

Ecologie des coléoptères saproxyliques : Biologie des populations et conservation d'Osmoderma eremita (Coleoptera : Cetoniidae)

Glenn Dubois

▶ **To cite this version:**

Glenn Dubois. Ecologie des coléoptères saproxyliques : Biologie des populations et conservation d'Osmoderma eremita (Coleoptera : Cetoniidae). Ecologie, Environnement. Université Rennes 1, 2009. Français. NNT : . tel-00473556

HAL Id: tel-00473556

https://theses.hal.science/tel-00473556

Submitted on 15 Apr 2010

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.

N° d'ordre : 3980 **ANNÉE 2009**

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

École doctorale Vie-Agro-Santé

présentée par

Glenn Dubois

préparée à l'unité de recherche U.M.R. 6553 ECOBIO
Équipe Paysage – Changements Climatiques – Biodiversité
U.F.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement

Écologie des coléoptères saproxyliques : Biologie des populations et conservation d'*Osmoderma eremita* (Coleoptera : Cetoniidae)

Thèse soutenue à Paimpont le 16 novembre 2009

devant le jury composé de :

Jean-Sébastien PIERRE
PR Université Rennes 1 / *président*

Hervé JACTEL
DR INRA / *rapporteur*

Jean-Pierre LUMARET
PR Université Montpellier / *rapporteur*

Thomas RANIUS
Associate Professor Swedish University of Agricultural Sciences / *examinateur*

Philippe VERNON
DR CNRS / *directeur de thèse*

Hervé BRUSTEL
Enseignant Chercheur EI Purpan / *co-directeur de thèse*

Écologie des coléoptères saproxyliques : Biologie des populations et conservation d'*Osmoderma eremita* (Coleoptera : Cetoniidae)



Résumé/Abstract

Résumé : les insectes saproxylophages forment une part importante de la biodiversité des forêts tempérées et jouent un rôle biogéochimique fondamental en participant à la dégradation du bois mort. Le complexe saproxylique européen est aujourd'hui perturbé par les modifications anthropiques des forêts. De nombreuses espèces de ce complexe sont menacées de disparition et leur conservation nécessite de connaître les causes de leur vulnérabilité. Nous avons étudié l'écologie d'un coléoptère saproxylophage cavicole, *Osmoderma eremita*, espèce qui se raréfie à l'échelle de son aire de distribution et présente de faibles capacités de dispersion. Nous avons suivi ses populations par capture-recapture et pistage-radio. Des mesures complémentaires ont été réalisées au laboratoire (manège de vol). Nos objectifs étaient d'expliquer la distribution de l'espèce dans un bocage, d'étudier ses capacités de dispersion et d'analyser ses autres caractéristiques démographiques. Nous avons révélé l'influence de l'ouverture du paysage et de la densité de microhabitats sur la présence de l'espèce, avec une préférence pour les zones ayant subi la plus faible perte d'habitat en 60 ans. Nous avons mesuré des capacités de dispersion trois fois supérieures à celles alors relevées *in natura*. Les capacités des femelles étaient liées à leur condition. Les analyses démographiques ont révélé des sex-ratios biaisées en fonction de la population et de l'année. Nous avons démontré le rôle du sexe dans la démographie de l'espèce, facteur qui devrait intervenir dans les analyses de viabilité. De telles analyses permettent de proposer des mesures de conservation d'*O. eremita* adaptables à d'autres espèces saproxylophages.

Mots-clefs : Capture-marquage-recapture, Condition corporelle, Conservation, Dispersion, Espèce "habitat-tracking", Ouverture du paysage, Pistage-radio, Vol contraint.

Abstract: Saproxylophagous insects are an important part of the biodiversity of temperate forests and play a fundamental biogeochemical role being involved in the degradation of dead wood. The European saproxylic complex is now disrupted by anthropogenic changes in forests. Many species of this complex are endangered and their conservation necessitates understanding the causes of their vulnerability. We studied the ecology of a cavity-dwelling saproxylophagous beetle, *Osmoderma eremita*, a species that is becoming scarce throughout its range and has low dispersal capacities. We monitored its populations by capture-recapture and radio-tracking. Additional measures were undertaken in the laboratory (flight-mill). Our objectives were to explain the distribution of the species in an agricultural landscape, to study its dispersal capacities and to analyze its other demographic characteristics. We have revealed the influence of openness and of the density of microhabitats on the presence of the species, with a preference for areas that have suffered the smallest loss of habitat within 60 years. We measured dispersal capacities that were three times greater than those observed in nature. The capacities of females were related to their condition. The demographic analysis revealed biased sex-ratios depending on population and year. We have demonstrated the role of sex in the demography of the species, a factor which should take place in viability analyses. Such analyses enable to propose conservation measures for *O. eremita* adaptable to other saproxylophagous species.

Key-words: Body condition, Conservation, Dispersal, Habitat-tracking species, Landscape openness, Mark-release-recapture, Radio-tracking, Tethered flight.

En mémoire de Pépé et Grand-Père Robert,

Pour Morgan, Maëlle, Annaëlle et Autrui.

"*An afternoon sufficed to lay out the land into orchard, wood-lot, and pasture, and to decide what fine oaks or pines should be left to stand before the door, and whence each blasted tree could be seen to the best advantage; and then I let it lie, fallow, perchance, for a man is rich in proportion to the number of things which he can afford to let alone.*"

Henry David Thoreau, *Walden* (1854).

Remerciements

Que dire sinon mon impression d'avoir vécu durant ces quelques années une expérience riche d'enseignements, d'apprentissages, et de contacts humains ; une expérience professionnelle m'ayant donné une nouvelle vision d'une facette du monde qui me passionne, une expérience qui a favorisé mon développement personnel.

Que dire de plus, sinon remercier toutes les personnes et institutions sans qui cette expérience n'aurait jamais eu lieu…

Merci à Philippe Vernon (UMR CNRS 6553 EcoBio), mon directeur de thèse, pour son compagnonnage scientifique, pour sa confiance, son dévouement, son opiniâtreté et son humanisme.

Merci à Hervé Brustel (EI Purpan), mon co-directeur de thèse, d'avoir été mon tuteur expert en écologie des coléoptères saproxyliques, passionné et enthousiasmant.

Merci à Françoise Burel (EcoBio) d'avoir co-dirigé une partie des travaux de cette thèse.

Merci à Hervé Jactel (UMR INRA 1202 Biogeco), Jean-Pierre Lumaret (UMR CNRS 5175 CEFE), Jean-Sébastien Pierre (EcoBio) et à Thomas Ranius (Swedish University of Agricultural Sciences) de m'avoir fait l'honneur de participer au jury de cette thèse, de l'avoir expertisée en apportant leurs critiques constructives.

Merci aux financeurs sans qui cette thèse n'aurait pu exister matériellement : la Direction Régionale de L'Environnement des Pays-de-la-Loire, le Conseil Général de la Sarthe et la Société Cofiroute.

Merci à la Commission Pédagogie de l'Ecole Doctorale Vie-Agro-Santé (VAS) et à Daniel Bougeard son ex-directeur qui m'ont accepté au sein de VAS malgré mon parcours atypique.

Merci à l'Ecole Doctorale VAS pour son accueil et notamment à son directeur Yvan Lagadeuc et à Annick Guyomard pour leur soutien.

Merci à Eric Petit (UMR INRA BiO3P) d'avoir été mon tuteur attentif et dévoué auprès de VAS.

Merci à l'UMR CNRS 6553 EcoBio de m'avoir accueilli en son sein, et notamment à son directeur Jean-Sébastien Pierre, à Jocelyne Beven pour son aide administrative, Valérie Briand pour son aide bibliographique.

Merci à l'Office de Génie Ecologique (OGE), notamment à ses directeurs Jean-François Asmodé et Vincent Vignon, et à Catherine Deschand, qui ont assuré l'organisation logistique des missions de suivi des insectes (logement, fourniture du matériel de pistage-radio).

Merci à Christophe Bouget (CEMAGREF) pour son travail de co-encadrement avec des aiguillages qui m'ont aidé à avancer.

Merci à Vincent Vignon pour son travail de co-encadrement en tant qu'expert naturaliste et ingénieur écologue.

Merci à Yannick Delettre (EcoBio) d'avoir été un tuteur attentif qui a beaucoup contribué à mon apprentissage de méthodes statistiques et de l'art d'écrire de manière claire et concise.

Dank u à Jacques van Alphen (EcoBio) d'avoir été mon enseignant lors de mon apprentissage de la rédaction de publications scientifiques.

Merci à Pascaline Le Gouar (EcoBio puis NIOO) dont la collaboration a permis de donner un sens statistique aux résultats de cette thèse.

Merci à Yann Rantier (EcoBio) d'avoir été mon tuteur lors de mon apprentissage des méthodes de Système d'Information Géographique.

