Pour une harmonisation de la nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois

Christophe BOUGET*, Hervé BRUSTEL** et Louis-Michel NAGELEISEN***

Résumé

En entomologie forestière, la nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois est, à l'heure actuelle, très hétérogène. Dans un objectif d'harmonisation, nous proposons en premier lieu une terminologie unifiée des groupes consommateurs de matière ligneuse, établie en fonction de deux facteurs croisés : la nature et l'état physiologique des tissus consommés. Nous définissons des xylophages (corticiphages, cambiophages, xylémophages) primaires et secondaires, et des saproxylophages. D'autre part, pour les organismes indirectement liés au bois mort, nous dressons une typologie selon (i) le régime trophique : consommateurs de ressources associées (xylomycophages, xylomycétophages, opophages), commensaux (psycho- et nécrophages), prédateurs, ou (ii) le micro-habitat (fongicoles, cavicoles, succicoles).

Mots-clés : groupe trophique, parasite, ravageur, saproxylique, bois mort.

Abstract

Forest entomologists currently use a confusing terminology of ecological groups to describe wood-living insects. For the sake of harmonization, we first propose a unified typology of wood-eating groups, based on two crossed factors, i.e. nature and physiological status of woody tissues. We define primary and secondary xylophagous insects (corticiphagous, cambiophagous, xylemophagous), as well as saproxylophagous species. Insects indirectly related to dead wood are classified according to (i) food regime : consumers of wood-associated resources (xylomycophagous, xylomycetophagous, opophagous), commensals (scavengers), predators, or (ii) microhabitat users (fungicolous, cavicolous, succicolous).

Key words : trophix group, parasite, pest, saproxylic, dead wood.

Abréviations : Col. = Coléoptères, Dip. = Diptères, Hym. = Hyménoptères, Léop. = Lépidoptères.

* Unité Écosystèmes Forestiers, Cemagref - Institut de recherche pour l'ingénierie de l'agriculture et de l'environnement, Domaine des Barres, 45 290 Nogent-sur-Vernisson - christophe.bouget@nogent.cemagref.fr

** École Supérieure d'Agriculture de Purpan, BP 57611, 75 voie du TOEC, 31 076 Toulouse cedex 3 - herve.brustel@esa-purpan.fr

*** Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche et des affaires rurales, Antenne Spécialisée du Département de la Santé des Forêts, Centre INRA de Nancy, 54 280 Champenoux - nageleisen.dsf@wanadoo.fr

Cette note reprend les principaux éléments d'un article publié dans la revue *Biologies (Comptes-rendus de l'Académie des Sciences)* ; le lecteur voudra bien s'y reporter pour davantage d'informations (BOUGET *et al.*, 2005).

Introduction

Parmi les organismes associés au bois, et parfois dénommés 'xylobiontes' (KLEINEVOSS *et al.*, 1996), ceux qui sont liés au bois mort ont été regroupés par DAJOZ (1966) sous l'appellation de 'saproxyliques', dont SPEIGHT (1989) a donné une définition relativement large : taxons qui « dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts – debout ou à terre – ou des champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques ». Au sein de ce groupe fonctionnel (GROVE, 2002), la nomenclature utilisée pour désigner les groupes écologiques est très hétérogène, notamment en raison de :

- la diversité taxonomique, principalement des Insectes, dominés par les Diptères et surtout les Coléoptères ;
- la diversité écologique aux stades larvaires et adultes, en lien avec les larges gradients de ressources trophiques et de micro-habitats offerts par le bois mort ou déperissant ;

- la diversité des étymologies (anglicismes, racines gréco-latines) ;
- la différence de perspective entre les deux principales disciplines qui s'intéressent aux insectes du bois :

- l'ingénierie phytosanitaire, qui surveille les populations de ravageurs potentiels dans les peuplements forestiers (LIEUTIER *et al.*, 2004), en les jugeant souvent de façon anthropocentrique (voir les termes ravageur, faiblesse, primaire) ;
- l'écologie de la biodiversité forestière, qui étudie la réponse des insectes du bois au volume et à la qualité des bois morts et sénescents.

