimentally investigated on ten common xylophagous species. It showed to be highly variable, and enable the author to explain the localization of these species in different habitats.

Larval morphology has been studied among the most common family. It emphasized numerous adaptative characters, mainly the reduction of the length of the antennae, the legs, the urogomphs and the hairs and the diminution of the size of the mandibles.

The fungus eaters Coleoptera are characterized by a very short larval life; this larvae being covered by a soft whitish tegument and rather long hairs.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Biozönosen der Coleopteren, die im abgestorbenen Holze der Eichen und Buchen und in deren unmittelbarer Nachbarschaft leben, wurden im Walde der Massane (Pyrénées orientales) anhand von 913 Proben, die sich über 6 Jahre verteilen, untersucht. Diese Proben enthalten über 32000 Käfer (Larven und Imagos), welche durch 500 Arten vertreten sind. Es gelang uns so, die verschiedenen Gemenschaften mit Hilfe klassischer statistischer Methoden zu definieren, und die Ansprüche der häufigsten Arten in bezug auf die wichtigsten Umweltfaktoren zu kennen.

Es kommen drei aufeinanderfolgende Verwertungsstadien des abgestorbenen Holzes durch die Coleopteren vor. Unter der Rinde sind die holzfressenden Arten der beiden ersten Stadien durch die Larven von Buprestiden, Cerambyciden und Scolytiden vertreten. Im dritten Stadium werden sie durch die verfaultes Holz fressenden Larven von *Pyrochroa* ersetzt. Die räuberischen Arten gehören in den ersten beiden Stadien den Colydiiden, den Histeriden, den Cucujiden und den Cleriden an; im dritten Stadium sind es die Larven der Elateriden.

Im Inneren des Holzes herrschen die Larven der Cerambyciden im ersten Stadium vor, im zweiten Stadium leben sie mit Larven von Anobiiden zusammen, und im dritten Stadium weichen sie den Lucaniden, den Tenebrioniden und den Alleculiden. Die Räuber sind vor allen Dingen Colydiiden, Histeriden und Elateriden.

Die Anzahl der vorhandenen Arten nimmt vom ersten zum dritten Stadium zu, gleichzeitig erhöht sich die Biomasse (in Gramm lebender Insekten geschätzt) von 18 auf 451 Gramm pro 100 Kg trockenen Buchenholzes und von 8 auf 184 Gramm im Eichenholz, und die Bedeutung der räuberischen Arten wird verhältnismässig grösser.

Die Coleopteren stellen 80 bis 100 % der tierischen Biomasse des abgestorbenen Holzes dar, sie sind mit etwa 25 % für den Zerfall des Eichenholzes und mit 38 % für denjenigen des Buchenholzes verantwortlich. Die holzbewohnenden Pilze spielen eine sehr

wichtige Rolle, sie zerstören die Holz-Zellulosekomplexe und fördern so di Besiedlung durch die Coleopteren.

Durch den Aufenthalt der Lucaniden, Tenebrioniden und Alleculiden wird das Holz in einen saproxylischen Komplex (im Sinne von Silvestri) verwandelt. Die Veränderungen der physikalischen und chemischen Eigenschaften des Holzes werden von einer völligen Veränderung der Fauna begleitet. Die Käfer stellen nur noch 0,5 % der Biomasse dar, sie sind durch kleine, aber zahlreiche Arten der Ptiliiden und der Pselaphiden vertreten, welche dieses Milieu ganz besonders kennzeichnen.

Die holzbewohnenden Pilze wie *Pleurotus ostreatus, Polyporus sulfureus* und *Fomes fomentarius,* hart und ausdauernd, zeigen Geminschaftsphasen, die durch eine Pionier-gruppe von Staphyliniden gekennzeichnet sind; ihr folgen Gruppen, die sich aus Erotyliden, Mycetophagiden und Tenebrioniden zusammensetzen. Die Bodenpilze, weich und immer vorhanden, sind ausschliesslich von Staphylinidenbiozönosen besetzt.