Merci à Eric Petit et Dominique Vallet (EcoBio) qui ont commencé mon initiation à l'extraction d'ADN à partir de fèces.

Merci à Jean-Sébastien Pierre et à Manuel Plantegenest (INRA, Laboratoire ESP) pour leur aide en statistiques et de m'avoir permis d'accéder au logiciel SAS.

Merci à Véronique Biquand (UMR CNRS 6552 EVE) pour son aide en informatique.

Merci à Olivier Martin (Société ISATIS Environnement) d'avoir réalisé l'escalade des arbres et d'avoir été un excellent collègue et acolyte durant huit mois lors de mes quatre missions estivales de suivi des insectes.

Merci à Cédric Doaré, Cécile Grimaldi, Coralie Le Châtreux, Nicolas Lebreton et Olivier Martin d'avoir réalisé les suivis d'insectes dans l'Orne et la Sarthe.

Merci à Cédric Doaré, Coralie Le Châtreux, Olivier Martin, Jérôme Pineau et Marie Renouf d'avoir réalisé les relevés GPS de milliers d'arbres près de Gacé dans l'Orne.

Merci à Frédéric Arnaboldi (ONF), Antoine Brin (EI Purpan), Hervé Brustel, Cédric Doaré, Nicolas Gouix (EI Purpan), Cécile Grimaldi, Nicolas Lebreton, Olivier Martin, Martin Ménage, Cyrille van Meer (ONF), Thierry Noblecourt (ONF) et Lionel Valladares (EI Purpan), pour leur participation à la campagne d'échantillonnage de la faune associée à *Osmoderma*.

Merci à Cédric Doaré, Cécile Grimaldi, Nicolas Lebreton, Olivier Martin, Cyrille van Meer et Thierry Noblecourt pour leur aide dans la collecte d'individus d'*Osmoderma*.

Tack à Thomas Ranius, pour l'inspiration qu'il m'a donnée grâce à ses nombreux travaux, pour ses relectures, et pour nos échanges à Lüneburg et à Prague.

Thanks à Colin Hawes (RHUL) pour son aide linguistique et nos échanges sur les méthodes de pistage-radio.

Merci à Carlos Lopez-Vaamonde, Jérôme Rousselet et Daniel Sauvard de l'Unité de Recherche de Zoologie Forestière de l'INRA pour leur accueil chaleureux et nos échanges enrichissants sur les manèges de vol et nos modèles d'études respectifs.

Merci à Sonia Dourlot (Université de Rennes 1, Equipe Ecobiologie des Insectes Parasitoïdes) pour nos séances de photographie animalière et de m'avoir permis d'utiliser ses magnifiques travaux pour illustrer cette thèse.

Merci à Guy Vannier d'avoir initié le projet de synthèse sur les particularités du modèle d'étude *Osmoderma*.

Merci à Pierre Grzelec (DIREN Pays-de-la-Loire) pour son aide administrative en vue de l'obtention des autorisations de capture.

Merci aux nombreuses préfectures qui m'ont autorisé à effectuer des prélèvements d'une espèce protégée, et notamment aux Préfectures d'Ille-et-Vilaine, de l'Orne, des Pyrénées-Atlantiques et de la Sarthe.

Merci à Mme Martini (SOCASO), Romain Fronteau (Cofiroute) et Alain Dupuy (Cofiroute) qui ont assuré ma sécurité et celle de mes collègues lorsque nous fréquentions les abords de l'autoroute A28.

Merci aux nombreuses personnes qui ont autorisé l'accès à leurs terrains, permettant ainsi l'accès aux habitats des insectes, et notamment à M. Bécourt, M. Biaudet, M. Bonhomme, M. Brizard, M. Fouquet et M. Reding.

Merci à la Société Alis d'avoir permis l'utilisation de données collectées par OGE.

Merci à Thierry Charlemagne (Cofiroute) pour nos échanges enrichissants lors de la valorisation de mon travail sous la forme d'une plaquette de vulgarisation destinée à son entreprise.

Merci à Pierre-Louis Chevreau et Anaïs Zimmerlin (Conseil Général de la Sarthe) pour nos échanges très enrichissants sur Natura 2000.

Merci à David Happe (DDAF Mayenne) pour nos échanges sur l'application possible des résultats de cette thèse à une problématique concrète.

Merci, *danke gut* et *grazie mille* à Sylvie Barbalat, Cinzia e Marco Pradella, Philippe Rosset, et Eva Sprecher pour leur accueil chaleureux lors de mes expertises en Suisse en collaboration avec Olivier Martin.

Merci à Hervé Brustel, Antoine Brin, Nicolas Gouix et Lionel Valladares pour leur accueil chaleureux à l'Ecole d'Ingénieurs de Purpan.

Merci à la famille Fouquet pour son très bon accueil au gîte de la Ferme d'Orgères.

Merci au personnel de la Station Biologique de Paimpont (SBP) pour son accueil et son aide : Hervé Amat, Daniel Cloarec, Daniel Cluzeau, Samuel Gornet, Soizick Joly, Catherine Lebouvier, Marc Lebouvier, Maryvonne Lefeuvre, Michel Lefeuvre, Nelly Ménard, Yves Picard, Marie-Claire Quris, Catherine Racineux et Marie-Claire Rialet.

Merci à mes collègues de bureau de SBP de m'avoir supporté dans tous les sens du terme : Bertin, Jean-François, Cindy, Matthieu, Céline.

Merci à toutes les autres personnes côtoyées à SBP pour tous nos échanges : Alexandra, Arnaud, Benoît, Bruno, Cécile, David, Denis, Emilie, Guénola, Haïfa, Hélène, Hervé C., Isabelle, Jean-François, Jean-Philippe, Jessica, Kamel, Karim, Léon-Philippe, Manuelle, Marc C., Marc L., Mélanie, Mickaël, Muriel B., Muriel G., Patrick, Philippe M., Philippe L., Pierre, Quiterie, Samuel, Sébastien, Simone, Sylvain Ga., Sylvain Gu., Vincent.

Merci à Agnès, Alex, Alexandre, Alfonso, Anthony, Christelle, Coralie, Fabien, Frédéric, Isabelle, J.-B., Jean-Luc, Magali, Morgan, Sophie D., Sophie G., pour leurs conseils avisés au moment de mon choix de faire une thèse, durant ma formation de master professionnel CCPI à l'IRBI.

Merci à Claude et Josette pour leur amitié et de m'avoir accueilli ainsi, bras ouverts.

Merci à mes Parents, mes Grands-Parents, à Gaël, Zhenni, Solène, Hervé, Annaëlle, Pascaline, Martine, René, Yann, Marie-Hélène, Morgan, Maëlle, qui m'encouragent toujours à suivre le chemin auquel j'aspire, qui sont un soutien indéfectible.

Merci, Pascaline. Sans toi, que deviendrais-je.

Sommaire

INTRODUCTION GÉNÉRALE **1**

MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE **25**

CHAPITRE I – SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES SUR LE GENRE *OSMODERMA* EN EUROPE **43**

CHAPITRE II – FACTEURS INFLUENÇANT LA PRÉSENCE D'*OSMODERMA EREMITA* DANS UN PAYSAGE AGRICOLE **69**

CHAPITRE III – CAPACITÉS DE DISPERSION D'*OSMODERMA EREMITA* **81**

III.A UN MANÈGE DE VOL POUR LES GRANDS COLEOPTÈRES TELS QU'*OSMODERMA EREMITA* (COLEOPTERA: CETONIIDAE) **85**

III.B CAPACITÉS DE VOL ET COMPORTEMENT SEXE-BIAISÉ PRÉCÉDANT LA DISPERSION D'*OSMODERMA EREMITA* **93**

CHAPITRE IV – PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES DES SEXES D'UNE ESPÈCE D'INSECTE DISCRÈTE : IMPLICATIONS POUR LES MÉTHODES DE SUIVI **117**

DISCUSSION GÉNÉRALE **153**

PERSPECTIVES **175**

BIBLIOGRAPHIE **183**

TABLE DES MATIÈRES **209**

ANNEXES **217**

Introduction générale

1 Contexte général

La biosphère subit actuellement une sixième crise d'extinction d'espèces (Pimm et Lawton 1998) en raison de la combinaison de l'accroissement démographique des populations humaines (Cohen 1995) et des perturbations engendrées par leurs activités (Steffen et al. 2004). Cette situation a déclenché une prise de conscience politique globale qui s'est manifestée lors du Sommet de la Terre à Rio de Janeiro en 1992. L'un des aboutissements de ce sommet est la Convention sur la Diversité Biologique (« Convention on Biological Diversity » ; CBD) signée par une grande majorité de pays et dont l'objectif est de développer des stratégies pour la conservation et l'utilisation durable de la biodiversité (CBD 1992). La biodiversité ou diversité biologique est la diversité de la vie sous toutes ses formes (Gaston 2000), c'est-à-dire à toutes ses échelles d'organisation, depuis les molécules organiques jusqu'aux écosystèmes. L'écologie de la conservation est une discipline scientifique née dans ce contexte de crise d'extinction et qui participe à l'élaboration des stratégies de la CBD. Ses objectifs sont la protection, la gestion et la restauration de la biodiversité. Elle ambitionne une approche holistique en intégrant différentes échelles structurelles, des molécules aux écosystèmes, et en étant résolument transdisciplinaire, depuis l'écologie jusqu'aux sciences sociales, en passant par des dimensions économiques et politiques (Holling 1998).