L'objet de cette note est de proposer une unification du vocabulaire employé par les différents courants d'étude pour désigner les groupes écologiques au sein des assemblages de taxons saproxyliques. Nous abordons successivement les consommateurs de bois, consommateurs primaires à la base des réseaux trophiques forestiers (phytophages spécialisés et parasites de végétaux ligneux) puis les saprophages et les groupes associés.

Typologies des consommateurs de 'bois' : critères de classification

Parmi les nombreux paramètres qui déterminent la qualité d'habitat ou de ressource trophique du bois (diamètre, essence, exposition, strate, stade de décomposition), l'architecture interne des tissus et l'état physiologique sont les critères les plus couramment utilisés dans les classifications usuelles de consommateurs du bois.

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

Tableau I. Correspondance entre les termes désignant les groupes trophiques dans les typologies phytopsanitaire et écologique.

Les différents tissus du bois sont autant de substrats et de dimensions pour la niche écologique des xylophages (HAACK & SLANSKY, 1987). De l'extérieur vers l'intérieur, ils se répartissent en zone corticale superficielle, zone cambiale (avec les cambiums et le phloème) et bois *stricto sensu* (avec les deux xylèmes).

La structure de la matière ligneuse est influencée par l'état physiologique de l'arbre : arbre vivant sain, dépérissant, arbre mort récemment (frais), bois mort sec ou décomposé. Soulignons qu'un chablis ou une grume récente ne constituent pas un arbre mort car toutes les cellules ne sont pas mortes et qu'un arbre vivant peut porter du bois mort (vieilles charpentières, parois des cavités...).

Les consommateurs de 'bois' vus par l'écologue du bois mort

Les écologues du bois mort n'intègrent pas le bois vivant sain dans leur typologie (mais le bois dépérissant d'après la définition de SPEIGHT, 1989). La classification est surtout fondée sur le stade de décomposition, et peu sur l'architecture interne, l'échelle temporelle de la saproxylation correspondant approximativement à une échelle d'intégrité physique du bois : bois frais / bois intègre et vieux bois mort / bois pourri. Elle distingue des xylophages pionniers (BOUGET, 2004) ou primaires (BRÛSTEL, 2001) et des xylophages secondaires (ou saproxylophages ; tableau I).

Les consommateurs de 'bois' sous l'angle phytopsanitaire

Deux classifications phytopsanitaires des consommateurs de ligneux coexistent et correspondent. La première est liée à l'état général de l'arbre et à ses capacités à réagir à l'agression (RUDINSKY, 1962), avec des ravageurs (ou parasites : terme à connotation moins anthropocentrique ; NAGELEISEN, 2003) primaires, secondaires et des saproxylophages (tableau I). La seconde nomenclature est calée sur le(s) tissu(s) occupé(s) dans l'architecture interne du bois par les parasites des arbres : corticoles décapeurs d'écorce (zone corticale), sous-corticaux phloéophages (zone cambiale), foreurs du bois *s.s.* (xylophages stricts).

Harmonisation de la typologie des consommateurs de 'bois'

L'usage de termes identiques pour des positions trophiques différentes dans les deux terminologies engendre des confusions (tableau I). D'une part, pour l'ingénierie phytopsanitaire, le terme 'primaire' est employé pour les ravageurs se développant sur bois vivant sain ; alors qu'à l'inverse, chez les écologues du bois mort, ce terme est utilisé pour les xylophages se nourrissant de bois dépérissant ou mort frais. D'autre part, le terme 'saproxylophage' est appliqué à l'ensemble des insectes du bois mort (frais ou décomposé), chez les premiers, ou, seulement aux insectes du bois mort décomposé, pour les seconds. Enfin, le terme 'xylophage' est

appliqué de façon spécifique, seulement pour les tissus internes du bois (bois *s.s.* = xylème), ou de manière générique pour l'ensemble des tissus du 'bois'.