Vom biogeographischen Standpunkt aus gesehen treffen wir die Biozönosen, die wir vom Walde der Massane beschrieben haben, wenig verändert in ganz Frankreich und sogar in Griechenland und Yugoslavien an. Die holzfressenden Coleopteren haben oft sehr ausgedehnte Verbreitungsgebiete, sie befinden sich damit im Gegensatz zu den bodenbewohnenden Coleopteren, welche zur Bildung von mehr oder weniger lokalisierten Arten neigen. So finden wir z.B. 68 % der holzfressenden Arten des Buchenhaines vom Mont Ossa in Griechenland im Walde der Massane, aber nur 8 % der bodenbewohnenden Arten.

Das Widerstandsvermögen gegenüber Austrocknung und hoher Temperatur, welches wir in Versuchen mit 10 häufigen holzfressenden Arten beobachteten, ist sehr unterschiedlich; es ermöglicht eine Erklärung der Lokalisierung dieser Arten in den verschiedenen Umgebungen.

Die Morphologie der Larven welche wir bei den häufigsten Familien untersuchten, zeigt zahlreiche adaptative Eigenschaften, so vor allem die Reduktion der Antennen, der Beine, der Urogomphien, des Haarkleides und eine Verkürzung der Kiefer.

Die pilzfressenden Käfer zeichnen sich durch die Kürze ihres Larvenlebens aus; die Larven haben ein weiches Integument, dieses ist weisslich und mit ziemlich langen Haaren bedeckt.

BIBLIOGRAPHIE

ABBAYES, H. des, 1932. Lichens des environs de Banyuls-sur-mer (Pyrénées-Orientales). *Rev. bryol. et lichen.*, **V**, (1) : 17-32.

ALLEE, W.C., A.E., EMERSON, O., PARK, & K.P., SCHMIDT, 1949. Principles of animal ecology. London, W.B. Saunders Company, 837 p.

BALOGH, J., 1958. Lebensgemeinschaften der Landtiere. Berlin, Akademie Verlag, 560 p.

ADAMS, Ch.C., 1915. An ecological study of prairie and forest Invertebrates. *Bull. Illinois State Laboratory, N.H.*, **XI** : 31-280 63 pls.

BASSOULS, G., 1956. In *Annales Climatologiques des Pyrénées-Orientales.* Chambre d'Agriculture, Perpignan.

BECKER, G., 1943. Zur Oekologie und Physiologie holzzertörender Käfer. *Zeit. angew. Ent.*, **30** : 104-118.

BENICK, L., 1952. Pilzkäfer und Käferpilz. *Acta Zoologica Fennica*, **70** : 1-250.

BLACKMANN, M. & H. STAGE, 1924. On the succession of insects living in the bark and wood of dying, dead and decaying hickory. *N.Y. State College of Forestry*, Tech. Pub. : 3-268.

BODENHEIMER, F.S., 1955. Précis d'écologie animale. Paris, Payot éditeur, 315 p.

BÖVING, A.G., 1954. Mature larvae of the beetle family Anobiidae *Dan. Biol. Medd.*, **22**, (n° 2) : 1-298, 50 pl.

BÖVING, A.G. & F.C. CRAIGHEAD, 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. *Entom. Amer.*, **XI** (n.s.) : 1-86, 125 pl.

CAMPBELL, W.G., 1952. The biological decomposition of wood, *in* L.E. WISE & E.C., JAHN, *Wood Chemistry*, 2nd edition, New York, Reinhold Publishing Corporation : 1061-1116.

CAVET, P., 1957. Le paléozoïque de la zone axiale des Pyrénées-Orientales françaises. *Bull. serv. Carte géol. France*, n° 254 : 1-194.

CHARARAS, C., 1956. Anatomie et biologie des Coléoptères Curculionides xylophages comparées à celles des Coléoptères Scolytides. *Rev. Path. vég. Ent. agric.*, **XXXV** : 113-213.

CHAUVIN, R., 1956. Physiologie de l'Insecte. Institut National de la Recherche Agronomique, deuxième édition : 917 p.

CHAUVIN, R., 1957. Réflexions sur l'écologie entomologique. *Société de Zoologie Agricole*, à Talence : 78 p.

CHAUVIN, R. & J. d'AGUILLAR, 1946. Les données récentes de la microclimatologie et leur importance en écologie entomologique. *L'Année Biologique*, 3e Ser., **22** (79) : 165-195.

CLAUZADE, G. & Y. RONDON, 1960. Observations sur la végétation lichénique de la hêtraie de la Massane et de ses environs immédiats au

sud d'Argelès-sur-mer (Pyrénées-Orientales). *Vie et Milieu,* **XI** (3) : 437-464.