1.1 La crise de la biodiversité chez les insectes

Pour que la conservation de la biodiversité soit effective, il est nécessaire de connaître la biologie et les exigences écologiques des espèces. Ces connaissances sont souvent les plus complètes pour des groupes taxonomiques connus auprès d'un large public et présentant une diversité spécifique relativement faible ; c'est par exemple le cas de vertébrés tels que les mammifères (Ceballos et Ehrlich 2009). *A contrario*, certains groupes taxonomiques moins connus et à forte diversité spécifique n'ont que très partiellement été étudiés à ce jour. C'est le cas des insectes qui regroupent la majorité des espèces décrites et peuplant actuellement l'écosphère, certaines estimations – dont les critères sont parfois flous – signalant que leur nombre total pourrait être de plusieurs dizaines de millions d'espèces (Rosenzweig 1995). Outre une connaissance souvent lacunaire à leur sujet, les insectes sont parfois plus gravement atteints par la crise d'extinction que les vertébrés dans certaines parties de l'écosphère (Thomas et al. 2004) et il est ainsi d'autant plus nécessaire de mieux les connaître pour comprendre les mécanismes provoquant cette vulnérabilité.

Malgré leur grande diversité et leur vulnérabilité face aux activités humaines, la conservation des insectes n'a que récemment et progressivement été prise en compte par les gouvernements (Pyle et al. 1981). Sur le continent européen, ce n'est qu'au début des années 1980 que des expertises ont été menées à l'initiative du Conseil de l'Europe et à l'échelle de son territoire d'action afin d'estimer les menaces pesant sur les insectes. Les groupes taxonomiques sélectionnés pour ces estimations étaient tout particulièrement les lépidoptères diurnes, les odonates et les « insectes vivant dans le bois mort ou pourri » (Collins et Wells 1987). Ces expertises ont donné lieu à des recommandations du Conseil de l'Europe pour ses états membres sur les moyens à envisager pour conserver certains insectes et leurs habitats (CE 1988). Parallèlement à ces recommandations, certains insectes ont été inclus en tant qu'espèces protégées dans la Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel (Annexe II de la « Convention de Berne » entrée en vigueur en 1982 ; CEE 1982). Les espèces choisies alors devaient répondre à des critères de représentativité biogéographique, écologique et taxonomique, de menace sérieuse d'extinction, de facilité d'identification et de familiarité pour les citoyens européens dans le cadre d'une stratégie politique de sensibilisation à la protection des insectes (Collins et Wells 1987). Une directive européenne prenant en compte la conservation des insectes et de leurs habitats a été votée par la suite (Conseil des Communautés Européennes ; CCE 1992), puis adoptée par les états membres de l'Europe tels que la France (Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable ; MEDD 2007).

Cette démarche législative s'est confrontée à des connaissances scientifiques fragmentaires sur les espèces et donc parfois à des incohérences quant à l'application de la directive européenne sur les territoires nationaux. Ainsi, sur les quatre espèces de coléoptères « vivant dans le bois mort ou pourri » retenues pour les listes de protection européennes finalisées (Van Helsdingen et al. 1996), seule une espèce (*Osmoderma eremita*) est représentative des espèces rares (c'est-à-dire présentant une aire de distribution réduite ou des exigences écologiques strictes ; Fontaine et al. 2007) et menacée d'extinction en France. Une autre de ces espèces (*Cucujus cinnaberinus*) n'est pas recensée parmi la faune française (Brustel 2001). Les deux dernières espèces (*Cerambyx cerdo* et *Rosalia alpina*) sont plutôt des espèces de type porte-drapeau (« flagship species » ; Walpole et Leader-Williams 2002), c'est-à-dire des espèces facilement identifiables et utiles pour la sensibilisation du grand public, mais dont l'utilité en tant qu'outil de gestion de la biodiversité est très discutée (Simberloff 1998). Un inventaire a permis par la suite de mettre en évidence sur le territoire français des dizaines

d'espèces liées au bois mort, rares, potentiellement menacées d'extinction, et susceptibles de ne pas bénéficier indirectement des mesures de protection de ces cinq espèces car non strictement liées écologiquement à celles-ci (Brustel 2001). Les mesures de protection de certaines espèces décidées à une échelle continentale sont donc susceptibles de ne pas permettre la protection de la biodiversité à une échelle régionale. La localisation et la gestion de « points chauds » de la biodiversité c'est-à-dire de zones à forte biodiversité (« hotspots » ; Jepson et Canney 2001) et la création de listes rouges d'espèces menacées (Rodrigues et al. 2006) contribuent aujourd'hui à éviter ces problèmes d'échelle. L'idéal serait d'établir un inventaire cartographique précis de la biodiversité des insectes et surtout d'approfondir les connaissances sur leur biologie et leurs exigences écologiques afin de mieux discerner les espèces menacées d'extinction (Samways 2006).

1.2 Une approche de la conservation de la biodiversité par la prise en compte des services écologiques

Les incohérences décrites ci-dessus entraînent bien souvent une approche inappropriée et à court terme de la conservation de la biodiversité (Balmford et al. 2005b). Cette conservation pourrait être rendue plus efficace par des politiques basées sur une démarche systémique et non restreinte à telle ou telle espèce indépendamment de l'écosystème dans lequel elle est incluse, tout en mettant l'accent sur le rôle des écosystèmes et des espèces qui les peuplent pour la pérennité de la biosphère. Une telle démarche a été adoptée par la CBD notamment lorsqu'elle a soutenu l'Évaluation du Millénaire des Ecosystèmes (« Millenium Ecosystem Assessment » ; MA). Le MA est une étude scientifique à l'échelle globale qui a fourni, en vue de leur conservation et de leur utilisation durable, une appréciation de l'état et de l'évolution des écosystèmes mondiaux et des services qu'ils assurent (MA 2005). Les services des écosystèmes sont des processus naturels utiles et souvent nécessaires aux populations humaines sans qu'elles aient à agir pour les obtenir (Kremen 2005). Certaines de ces fonctions, comme la production de l'oxygène de l'air, l'épuration naturelle des eaux, les ressources qui nourrissent les animaux domestiqués ou chassés ou le recyclage de la matière organique, sont essentielles à notre survie (Larsen et al. 2005). Les insectes sont des acteurs majeurs de certaines de ces fonctions (e.g. le recyclage de la matière organique, la pollinisation) et, par leurs rôles écologiques, ils peuvent influencer le fonctionnement et la survie des populations humaines (Losey et Vaughan 2006).

A l'inverse, l'Homme cause des changements majeurs et globaux du fonctionnement des écosystèmes, ceci en raison de l'importance et de l'accroissement de son impact sur des régulateurs majeurs de la structure et de la dynamique des populations. Parmi ces régulateurs se trouvent des facteurs physicochimiques (e.g. les conditions édaphiques et climatiques) mais aussi des facteurs biologiques tels que la biodiversité (Tilman 1999). Pour que les scientifiques puissent fournir à la société les connaissances nécessaires à une gestion raisonnée de la Terre et de ses ressources biologiques, il leur faut comprendre les raisons des changements des écosystèmes et de l'érosion de la biodiversité (Tilman 1999). Cette nécessité a été formalisée par 190 pays de la CBD qui ont fixé un objectif global de gestion de la biodiversité (« Objectif 2010 ») dont le but est « d'obtenir en 2010 une réduction significative du taux d'érosion de la biodiversité aux niveaux global, régional, et national en vue d'une diminution de la pauvreté et pour le bénéfice de toute forme de vie sur Terre » (UNEP 2002).