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

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

- (i) **corticiphage** désigne les consommateurs d'écorce ;
- (ii) **cambiophage**, plus courant dans la nomenclature internationale que phloéophage, s'applique aux tissus externes du bois (zone cambiale)
- (iii) **xylémophage** s'applique aux tissus internes du bois (xylèmes, y compris aubier et bois de cœur)
- (iv) **xylophage** s'applique à l'ensemble des tissus du bois (assises génératrices, bois sous-jacent)
- (v) **primaire** = bois vivant sain et vigoureux ; **secondaire** = bois dépérissant à mort frais ; cette dénomination, employée pour les parasites, implique une succession.
- (vi) **saproxylophage** concerne l'ensemble des tissus du bois mort préalablement colonisé et dégradé par les organismes précédents ; les insectes se nourrissant de terreau (notamment dans les cavités) sont des saproxylophages ultimes.

Typologie des consommateurs de ressources trophiques associées au bois

Différentes ressources trophiques sont associées au bois mort (ou dépérissant) (tableau III) :

- (i) les flux de sève exsudant des blessures, alimentant des **opophages** ;

	Etat de la matière ligneuse		Tissu ligneux consommé		
			Ecorce	Zone cambiale (phloème inclus)	Bois-xylème
Xylophages primaires	Arbre vivant	sain	Corticiphages* primaires ex. <i>Hylobius abietis</i> (Col. Curculionidae)	Cambiophages primaires ex. <i>Dendroctonus micans</i> , <i>Ips typographus</i> (Col. Scolytidae) en situation épidémique	Xylémophages* primaires ex. <i>Anaerea carcharias</i> , <i>Anoplophora</i> spp. (Col. Cerambycidae)
Xylophages secondaires		dépérissant	Corticiphages* secondaires ex. <i>Nothorhina muricata</i> (Cerambycidae)	Cambiophages secondaires ex. <i>Taphrorychus bicolor</i> (Col. Scolytidae) <i>Saperda perforata</i> (Col. Cerambycidae)	Xylémophages* secondaires ex. <i>Agrilus viridis</i> (Col. Buprestidae) <i>Cossonus</i> sp. (Col. Curculionidae)
		Arbre mort	frais	<i>Coroebus florentinus</i> (Col. Buprestidae)	<i>Cossus</i> , <i>Zeuzera</i> (Lep. Cossidae), <i>Sesia</i> (Lep. Sesiidae)
Saproxylophages		ancien	Bois sec Bois carié troncs, branches cavités racines	ex. Col. Lyctidae, Bostrichidae, Anobiidae ex. Col. Cerambycidae, Anaspidinae, Melyridae ex. Col. Tenebrionidae Alleculinae, Cetoniinae ex. <i>Pachyta quadrimaculata</i> (Col. Cerambycidae) <i>Anostirus</i> spp. (Col. Elateridae) <i>Criorhina</i> spp. (Dip. Syrphidae)	

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

Ressource trophique	Groupe trophique	Exemple
Champignons lignicoles à sporophore épïcorticole	(xylo)mycétophage	Col. Mycetophagidae, Erotylidae, Tetratomidae, Ciidae ; Dip. Mycetophilidae
Champignons subcorticoles moisissures subcorticoles champignons symbiotiques dans les galeries à l'intérieur du xylème	(xylo)mycophage	<i>Camptomyla</i> sp. (Dip. Cecidomyiidae) Larves de Col. Scolytidae Xyleborini et Platypodidae
Myxomycètes corticoles	(xylo)myxophages	Col. Sphindidae
Déchets organiques divers (dont ceux issus d'animaux)	détritophage, nécrophage psychophage	Col. Trogidae, Histeridae, Leiodidae Col. Dermestidae
Invertébrés-proies occupant le bois	zoophage xylophile	Col. Silvanidae, Colydiidae
Sève suintante	opophage	<i>Cetonischnema aeruginosa</i> adulte (Col. Scarabaeidae Cetoniinae) <i>Cerambyx cerdo</i> adulte (Col. Cerambycidae), Col. Lucanidae, Nitidulidae, Nosodendridae

Tableau III. Quelques taxons représentant les principaux groupes trophiques d'insectes saproxyliques non xylophages stricts.

(ii) les cadavres, exuvies, déjections et autres déchets des animaux saproxyliques, consommés par des commensaux : **nécrophages** pour les matières animales mortes (cadavres), **psychophages** pour les 'miettes' (micro-déchets divers, déjections de xylophages) ;

(iii) les individus vivants des animaux saproxyliques, proies de **prédateurs** ou hôtes de **parasites** et de **parasitoïdes** ;
(iv) les champignons lignicoles.