COIFFAIT, H., 1958. Les Coléoptères du sol. Supplément n° 7 à *Vie et Milieu :* 204 p.

DAJOZ, R., 1960. Les Coléoptères mycétophiles de la forêt de la Massane. *Vie et Milieu,* **XI**, p. 195-208.

DAJOZ, R., 1965. Catalogue des Coléoptères de la forêt de la Massane. *Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales,* fasc. **9** : 1-209.

DAJOZ, R., 1965. Morphologie et biologie de la larve de *Scaphosoma assimile* Er. (Coléoptères, Scaphidiidae). *Bull. Soc. Lin. Lyon,* **34** : 105-110.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. 1951. Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Supplément n° 1 à *Vie et Milieu :* 360 p.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., G. PETIT & J. TRAVÉ, 1957. Introduction à l'étude de la Réserve Naturelle de la Massane. *Vie et Milieu,* **VIII** : 221-234.

DERKSEN, W., 1941. Die Sukzession der pterygoten Insekten im abgestorbenen Buchenholz. *Zeit. Morph. Okol.,* **37** : 682-734.

DESCHAMPS, P., 1954. Contribution à l'étude de la xylophagie : la nutrition des larves de Coléoptères Cérambycides. *Ann. Sc. Nat., Zool.,* **11**e série : 449-533.

DICE, L.R., 1952. Natural communauties. University of Michigan Press, Ann Arbor, 547 p.

DOIGNON, P., 1946. Le mésoclimat forestier de Fontainebleau. I : Thermométrie. *Trav. Nat. Vallée du Loing,* **X** : 19-142.

DOIGNON, P., 1948. Idem. II : Pluviométrie. Fontainebleau, *Centre régional de Recherches Naturalistes* : 135 p.

DOIGNON, P., 1948. Idem. III : Hygrométrie *l.c.* : 1-39.

DUFFY, E.A.J., 1953. A monograph of the immature stages of british and imported timber beetles (Cerambycidae). London, British Museum : 350 p., 8 pl.

DUVIGNEAUD, P. & Collaborateurs, sans date. L'écologie, science moderne de synthèse. Vol. 2 : Ecosystèmes et biosphère. Bruxelles, Ministère de l'Education Nationale : 130 p.

EDNEY, E.B., 1957. The water relations of the terrestrial arthropods. Cambridge University Press : 109 p.

EMBERGER, L., 1942. Un projet de classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. H.N. Toulouse,* **77** : 97-124.

EMDEN, F.I. van, 1947. Larvae of british beetles. VI : Tenebrionidae. *Ent. Mong. Mag.* 154-171, 3 pl.

FISHER, R.A., A.S. CORBET & C.B. WILLIAMS, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. anim. Ecol.,* **12** : 42-58.

GAUSSEN, H., 1926. Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. *Bull. Soc. H.N. Toulouse,* **LV** : 552 p.

GISIN, H., 1947. Analyses et synthèses biocénotiques. *Arch. Sc. Phys. et Nat.,* **29** : 42-75.

GISIN, H., 1951. La biocénotique. *L'Année Biologique,* **LV** : 81-87.

GRAHAM, A.S., 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology,* **VII** : 397-411.

GRAHAM, A.S., 1924. Temperature as a limiting factor in the life of subcortical insects. *J. econ. Ent.,* **XVII** : 377-388.

GRASSE, P.P., 1937. Ecologie animale et microclimats. *Sciences*, n° 16 : 383-390.

GRASSE, P.P., 1951. Biocénotique et phénomène social. *L'Année Biologique*, **55** : 153-160.

HAARLØV, N. & B. PETERSON, 1952. Temperatur malinger i bark og ved af Sitkagran (*Pinus sitchensis*). *Der forst. Fors. Danm.*, **21** : 43-91.

HAWLEY, L.F. & L.E. WISE, 1931. La chimie du bois. Dunod éditeur, Paris.

IABLOKOFF, A.Kh., 1943, Ethologie de quelques Elaterides du massif de Fontainebleau. *Mémoires du Museum*, n.s., **XVIII** : 81-160.