La compréhension des mécanismes liant entre eux l'état de la biodiversité, les processus globaux, les activités humaines et les services écologiques en vue de la conservation de la biodiversité en est à ses débuts (Balmford et al. 2005a), probablement parce qu'elle nécessite à la fois une progression des connaissances dans ces domaines et une intégration interdisciplinaire récente et difficile à mettre en œuvre. Cette mise en œuvre se poursuit et des questions importantes pour la conservation de la biodiversité ont été publiées récemment (Sutherland et al. 2009). Ces questions concernent autant les écosystèmes, les processus naturels et anthropiques que les espèces. Elles permettent d'avoir une approche intégrée de la biodiversité et mettent en avant la gestion des espèces, tout en constituant une aide à l'identification de nouvelles directions de recherche et une assistance pour les financeurs dans le cadre de cette gestion (Sutherland et al. 2009). Dans le cadre de l'Objectif 2010, il semble pertinent de centrer les enjeux de conservation de la biodiversité sur la gestion des espèces rares, la crise d'extinction actuelle affectant majoritairement celles-ci (Fontaine et al. 2007).

1.3 L'importance des espèces rares dans la conservation de la biodiversité

Rosenzweig et Lomolino (1997) définissent la rareté comme étant la faible abondance des individus d'une espèce i.e. leur faible effectif total. Trois traits généraux peuvent prédisposer une espèce à la rareté : (*i*) la spécialisation à des habitats restreints ; (*ii*) les interactions avec des compétiteurs ou des prédateurs limitant les effectifs ; (*iii*) l'occupation d'un haut niveau

trophique (Rosenzweig et Lomolino 1997). La raréfaction ou la disparition d'espèces spécialistes entraîne la disparition des services écologiques irremplaçables que ces espèces assurent (Larsen et al. 2005). La biologie des espèces rares est cependant souvent méconnue. Ces espèces nécessitent pourtant des mesures de conservation adaptées aux traits qui les caractérisent (Raphael et al. 2007).

1.3.1 Les caractéristiques de l'habitat des espèces rares

Les espèces rares peuvent se situer dans des habitats ou des aires géographiques d'étendue restreinte (elles sont alors qualifiées d'endémiques) ou ont une distribution fragmentée dans une aire de répartition plus vaste (Rosenzweig et Lomolino 1997). Rosenzweig et Lomolino (1997) proposent une typologie de traits plus particuliers liés à l'habitat, prédisposant les espèces à la rareté : (*i*) le fait d'occuper une niche écologique extrême dans une guilde d'espèces présentant des préférences distinctes ; (*ii*) le fait d'appartenir à des taxons très sélectifs dans le choix de leurs habitats ; (*iii*) le fait de dépendre d'un habitat qui tend à disparaître à la suite de changements globaux ; (*iv*) le fait de dépendre de dynamiques interactives chaotiques. Les changements globaux actuels provoquent – à une échelle temporelle ne permettant pas l'adaptation aux nouvelles conditions – la fragmentation et la disparition de certains types d'habitats, phénomènes promoteurs de rareté ou de disparition des espèces spécialistes de ces habitats (McKinney et Lockwood 1999). Rosenzweig et Lomolino (1997) citent pour exemple le cas du nécrophage *Nicrophorus americanus* (Coleoptera : Silphidae) une espèce de grande taille et très spécialisée, autrefois très répandue en Amérique du Nord, qui est devenue rare du fait de l'élimination des grands vertébrés sauvages et de la raréfaction de leurs cadavres se décomposant sur une épaisseur importante d'humus.

1.3.2 Espèces rares et dynamique en métapopulation

La plupart des espèces rares ont une distribution spatiale discrète en raison de la fragmentation des habitats à l'échelle des écosystèmes ou en raison de propriétés intrinsèques aux espèces telles que leur mode de reproduction et leur comportement de dispersion. La détermination de la rareté d'espèces à distribution discrète dépend alors de l'échelle d'observation (He et Condit 2007). Les cas extrêmes de distribution discrète sont représentés par exemple par des espèces inféodées à des microhabitats « ponctuels » à l'échelle d'un écosystème. Il est dans ce cas possible de considérer chaque microhabitat comme abritant une

population locale. Chaque population locale peut alors être connectée de façon transitoire à d'autres populations locales grâce à la dispersion d'individus entre elles. Un ensemble de populations locales connectées forme ainsi une métapopulation caractérisée par des évènements d'extinction de populations locales ou d'apparition par colonisation de microhabitats (Levins 1969). A une échelle plus large, la fragmentation de l'habitat contenant les microhabitats peut déterminer à son tour un fonctionnement de type métapopulation (Hanski et Ovaskainen 2003). La dynamique de chaque population locale et la dispersion entre celles-ci influencent directement la dynamique de la métapopulation. La taille et le degré d'isolement des populations locales agissent sur leurs paramètres démographiques et génétiques. Les populations petites et isolées seront ainsi plus vulnérables aux phénomènes stochastiques de types démographique ou génétique (Barrett et Kohn 1991) et de type environnemental (Casagrandi et Gatto 2002). Le degré d'isolement de chaque population est en partie déterminé par la dispersion entre chaque population qui est le processus crucial pour la cohésion de la métapopulation tant du point de vue démographique que génétique (Bullock et al. 2002).

1.3.3 Les caractéristiques de la dispersion des espèces rares

Gaston (1994) met en avant une faible capacité de dispersion comme une cause possible de la rareté. Chez les insectes, c'est probablement le cas chez certains Odonates par exemple (Purse et al. 2003). La dispersion peut être définie comme la succession du départ d'un individu d'un site, des mouvements de cet individu à la recherche d'un autre site pour se reproduire et de son installation dans ce nouveau site (Clobert et al. 2001). La dispersion est une stratégie permettant d'augmenter la fitness (i.e. valeur sélective) des individus dans un paysage spatio-temporellement hétérogène (Bowler et Benton 2005). Elle est également importante pour la dynamique des populations car elle détermine les taux de colonisation dans ces systèmes (Trakhtenbrot et al. 2005). Il existe de nombreux cas d'espèces organisées en métapopulations se raréfiant suite à un changement de la structuration spatio-temporelle de leurs microhabitats et à l'inadaptation de leurs capacités de colonisation face à cette nouvelle structuration. C'est par exemple le cas chez des coléoptères inféodés aux carpophores de champignons lignicoles qui résistent plus ou moins bien à l'aménagement de forêts en fonction de leurs capacités de dispersion (Jonsson 2003).

1.4 La hiérarchisation des priorités en conservation

Une hiérarchisation des priorités à accorder aux espèces rares est mise en œuvre face au grand nombre d'espèces potentiellement menacées. Afin d'effectuer une telle hiérarchisation, il est nécessaire d'évaluer les risques d'extinction des populations et des espèces. L'évaluation des risques peut s'effectuer formellement à l'aide d'analyses de viabilité des populations ("Population Viability Analysis" ou PVA ; Taylor 1995, Gärdenfors 2000) qui sont un ensemble de méthodes destinées à l'évaluation des menaces subies par les populations, de leurs risques d'extinction ou de déclin et de leurs probabilités de rétablissement. Les PVA sont basées sur l'analyse par modélisation des données d'une espèce particulière (Akçakaya et Sjögren-Gulve 2000). Pour développer ces analyses, il est nécessaire d'estimer les paramètres caractérisant les propriétés écologiques et évolutives des espèces, tels que les paramètres démographiques, génétiques ou comportementaux. De tels paramètres varient dans l'espace et dans le temps et subissent une incertitude liée à ces fluctuations et aux erreurs d'estimation. Il est alors nécessaire d'effectuer des suivis à long terme pour prendre en compte leur variabilité (Hellmann et al. 2003). Cette incertitude est particulièrement importante chez les espèces rares dont les échantillons sont par définition le plus souvent de faible taille (Rosenzweig et Lomolino 1997), mais elle ne diminue pas pour autant la fiabilité des PVA (McCarthy et al. 2003).

2 Les forêts tempérées caducifoliées et les coléoptères saproxyliques

La surface actuelle des continents a été subdivisée par les écologues en grandes unités écologiques, ou biomes, définies par la structure de la végétation qui les recouvre majoritairement en relation avec des conditions climatiques particulières (Pennington et al. 2004). Le concept de biome est assez flexible et le nombre de biomes terrestres varie selon les auteurs mais est en général de l'ordre d'une quinzaine. Notre étude se situe dans le biome forestier tempéré dont les grandes formations climaciques sont les forêts caducifoliées. En Europe, la forêt s'étend sur 140 millions d'hectares dont 14 millions d'hectares pour la France où le taux de boisement est de 25% dont deux tiers d'essences caducifoliées (Dajoz 2007).