Différents termes sont employés sans constance pour désigner les consommateurs de champignons du bois. Nous proposons d'utiliser la dichotomie suivante : (i) les xylomycétophages, dépendant de champignons à sporophore épïcorticole (comme les Polypores), (ii) les **xylomycophages**,

liés aux champignons subcorticoles (filaments mycéliens dans le bois, moisissures). Parmi ces derniers, certains consomment des champignons non symbiotiques (Aradidae, Cecidomyiidae...), d'autres des champignons symbiotiques ensemencés dans leurs galeries au sein du bois d'arbres affaiblis ou récemment morts (DAJOZ, 1998, PAINE *et al.*, 1997). C'est le cas des larves des Scolytes Platypodidae et Xyleborini (*Xyleborus*, *Gnathotrichus*, *Xyloterus*), qui consomment des champignons non lignivores, cultivés sur un substrat à base de fèces mélangées à des fragments de bois. Mais c'est aussi le cas des larves de Lymexyilidae et de Siricidae, qui consomment des champignons lignivores, et pourraient aussi être assimilées à des xylémophages à ectosymbiote.

La frontière entre xylomycophages et saproxylophages est d'ailleurs ténue, car de nombreux insectes liés aux stades avancés de la saproxylation se nourrissent de bois pourri, champignonné et pénétré de mycéliums de champignons lignicoles.

D'autres brouteurs épïcorticoles (sur mousses, lichens, myxomycètes) sont souvent inclus dans le complexe saproxylique.

Typologie des occupants de micro-habitats associés au bois

En sus des tissus morts du bois et des galeries creusées par les xylophages, un arbre mort ou dépérissant abrite une véritable mégapole de micro-habitats (SPEIGHT, 1989), dont : (i) les carpophores de champignons lignicoles occupés par des **fongicoles** (KLEINEVOSS *et al.*, 1996), (ii) les suintements de sève colonisés par les **succicoles** (SPEIGHT & CASTELLA, 2001), et (iii) les cavités de tronc, abritant parfois des nids de vertébrés ou de fourmis, et occupées par des **cavicoles**.

Jusqu'à présent, les occupants de cavités d'arbres étaient alternativement désignés par les trois adjectifs suivants : cavicoles, cavernicoles, micro-cavernicoles. Cette confusion est entretenue par la différence entre les racines du mot grotte, de l'anglais 'cave' ou du latin 'caverna', indifféremment employées pour générer des épithètes adaptées. Nous proposons, dans le contexte de l'écologie, les mises au point suivantes. Les **cavicoles** (du latin *cavus*, creux) sont associés aux cavités d'arbres, dans le sens utilisé par BOUGET & GOSSELIN (2005), ou VALLAURI *et al.* (2003) pour l'ensemble des animaux, ou par BLONDEL (2003) pour les oiseaux ou par SICART (1952), BOUGET (2004) et BRÛSTEL & DODELIN (2005) pour les insectes. Les hôtes des cavités souterraines (naturelles, comme les grottes, ou artificielles) sont dits **cavernicoles** (qui vit dans les milieux souterrains, du latin *caverna*, grotte), ou plutôt troglobies (JEANNEL, 1926, JÛBER-

THIE & DECU, 1994). **Micro-cavernicole** est relatif aux micro-cavernes, qui sont des fissures, des anfractuosités, des crevasses dans la roche ou dans le sol (AUSTRALIAN SPELEOLOGICAL FEDERATION, 2002) ou des terriers souterrains de mammifères (FALCOZ, 1914).

Conclusion

Cet effort d'harmonisation sémantique a pour objectif de clarifier les échanges entre entomologistes en uniformisant le vocabulaire employé dans les rapports et les publications. Il constitue ainsi un élément de base pour la constitution de référentiels taxonomiques et autécologiques (décrivant l'écologie des espèces par rapport aux facteurs de milieu) des insectes saproxyliques, outils plébiscités par les chercheurs et chargés d'études dans les milieux forestiers.