IABLOKOFF, A.Kh., 1947. Contribution à l'étude du facteur hygrométrique dans l'écologie et la biologie des insectes xylophages. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **52** : 88-95.

HEIM, R., 1957. Les champignons d'Europe. N. Boubée éditeur, vol. 1 : 326 p.

JACCARD, P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **38** : 69-130.

KELNER-PILLAULT, S., 1958. Le microclimat des terreaux d'arbres creux et son influence dans le peuplement entomologique. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **63** : 207-213.

KELNER-PILLAULT, S., 1960. Sur le pH des terreaux d'arbres creux (châtaigniers et saules) et son influence sur la faune *C.R. Ac. Sc.*, **250** : 2045-2046.

KONTKANEN, P., 1948. On the determination of affinity between different species in synecological analysis. *Ann. Ent. Fenn.*, **14** : 126-132.

KONTKANEN, P., 1950. Sur les diverses méthodes de groupement des récoltes dans la biocénotique animale. *Vie et Milieu*, **I** : 121-130.

KORSCHEFSKY, R., 1943. Bestimmungstabelle der bekanntesten deutschen Tenebrioniden und Alleculiden Larven. *Arb. physiol. angew. Ent. Berlin Dahlem*, **10** : 58-68, 4 pl.

KUHNELT, W., 1951. Sur la structure des associations biotiques terrestres. *L'Année Biologique*, **27** : 117-126.

LAMOTTE, M., 1957. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson éditeur, Paris : 144 p.

LINSLEY, E.G., 1959. Ecology of Cerambycidae. *Ann. Rev. Ent.*, **4** : 99-138.

MACFADYEN, B.M., 1963. Animal ecology. Aims and methods. London, Sir Isaac Pitman & Sons Ltd. : 344 p.

MAMAIEV, B.M., 1960*a*. Définition à l'aide de la faune des stades de la décomposition naturelle du bois (en russe, résumé anglais). *Izvestia Akademii Nauk USSR*, sér. biologie : 610-617.

MAMAIEV, B.M., 1960*b*. Les larves de Lucanidae en tant que destructeurs du bois mort dans les forêts de chêne de la partie européenne de l'U.R.S.S. (en russe, résumé anglais). *Zool. Zhurnal*, **XXIX** : 873-881.

MAMAIEV, B.M., 1961. Activity of larger invertebrates as one of the main factors of natural destruction of wood (en russe, résumé anglais). *Pedobiologia*, **I** : 38-52.

MANSOUR, K. & J.J. MANSOUR-BEK, 1934. On the digestion of wood by insects. *J. exp. Biol.*, **11** : 243-256.

MINGAZZINI, P., 1889. Ricerche sul canale digerente delle larve di alcuni Lamellicorni fitofagi. *Mitt. Zool. St. Neapel.*, **9** : 1-112.

MOULOPOULOS, C., 1965. The beech woods of Greece. Part I : The beech species and their distribution in Greece (en grec, résumé anglais). *Publications de l'Université de Salonique* : 1-88, 9 pl., 2 cartes.

OGLOBIN, D.A. & D.N. ZNOIKO, 1950. Alleculidae, sous-famille Omophloninae. *Faune de l'U.R.S.S.*, n° 44 : 134 p. (en russe).

ODUM, E.P., 1960. Fundamentals of Ecology. W.B. Saunders Cie, Philadelphia, 546 p.

PALM, Th., 1951. Die Holz und Rinden Käfer der nordschwedischen Laubbaüme. *Medd. fran Stat. Skogsforskningsinstitut,* **40**, n° 2 : 242 p.

PALM, Th., 1959. Die Holz und Rinden Käfer der sud und mittelschwedischen Laubbaüme. *Op. Ent.*, supp. **XVI** : 374 p.

PARK, O., 1931. Studies in the ecology of forest Coleoptera. II : The relation of certain Coleoptera to plant for food and shelter especially those species associated with fungi in Chicago area. *Ecology,* **12** : 188-207.

PARK, O. & S. AUERBACH, 1954. Further studies on the tree hole complex with emphasis on qualitative aspects of the fauna. *Ecology.* **35** : 208-222.

PARK, O., S. AUERBACH & G. CORLEY, 1950. The tree hole habitat with emphasis on the Pselaphid beetle fauna. *Bull. Chicago Acad. Sc.,* **9** : 19-57.