2.1 La forêt : un enjeu pour la conservation de la biodiversité

La forêt a des fonctions multiples qu'il convient de conserver ou de restaurer. Outre des utilisations anthropocentriques pour les bois de chauffage, d'œuvre et différents loisirs, la forêt intervient dans des processus globaux tels que la protection des sols contre l'érosion (Vogt et al. 1986), les régulations hydrologique (Band et al. 1993) et climatique (Nabuurs et al. 1997). La forêt joue également un rôle majeur dans la conservation de la biodiversité, y compris la forêt tempérée (Norton 1996). Pour des raisons de simplification, nous nommerons par « forêt » la forêt tempérée caducifoliée dans la suite de l'exposé. Nous ne traiterons pas de la forêt tempérée de conifères qui présente des caractéristiques différentes de la forêt tempérée caducifoliée (Nakashizuka 1991 ; Reich et al. 1995). La différence principale qui nous intéresse est la bien moindre représentation des cavités d'arbres (le microhabitat de notre modèle d'étude, Chap. I) dans les forêts tempérées de conifères (Ranius et al. 2005). Il faut cependant noter que ces forêts de conifères jouent également un rôle important dans la conservation de la biodiversité (Carey 2003).

2.1.1 Hétérogénéité des forêts primaires et biodiversité

Dans les forêts primaires actuelles, les arbres présentent une diversité spécifique élevée et atteignent des tailles et des âges importants. Les forêts primaires sont aussi caractérisées par une structure en mosaïque (Remmert 1991) qui participe à l'hétérogénéité des forêts dont le rôle est important dans la survie des espèces (Hui et al. 2004). La complexité de la masse végétale ainsi formée permet une grande diversification des niches écologiques et la coexistence d'un nombre élevé d'espèces (Ziv 1998). Les premières forêts connues à l'état fossile datent du milieu du Dévonien (Meyer-Berthaud et Decombeix 2008). Depuis l'apparition de ces premières forêts, l'augmentation progressive de l'importance relative des végétaux ligneux par rapport aux espèces herbacées a été accompagnée d'une grande diversification des espèces animales, notamment chez les hexapodes (Labandeira 2006). Les insectes, qui représentent le groupe animal le plus riche en espèces, jouent dans les forêts des rôles très divers et importants. Ce sont par exemple des phytophages, des pollinisateurs, des prédateurs, des parasites ou des décomposeurs. A titre d'exemple, la forêt polonaise de Białowieza, dont l'inventaire est l'un des plus exhaustifs, abrite 11564 espèces animales dont 6243 espèces d'insectes (en ne prenant en compte que les coléoptères, les diptères et les

lépidoptères). Les coléoptères y représentent à eux seuls 1000 espèces liées au bois mort (Gutowski et Jaroszwicz 2001).

2.1.2 Facteurs déterminants de l'hétérogénéité des forêts

Les facteurs naturels d'origine abiotique qui agissent sur la flore et la faune dans les forêts concernent notamment le climat et les modifications physiques telles que la fragmentation causée par les tempêtes (Bouget 2005), les incendies (Lindbladh et al. 2003) ou les grands mammifères (Johnson 2009).

Les facteurs climatiques les plus importants dans les forêts sont l'éclairement, la température, la pluviosité, l'humidité relative et le vent. Les forêts suffisamment étendues exercent une influence sur les climats régionaux. Elles offrent un milieu où les variations climatiques sont tamponnées : réduction de la vitesse du vent et des écarts de température, diminution de l'éclairement et augmentation de l'humidité relative (Chen et al. 1999). L'intensité lumineuse dans le sous-bois varie beaucoup avec les caractéristiques de la strate arborée et avec la saison. Dans les forêts des régions tempérées, les températures maximales d'été sont plus basses et les températures minimales d'hiver sont plus hautes que les températures mesurées à l'extérieur des forêts. Dans le cas des feuillus, l'éclairement relatif est plus important en hiver lorsque les feuilles sont tombées. La diversité structurelle des forêts permet l'existence de microclimats, par exemple au sein des troncs d'arbres morts. La température à l'intérieur des troncs est fonction de l'exposition de l'arbre, de l'ensoleillement et de la structure du tronc et de son écorce. En exposition au soleil la température subit des variations quotidiennes beaucoup plus importantes que l'air ambiant sous abri. Sous des écorces situées à l'abri du rayonnement solaire, les oscillations thermiques sont amorties par rapport à l'air ambiant (Nicolai 1986).

Les trouées et les zones peu denses en végétation ligneuse sont des éléments qui participent à la diversité structurelle et spécifique des forêts. Elles ont un rôle dans l'ouverture du milieu qui peut être favorable par exemple à certaines espèces thermophiles (Niklasson et Drakenberg 2001). Elles ont aussi un rôle dans la connectivité des habitats et en conséquence sur la persistance des espèces (Hansson 1991).

2.1.3 L'influence de ces facteurs sur le fonctionnement des populations d'insectes

La température et les autres facteurs climatiques forestiers exercent des actions multiples sur la physiologie et le comportement des insectes. Chez les insectes qui vivent dans un milieu où les variations de température sont peu marquées, la température létale inférieure pouvant être atteinte en hiver est plus élevée que celle des espèces vivant dans des milieux où les variations de température sont plus importantes (Leather et al. 1993). De plus, il existe une corrélation entre les caractéristiques des microhabitats choisis par les insectes vivant dans les arbres morts et leur résistance aux températures élevées et à la déshydratation (Dajoz 2007). Le rythme d'activité de beaucoup d'insectes forestiers est sous le contrôle de facteurs climatiques comme l'humidité relative. Ainsi, le Curculionide xylophage *Rynchophorus cruentatus* vole lorsque la température augmente et que l'humidité relative diminue (Weissling et al. 1994).

L'hétérogénéité structurelle du milieu influence également la distribution des populations d'insectes. Par exemple, une étude suédoise a mis en évidence que parmi 85 espèces de coléoptères liés au bois mort, 42 (49 %) se répartissent en fonction de l'ouverture du milieu et que parmi ces 42 espèces 29 (69 %) préfèrent les zones forestières ouvertes et 12 (31 %) préfèrent le milieu fermé dit « milieu intérieur forestier » (Lindhe et al. 2005).

2.2 Le bois mort : un compartiment essentiel des forêts

La biomasse des forêts est principalement composée de matière d'origine végétale et essentiellement sous forme de bois « vivant » c'est-à-dire du bois recouvert par de l'écorce vivante et non atteint de nécrose (le bois vivant est en réalité constitué pour partie de tissus morts). Au bois vivant s'oppose le bois dit « mort » défini comme un bois qui n'est plus recouvert d'écorce vivante et/ou atteint de nécroses d'origine fongique ou bactérienne. Le bois mort est très abondant dans les forêts primaires, son volume pouvant dépasser 200 m^3/ha et représenter près de un cinquième du volume de la biomasse aérienne (Bobiec et al. 2005).

2.2.1 Formation et diversité des microhabitats liés au bois mort

La formation de bois mort a lieu lorsque les arbres sont confrontés à un stress lié aux compétitions intra- et interspécifiques ou dans le cas de compétitions entre branches d'un même arbre (élagage naturel ; Nordén et al. 2004). Elle a également lieu dans le cas de

perturbations d'origine biotique (e.g. les attaques d'insectes xylophages primaires ; Bouget et al. 2005 – les perturbations anthropiques telles que la taille ou les chocs d'engins) ou abiotique (e.g. les tempêtes ; Bouget et Gosselin 2005 – le vent, la foudre, les gélivures ou les coups de soleil).

Le bois mort présente une grande diversité de microhabitats qui provient de la combinaison d'une grande variété d'espèces d'arbres, de forme des fragments et de degrés de décomposition (Lee et al. 1997). A ces propriétés intrinsèques se combinent des facteurs extrinsèques abiotiques tels que la distance au sol et l'exposition aux rayonnements solaires et aux précipitations, ces facteurs influençant les conditions microclimatiques, leurs amplitudes et leurs fluctuations (Bobiec et al. 2005). Des facteurs biotiques tels que le peuplement d'espèces se développant dans le bois mort provoquent également des trajectoires de décomposition aboutissant à la formation de microhabitats différents selon la composition spécifique des peuplements (Brustel 2001). Les microhabitats liés au bois mort occupent un volume de quelques millimètres à quelques mètres cube et ont donc une répartition très discrète à l'échelle des paysages. Ils peuvent alors être quantifiés par une certaine densité d'unités de microhabitat par unité de surface de paysage (Götmark et Thorell 2003). Ces microhabitats sont aussi caractérisés par leur durabilité c'est-à-dire le temps s'écoulant entre leur apparition et leur disparition ou leur changement en un nouveau type de microhabitat (de quelques jours à quelques siècles). Ces processus d'apparition et de disparition/changement sont régis par les procédés de décomposition ou par des perturbations induisant des changements des conditions externes - par exemple un changement de position dû à une chute d'arbre (Krankina et Harmon 1995). Les microhabitats liés au bois mort constituent ainsi un système complexe et dynamique comprenant des phases successives de durées variables.