Bibliographie

- A.S.F. (AUSTRALIAN SPELEOLOGICAL FEDERATION). 2002. The Glossary of Speleological and Caving Terms, <http://home.mira.net/~gnb/caving/glossary/>
- BLONDEL, J. 2003. Les cavités naturelles, refuges et sites d'alimentation et de reproduction pour la faune. L'exemple des oiseaux cavicoles. In: VALLAURI D. (Ed.) Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France : forêts métropolitaines. Lavoisier Tec et Doc, Paris : 67-74.
- BOUGET, C. 2004. Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 452 p.
- BOUGET, C. & F. GOSSELIN. 2005. Distribution spatiale du bois mort : enjeux pour la conservation des espèces cavicoles et saproxyliques. In: VALLAURI, D. & ANDRE, J. (Eds) Bois mort et à cavités : une clé pour la biodiversité des forêts. Lavoisier Tec et Doc, Paris : sous presse.
- BOUGET, C., BRÛSTEL, H. & L.M. NAGELEISEN. 2005. Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois : synthèse et mise au point sémantique. *Biologies (C.R.Acad.Sci. Paris)*, 328 : 936-948.
- BRÛSTEL, H. & B. DODELIN. 2005. Coléoptères saproxyliques : exigences biologiques et implications de gestion. In: VALLAURI D. & ANDRE J. (Eds) Bois mort et à cavités : une clé pour la biodiversité des forêts. Lavoisier Tec et Doc, Paris : sous presse.
- BRÛSTEL, H. 2001. Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises : perspectives pour la conservation du patrimoine naturel. Thèse de Doctorat, Sciences Agronomiques, Institut National Polytechnique, Toulouse, 320 p.
- DAJOZ, R. 1966. Écologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtre. I. *Vie et Milieu* 17, 1 : 531-636.
- DAJOZ, R. 1998. Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier. Tec & Doc Lavoisier, Paris, XIVxiv + 594 p.
- FALCOZ, L. 1914. Contribution à l'étude de la faune des microcavernes. Faune des terriers et des nids. *Ann. Soc. Linn. Lyon* 61 : 59-245.
- GROVE, S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33 : 1-23.
- HAACK, R. & SLANSKY, F. 1987. Nutritional ecology of wood feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera. In SLANSKY, F. & RODRIGUEZ, J. (Eds) The nutritional ecology of insects, spiders and related invertebrates. John Wiley & Sons : 487-532.
- JEANNEL, R. 1926. Faune cavernicole de la France. Lechevalier, Paris, .
- JÛBERTHIE, C. & V. DECU, 1994. Encyclopaedia Biospeologica, Vol. 3. Société Internationale de Biospéologie, Moulis, France.
- KLEINEVOSS, K., TOPP, W. & BOHAC, J. 1996. Dead wood: an essential habitat for xylobiont insects in a commercial forest. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 5, 2 : 85-95.
- LEPESME, P. 1945. Les Coléoptères des denrées alimentaires et des produits entreposés. Lechevalier, Paris, 336 p.
- LIEUTIER, F., DAY, K., BATTISTI, A., GREGOIRE, J.-C., EVANS, H. (Eds) 2004. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis. Springer-Verlag, 569 p.
- NAGELEISEN, L. 2003. Les arbres morts sont-ils dangereux pour la forêt ? *Forêt wallone* 66 : 7-15.
- PAINE, T., RAFFA, K. & HARRINGTON, T. 1997. Interactions among Scolytid bark beetles, their associated fungi and live host conifers. *Ann. Rev. Ent.* 42 : 179-206.
- RÛDINSKY, J. 1962. Ecology of Scolytidae. *Ann. Rev. Ent.* 7 : 327-348.
- SICART, M. 1952. Description et étude de *Aedes pulchritarsis* (Rondani, 1872) récolté en Tunisie. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunis* 5 : 95-101.
- SPEIGHT, M.C.D. & CASTELLA, E. 2001. An approach to interpretation of lists of insects using digitised biological information about the species. *J. Ins. Cons.* 5 : 131-139.
- SPEIGHT, M.C.D. 1989. Les invertébrés saproxyliques et leur protection. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 77 p.
- VALLAURI, D., ANDRE, J., BLONDEL, J. 2003. Le bois mort, une lacune des forêts gérées. *Rev. For. Fr.* LV, 2 : 3-16.