PAULIAN, R., 1941. Les premiers états des Staphylinoidea. *Mémoires du Muséum, n.s.,* **XV** : 1-361, 3 pl.

PAULIAN, R., 1943. Les Coléoptères. Formes, mœurs, rôle. Payot éditeur, Paris, 396 p.

PAULIAN, R., 1947. Observations écologiques en forêt de Basse Côte d'Ivoire. *Encyclopédie biogéographique et écologique,* Lechevalier éditeur, Paris, 148 p.

PAULIAN, R. & A. VILLIERS, 1941. Les larves des Cérambycides français. *Rev. Fr. Ent.,* **VIII** : 202-217.

PAVIOUR-SMITH, K., 1961. The fruiting bodies of macrofungi as habitat for beetles of the family Ciidae. *Oikos,* **11** : 43-71.

PAWLOWSKY, J. 1961. Lamellicornes cariophags in forest biocenosis of Poland. *Ekologia Polska,* ser. A, **IX**, (21) : 355-437.

PEGUY, Ch.P., 1961. Précis de climatologie. Masson éditeur, 347 p.

PIERRE, F., 1958. Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord occidental. Editions du C.N.R.S. : 332 p. 16 pl.

PRENANT, M., 1934. Adaptation, écologie et biocénotique. *Act. Sc. et Ind.,* n° 103, Hermann éditeur : 60 p.

PRENANT, M., 1951. Les interactions en biocénotique. *L'Année Biologique,* **55** : 143-148.

PUSSARD, R., 1935. Observations sur la biologie du *Capnodis tenebrionis* L. et sur les méthodes de lutte contre cet insecte. *Bull. Soc. ent. Fr.,* **XL** : 23-26.

RÉGNIER, R., 1925. Du rôle des insectes dans la désorganisation d'un arbre. La faune entomologique des peupliers. *Thèse,* Paris, 147 p.

REHFOUS, M., 1955. Contribution à l'étude des insectes des champignons. *Bull. soc. ent. Suisse,* **38** : 1-114.

SAALAS, U., 1967. Die Fichtenkäfer Finnlands. *Annales Academia Scientarum Fennicae* **VII**, ser. A (n° 1) **I** (Allgemeiner Teil) : 547 p, 9 pl.

SAVELY, H.E., 1939. Ecological relations of certain animals in dead pines and oak logs. *Ecological Monographs,* **IX** : 323-385.

SANSON, J., 1953. Mémorial de la Météorologie Nationale. Recueil de données statistiques. Edition de 1945 (publiée en 1953).

SCHEERPILZ, O. & K. HOFLER, 1948. Käfer und Pilze. Verlag für Jugend und Volk, Wien : 351 p.

SCHIMITSCHEK, E., 1931. Forstenentomologische Untersuchungen aus dem Gebiet von Lunz: I : Standorsklima und Kleinklima in Beziehung zum Entwigklungsablauf und zur Mortalität von Insekten. *Zeit. angew. Ent.*, **18** : 460-491.

SNODGRASS, R.E., 1935. Principles of Insect Morphology. Mac Graw Hill : 667 p.

SILVESTRI, F., 1913. Descrizione di un nuove ordine di insetti. *Boll. del Labor. di Zoologica gen. et agr. Portici,* **VII** : 192-193.

TISCHLER, W., 1955, Synökologie der Landtiere. G. Fischer Verlag, Stuttgart : 414 p.

TRAGARTH, L., 1930. Investigations of the fauna of a dying tree. *Trans. 4th Int. Congr. Ent.*, Ithaca, **I**: 773-780.

TRAVÉ, J., 1963. Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. Supplément n° 14 à *Vie et Milieu :* 267 p.

WAUTIER, J., 1952. Introduction à l'étude des biocénoses, Imprimerie Ferréol, Lyon : 124 p. polycopié.

WEIDEMANN, J., 1930. Die Zelluloseverdauung bei Lamellicornierlarven. *Z. Morph. und. Okol. Tiere,* **19** : 228-258.

WILLIAMS, C.B., 1944. Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to the ecological problems. *Journ. of Ecol.,* **32** : 1-44.

WILLIAMS, C.B., 1951. Diversity as a mesurable character of an animal or plant population. *L'Année Biologique,* **LV** : 129-141.