La formation de nécroses dans du bois recouvert d'écorce vivante peut se traduire par l'apparition de microhabitats très particuliers que sont les cavités d'arbres. La formation des cavités dites hautes est souvent la conséquence de la mort d'une branche suivie de sa chute, et elle est de manière générale liée à des perturbations provoquant à terme une exposition du bois à l'air libre (foudre, choc, gélivure, coup de soleil). Les cavités peuvent être remplies d'eau (dendrothelmes) ou sèches et remplies de terreau pendant une partie de leur existence (nous les appellerons cavités par la suite). Les cavités constituent un habitat à répartition discontinue ayant une longue persistance de l'ordre de quelques décennies, voire du siècle. Le terreau qui remplit les cavités provient de la décomposition du bois sous l'action de

champignons et d'insectes et de l'accumulation de matières organiques provenant de l'extérieur des cavités. Les caractéristiques physico-chimiques de ce terreau sont celles du bois très dégradé et sont souvent proches de celles d'un humus de type mull (Dajoz 2007). Alors que le taux d'azote organique est faible dans le bois sain, il augmente dans le bois carié et il devient beaucoup plus élevé dans le terreau et les cavités qui contribuent donc à l'apport de ressources nutritives (Jönsson et al. 2004). Le microclimat qui règne dans les cavités s'apparente à celui qui règne dans les troncs et l'effet bénéfique des milieux ouverts sur la chaleur régnant dans les cavités a été établi (Ranius et Jansson 2000). Le régime thermique dépend de la position de la cavité par rapport au sol, de son degré d'ensoleillement, de la taille de son ouverture, de la quantité de terreau, de son humidité et par extension de l'activité microbienne, fongique et animale. Les variations de température sont fortement atténuées par rapport à celles de l'air ambiant (Kelner-Pillault 1967, Sedgeley 2001). Cet effet de tampon thermique est dû à l'humidité qui est retenue dans la cavité en raison de la grande richesse en colloïdes du terreau.

2.2.2 La décomposition du bois mort par les espèces saproxyliques saproxylophages

Le mode de minéralisation dominant des forêts tempérées primaires s'effectue majoritairement par l'intervention d'organismes spécialisés, mais aussi par l'action de facteurs abiotiques tels que les incendies et l'érosion (Bobiec et al. 2005). La décomposition du bois mort dans les forêts tempérées primaires est beaucoup plus lente que celle des feuilles. Le bois est composé principalement de cellulose, d'hémicelluloses et de lignine qui sont responsables de sa dureté élevée et de sa composition chimique particulière qui le rendent difficilement dégradable par les organismes vivants. Une action simultanée de bactéries, de champignons et d'invertébrés, surtout des insectes, est nécessaire à cette dégradation qui peut demander plusieurs décennies à plusieurs siècles tout en assurant un approvisionnement constant de nutriments.

L'extrême diversité des microhabitats associés au bois mort peut-être interprétée comme l'un des facteurs responsables de la grande diversification du groupe des espèces dites saproxyliques et de leurs niches écologiques (Grove 2002b, Jonsson et al. 2005, Jonsell et Weslien 2003). Les espèces saproxyliques sont des espèces qui dépendent, pendant une partie au moins de leur cycle, de microhabitats liés au bois mort ou de la présence d'autres

organismes saproxyliques nécessaires à leur développement (Speight 1989). Les espèces saproxyliques représentent une part importante de la diversité spécifique des forêts. Par exemple, les 1000 espèces de coléoptères saproxyliques recensées dans la forêt de Białowieza représentent plus du tiers des espèces de coléoptères de cette forêt (Gutowski et Jaroszwicz 2001). Ces espèces sont souvent devenues très spécialistes sous la pression de la compétition interspécifique et elles ont acquis une morphologie, une physiologie et des traits d'histoire de vie adaptés à leur milieu. Parmi les espèces saproxyliques, il est utile de distinguer les espèces saproxylophiles (ou xylodétriticoles) qui vivent aux dépens du bois mort sans s'en nourrir obligatoirement (ils peuvent être des prédateurs) et les espèces saproxylophages (ou xylophages secondaires) qui sont une catégorie de saproxylophiles se nourrissant obligatoirement de bois mort (Brustel 2001, Bouget et al. 2005). Les saproxylophages interviennent dans la décomposition de la biomasse ligneuse et participent donc au recyclage des nutriments, service majeur parmi la diversité des services écologiques à prendre en compte dans le cadre de « l'objectif 2010 » (Balmford et al. 2005a). Si, dans les régions tempérées, les feuilles mortes sont surtout dégradées – dans le cas des insectes – par des diptères, le bois est quant à lui essentiellement dégradé par des coléoptères saproxylophages après action des champignons lignicoles (Bouget et al. 2005).

Parmi les coléoptères saproxylophages, plusieurs espèces de la famille des Cetoniidae (Coleoptera : Scarabaeoidea) se développent dans les cavités (Luce 1995). Ces espèces sont qualifiées de cavicoles (Bouget et al. 2005) et forment une guilde. Le concept de guilde se réfère aux mécanismes de partage d'une ressource par des espèces dans un contexte compétitif (Blondel 2003). Dans le cas des espèces cavicoles il s'agit notamment d'une compétition dans l'exploitation de la ressource cavité qui est très restreinte spatialement. Les Cetoniidae cavicoles et d'autres espèces de la superfamille des Scarabaeoidea mangent le bois déjà plus ou moins attaqué par d'autres insectes, par des champignons et des bactéries. Ils possèdent au niveau de leur intestin postérieur une chambre de fermentation remplie de protozoaires et de bactéries qui décomposent le bois (Egert et al. 2003). Les Cetoniidae servent donc d'intermédiaire aux microorganismes décomposeurs en favorisant leur action et ils interviennent dans le processus d'enrichissement en azote (Szanser 2000, Jönsson et al. 2004), service écologique majeur car cet élément est indispensable au développement et à la reproduction de nombreux organismes dont les insectes (Chown et Nicolson 2004). Les espèces de coléoptères qui interviennent au début du processus de décomposition du bois sont en général liées à une essence d'arbre. Ils sont de petite taille, se développent rapidement, sont

prolifiques et ont un fort pouvoir de dispersion (c'est le cas par exemple de nombreuses espèces de la famille des Scolytidae ; Safranyik et al. 1989). Au contraire, les espèces qui interviennent à la fin de ce processus de décomposition, comme les Cetoniidae, ne sont plus liées à une essence mais à des propriétés physicochimiques de leur microhabitat. En outre, elles sont de grande taille, se développent lentement, sont peu prolifiques, peuvent rester pendant plusieurs générations dans le même microhabitat et elles ont un faible pouvoir de dispersion. Les métapopulations des Cetoniidae cavicoles présentent des populations locales dont la répartition et la dynamique dépendent de celle des cavités où elles se reproduisent. Les caractéristiques des Cetoniidae cavicoles énoncées précédemment les rendent particulièrement vulnérables aux perturbations de la structuration spatio-temporelle de leurs microhabitats dont les processus d'apparition sont de surcroit très lents (Ranius et Hedin 2004). Ces espèces qui présentent une stratégie de reproduction de type K (Pianka 1970) sont très sensibles aux perturbations d'origine anthropique et notamment à la fragmentation de leur habitat à l'échelle des paysages.

3 Les perturbations anthropiques des forêts et leurs conséquences sur les peuplements de coléoptères saproxyliques

Parmi les facteurs qui déterminent l'abondance et la répartition des espèces, les activités humaines modifiant les forêts ont pris une ampleur de plus en plus importante au cours de l'histoire.

3.1 Bref historique de l'impact de l'homme sur les forêts primaires en Europe

L'équilibre entre surfaces boisées et non boisées se modifie fréquemment, souvent au détriment des forêts, parfois à leur avantage. Dans les régions tempérées d'Europe, les glaciations quaternaires ont joué le rôle de perturbations naturelles influençant cet équilibre. A ces perturbations naturelles se sont ajoutées celles dues à l'homme qui a profondément modifié et souvent supprimé les forêts primaires. Avant la révolution néolithique (qui a commencé il y a 11000 ans et qui vit l'invention de l'agriculture), l'Europe était couverte de forêts caducifoliées (Halkka et Lappalainen 2001). Le développement de l'agriculture a connu

une accélération à partir du Moyen Âge et a coïncidé avec l'élimination d'une partie des forêts. Les zones ainsi dégagées étaient maintenues grâce au pâturage du bétail (Weisdorf 2005). Les peuplements qui ont subsisté jusqu'à aujourd'hui sont pour la plupart considérablement artificialisés par les méthodes de sylviculture. Ils sont devenus des forêts secondaires dans lesquelles la survie de nombreuses espèce est menacée car ces espèces ne sont pas adaptées aux nouvelles conditions (Verheyen et Hermy 2001). Ces modifications ont été accompagnées de l'éradication totale de beaucoup de grands mammifères, qui avaient un rôle très important dans le fonctionnement et le maintien de l'hétérogénéité des forêts (Johnson 2009). De nombreux invertébrés ont également disparu sauf dans quelques rares vestiges de forêt primaire épargnés dans les secteurs peu accessibles tels que certaines zones montagneuses. L'accroissement démographique des populations humaines au siècle dernier (Cohen 1995) a de plus entraîné un fort développement de l'urbanisation et des infrastructures qui favorisent la fragmentation des forêts et affectent la persistance de nombreuses espèces en réduisant leurs mouvements de dispersion entre fragments d'habitat (Eigenbrod et al. 2008).

3.2 Les principales conséquences des perturbations anthropiques sur les forêts et la persistance des espèces saproxyliques

Les conséquences de l'artificialisation des forêts sont nombreuses sur la structure, le fonctionnement des forêts et la biodiversité.

3.2.1 Homogénéisation des forêts et diminution du compartiment « bois mort »

La structure complexe des forêts primaires est souvent profondément altérée et simplifiée par les aménagements destinés à l'exploitation économique des forêts. Les forêts aménagées pour la sylviculture peuvent être des boisements spatialement uniformes et monospécifiques constitués d'arbres de même âge, parfois d'essences exotiques, qui sont prélevés simultanément à leur âge d'exploitabilité économique i.e. le plus souvent au tiers de leur espérance de vie maximale. Alors que l'accumulation de bois mort peut atteindre des volumes très importants dans les forêts primaires (200 $m^3.ha^{-1}$; Bobiec et al. 2005), son volume n'est le plus souvent que de 1 à 5 $m^3.ha^{-1}$ dans les forêts aménagées car il est éliminé ou son apparition est empêchée par les pratiques sylvicoles. Le bois mort est parfois même presque

totalement absent dans les forêts aménagées. Si le nombre d'arbres creux atteint 70 ha^{-1} dans les forêts primaires (Bobiec et al. 2005), il est souvent réduit à 1 ha^{-1} dans les forêts aménagées en France car les arbres susceptibles de porter des cavités sont éliminés au cours de la révolution sylvicole lors des dégagements ou des coupes d'amélioration (ONF 1993). Cette simplification modifie le microclimat, réduit le nombre de niches écologiques disponibles et a pour conséquence une perte de la biodiversité qui touche tous les groupes d'animaux. Les espèces qui disparaissent en priorité sont celles qui sont liées à des microhabitats particuliers (par exemple les Cetoniidae cavicoles) ou à des types d'alimentation présents seulement dans les forêts non aménagées (Grove 2002a).

3.2.2 Fragmentation des forêts

L'Europe présente encore 15 à 20 millions d'hectares de forêts qui peuvent être considérées comme subnaturelles ou peu modifiées par les activités humaines, soit 10 à 15% de sa couverture forestière totale. Seulement 2 à 3% des forêts sont primaires en Europe de l'Ouest. Les forêts primaires ont donc subi une fragmentation extrême à grande échelle puisqu'elle recouvraient la quasi-totalité de l'Europe avant la révolution néolithique (Halkka et Lappalainen 2001). Cette fragmentation a un impact sur la richesse spécifique (Quinn et Harrison 1988) en provoquant l'extinction de certaines espèces quand elle atteint certains seuils (Bascompte et Sole 1996). Seules les espèces adaptées aux conditions créées artificiellement dans les forêts aménagées y ont survécu. La survie des espèces dans les forêts aménagées est dépendante de la présence des microhabitats auxquels elles sont inféodées (Introduction générale § 2.2.1). Elle est également dépendante d'une quantité minimale de microhabitats disponibles et de distances séparant les microhabitats qui permettent la dispersion des individus et la viabilité des métapopulations (Hanski 1996, Clobert et al. 2001). La qualité de la matrice paysagère influence aussi l'efficacité de la dispersion entre microhabitats (Lindenmayer et al. 2001) et certaines structures paysagères peuvent contrer l'effet de la fragmentation en jouant le rôle de corridors (Petit et Burel 1998).

3.2.3 Apparition de nouvelles structures paysagères liées aux forêts

Certaines pratiques forestières sur feuillus peuvent avoir des effets bénéfiques sur les cortèges saproxyliques et particulièrement les espèces cavicoles. Il s'agit par exemple de la formation d'arbres têtards (Read 1991), aussi appelés « taillis sur futaie », de l'émondage de manière plus générale, et de quelques formes de traitement en taillis qui favorisent la formation de

cavités (Kirby et Drake 1993). Les arbres têtards et émondés se trouvent dans des milieux boisés tels que les haies et les vergers qui existent dans les bocages (Baudry et Jouin 2003). Les haies et les vergers traditionnels présentent aujourd'hui de nombreux arbres vétérans et une grande diversité d'essences dans le cas des haies. Ces milieux sont caractérisés par des arbres très vieux et déficients qui comportent souvent des nécroses et des cavités faisant suite aux multiples blessures de taille et abritent certaines des espèces les plus rares et les plus exigeantes du cortège saproxylique (Brustel 2001). La formation d'arbres têtards présentait pour les populations humaines d'autrefois l'avantage d'une récolte de bois d'affouragement ou de fruits sans compromettre la survie des arbres nourriciers par la pression des animaux domestiques. Les activités humaines du passé peuvent donc être perçues ponctuellement comme ayant non seulement préservé, mais aussi généré des formes d'habitats dans des proportions supérieures à ce qu'une dynamique naturelle aurait généralement permis (Terrasson 1987, Brustel 2001). La qualité des habitats, du point de vue de la diversité des espèces saproxyliques, ne serait donc pas ici une traduction de la « naturalité » (Müller et al. 2005), mais serait liée à l'ancienneté et à la maturité de peuplements gérés et souvent plantés par l'homme (Brustel 2001). Ces pratiques ont parfois autorisé une continuité spatio-temporelle de certains microhabitats tels que les cavités et la viabilité des métapopulations d'espèces qui leur sont inféodées (Nilsson et Baranowski 1994, Hanski 1999). Une haie peut être considérée comme une double lisière avec au centre un fragment de forêt de largeur variable. Les réseaux de haies ont ainsi été nommés « forêt linéaire » (Mérot 2006). Les haies servent de refuges à beaucoup d'espèces qui y trouvent des conditions climatiques et une source de nourriture se rapprochant de celles qui existent dans les forêts primaires. Les haies sont aussi des corridors qui permettent la dispersion d'espèces forestières d'un îlot à l'autre ou simplement au sein de leur réseau (Baudry et al. 2000). Les réseaux de haies bocagers ont très fortement diminué (Pointereau et Bazile 1995). Cependant la diminution du bocage est le plus souvent mesurée en kilomètres abattus et non en termes de dégradation des habitats matures. Il est donc urgent d'identifier les derniers bocages de qualité pour la préservation de la diversité des espèces saproxyliques.

3.3 Les enjeux de conservation des coléoptères saproxyliques

Les organismes saproxyliques prennent une part considérable dans la biodiversité et ont un rôle fondamental dans le fonctionnement des cycles biogéochimiques. Le complexe

saproxylique européen a été particulièrement affecté par les modifications du fonctionnement des forêts dues à l'activité humaine et de nombreuses espèces sont menacées de disparition, avec, à terme, une possibilité de dérèglement du fonctionnement des écosystèmes terrestres (Luce 1999). Certains milieux annexes des forêts tels que les bocages pourraient constituer une ressource importante pour la conservation de la biodiversité saproxylique. Les espèces saproxyliques ont vu leur importance reconnue récemment et partiellement (Davies et al. 2008). C'est probablement le groupe d'insectes forestiers qui a été le plus étudiés depuis quelques décennies. Les publications consacrées à leur biologie et à leur systématique sont très nombreuses (Dajoz 2007) et celles sur leur conservation tendent à se multiplier (Davies et al. 2008), notamment au sujet des espèces cavicoles qui sont particulièrement vulnérables (Vallauri et al. 2005). Cependant, même si les connaissances théoriques concernant la conservation des insectes sont bien documentées d'une manière générale (Samways 2007), des études préliminaires et de long terme sur la biologie des espèces saproxyliques sont encore nécessaires pour valider les méthodes propres à leur conservation (Davies et al. 2008). Ceci semble très important dans le contexte de la publication prévue en 2010 d'une liste rouge européenne de près de 500 espèces de coléoptères saproxyliques (European Red List 2009). Cette initiative plus collégiale que les précédentes (Introduction générale § 1.1) devrait encourager à terme une meilleure pratique de la conservation des coléoptères saproxyliques et de leurs services écologiques. Il faudra cependant que les connaissances sur la biologie de ces espèces soient suffisantes.

4 *Osmoderma eremita* : un emblème pour la conservation des coléoptères saproxyliques

4.1 Contexte de l'étude

Il a beaucoup été question d'*Osmoderma eremita*, sous son nom vernaculaire de « Scarabée Pique-prune » dans les médias et les milieux politiques en tant que « scarabée qui arrête les bulldozers » (Blandin et al. 1999, Brin 1999). La présente thèse a été financée par la société COFIROUTE, la DIREN des Pays-de-la-Loire et le Conseil Général de la Sarthe dans le cadre de mesures compensatoires des travaux de l'autoroute A28 et ce dans le but d'améliorer les connaissances sur la biologie d'*O. eremita*, une espèce de coléoptère saproxylique

saproxylophage ayant pu être menacée directement par la construction de cette infrastructure ou indirectement à cause des remembrements du bocage concomitants à cette construction.

O. eremita est un Cetoniidae biologiquement exigeant qui peut être considérée comme une espèce porte drapeau (Walpole et Leader-Williams 2002) car sa présence a obligé à mieux réfléchir aux impacts d'un tel tracé d'autoroute, en particulier au niveau des remembrements connexes à ce projet (Brustel 2001). D'autre part, l'intérêt d'étudier cette espèce en particulier est qu'elle est une espèce « parapluie » (Ranius 2002a) c'est-à-dire que sa conservation peut aussi permettre la conservation de certaines espèces vivant dans le même écosystème (Roberge et Angelstam 2004).

4.2 Brève présentation de l'espèce

Les détails sur la biologie de l'espèce sont présentés dans le Chapitre I. *O. eremita* est une espèce rare et menacée (statut « Vulnérable A1c » ; IUCN 2009) qui a bénéficié de l'attention des scientifiques et des gestionnaires de la nature depuis au moins une quinzaine d'années car elle fait partie des espèces qui bénéficient des plus hauts degrés de protection. Elle est inscrite à l'annexe II de la convention de Berne (CEE 1982), aux annexes II (espèces prioritaires dont la conservation nécessite la désignation de Zones Spéciales de Conservation) et IV (espèces nécessitant une protection stricte) de la Directive Habitats de l'Union Européenne (CCE 1992) et elle est protégée en France (CCE 1992, MEDD 2007). Dès le début des années 1990, Luce (1995) a apporté des informations sur son cycle biologique et ses préférences écologiques en termes de microhabitat. Depuis 1997, Thomas Ranius, puis Jonas Hedin et leurs collaborateurs ont fourni une série d'études scientifiques de grande ampleur sur le microhabitat d'*O. eremita* (Ranius et Nilsson 1997), sur la dynamique de ses populations locales et métapopulations en relation avec la dynamique des microhabitats et habitats à l'échelle du paysage (Ranius 2000, 2001, 2002a, b, Hedin 2003a, b, Hedin et Mellbrand 2003, Ranius 2007, Ranius et al. 2009b), sur sa dispersion (Ranius et Hedin 2001, Hedin et al. 2008), ou bien sur son rôle en tant qu'espèce indicatrice (Ranius 2002a). Une synthèse collective des connaissances pour sa conservation (Ranius et al. 2005) et de nombreuses études traitant de l'application de sa conservation ont été publiées (e.g. Antonsson 1998, Blandin et al. 1999, Brin 1999, Burdeau et al. 2001, Luce 2001, Broto 2003, Burdeau 2003, Schaffrath 2003, Vignon et Orabi 2003, Vögeli 2003, Stegner 2004, Vignon et al. 2005).

4.3 Problématiques abordées

Après un chapitre présentant les méthodes employées dans le cadre de la thèse, nous présentons un chapitre de synthèse des connaissances acquises sur notre modèle d'étude *O. eremita* (Chap. I) Cette synthèse est destinée à rassembler des observations provenant d'une bibliographie riche et diverse sur l'espèce, à laquelle nous avons ajouté des observations ponctuelles, afin de mettre en évidence de nouvelles pistes de recherche.

Dans le Chapitre II, nous abordons le domaine de l'écologie du paysage, dans le but d'expliquer la distribution des populations d'*O. eremita* dans un paysage agricole où l'espèce existe encore actuellement. Pour cela, nous avons d'abord analysé la préférence d'*O. eremita* pour certaines espèces d'arbres, puis testé l'influence de l'ouverture du paysage, de la densité de microhabitats, du type des structures paysagères et de leur densité sur la distribution des populations. Nous avons enfin étudié l'influence des changements spatiotemporels des structures paysagères sur la distribution des populations d'*O. eremita*.

Le Chapitre III est consacré à l'étude des capacités de vol d'*O. eremita* et de certains facteurs pouvant influencer ces capacités. Le but de cette étude est d'une part de comparer les capacités de vol mesurées en laboratoire aux performances mesurées par d'autres méthodes dans la nature. D'autre part, nous avons analysé l'influence de la condition corporelle et du sexe sur les capacités de vol. Nous avons également discuté du rôle potentiel du sexe et de la condition corporelle sur les stratégies de dispersion d'*O. eremita* en comparant l'influence de ces facteurs sur les capacités de vol à leur influence sur les comportements précédant la dispersion.

Le Chapitre IV présente une étude de paramètres démographiques tels que la sex-ratio, la taille des populations d'*O. eremita* et leurs fluctuations. Nous avons d'abord estimé les taux de survie et les probabilités de capture de différents groupes à partir de nos données de capture-recapture. A partir de ces estimations nous avons estimé les tailles des populations en séparant les sexes afin notamment de discuter de l'importance de considérer la sex-ratio dans les études démographiques de l'espèce. Dans un second temps, nous avons testé la fiabilité du pistage-radio dans l'estimation de paramètres démographiques représentatifs des populations échantillonnées. Pour cela, nous avons utilisé des valeurs biométriques et nous avons étudié leur influence sur l'estimation des paramètres démographiques.

Nous discutons en fin de thèse de l'ensemble des résultats obtenus lors de nos travaux de recherche et de leurs apports pour la compréhension de la biologie et de l'écologie de notre modèle d'étude. Nous apportons notamment des résultats sur le rôle du sexe dans la dispersion et la dynamique des populations qui pourraient permettre une avancée importante pour la conservation d'*O. eremita* et d'autres espèces. Finalement, nous abordons dans les perspectives de nouvelles problématiques qui nous semblent importantes à développer au regard de nos résultats. Nous proposons notamment d'élargir l'étude de notre modèle à celle de la communauté qui lui est associée dans des paysages fortement anthropisés afin d'affiner les connaissances sur son rôle d'espèce parapluie pour la conservation des espèces cavicoles.

Méthodologie générale

Nous résumons ici les principales méthodes que nous avons utilisées, des détails supplémentaires sont présentés dans les différents chapitres de la thèse. Le modèle d'étude *O. eremita* est décrit dans le Chapitre I dans le cadre d'un projet de monographie.

1 Collecte des données

1.1 Zones d'étude

Nous avons concentré nos études sur deux zones principales situées dans le nord-ouest de la France. Ces zones ont été imposées par le contexte de la construction de l'autoroute A28 et définies dans le cadre de mesures compensatoires aux travaux. La première zone d'étude est située au sud de la commune de Gacé (département de l'Orne ; 48°45'N 0°18'E) et est caractérisée par un réseau assez dense de haies d'arbres têtards dans lequel sont imbriqués des prés-vergers traditionnels de pommiers plus ou moins abandonnés. La seconde zone d'étude est principalement située au sud de la commune de Lavernat (département de la Sarthe ; 47°41'N 0°21'E), avec quelques sites annexes distants de quelques kilomètres, et est caractérisée par un réseau assez lâche de haies d'arbres têtards juxtaposé à des vergers traditionnels de châtaigniers dont l'exploitation a été abandonnée en grande partie. Ces deux zones sont situées dans des secteurs qui sont représentatifs des paysages agricoles où *O. eremita* persiste dans le nord ouest de l'Europe (Ranius et al. 2005).

1.2 Relevés spatialisés

1.2.1 Géolocalisation

La localisation précise des microhabitats et des populations permet une étude fine de la répartition des populations en fonction des distances qui les séparent et de la densité de microhabitats dans leur environnement proche. Dans cette optique, nous avons travaillé sur SIG (Système d'Information Géographique ; ArcView 8.3) à partir d'une base de données de relevés GPS (Positionnement Global par Satellite) réalisée par le bureau d'étude OGE (Fig. 1).



Figure 1 : opérateur effectuant un relevé GPS dans un verger de châtaigniers.

1.2.2 Photo-interprétation

Afin de mesurer l'effet de la présence de différents types de structures paysagères et des perturbations anthropiques sur l'occurrence des populations d'*O. eremita*, nous avons utilisé des photographies aériennes de l'IGN (Institut Géographique National) des années 1947 et 2003 (Annexe I). Nous avons numérisé les structures paysagères sous SIG (ArcView 8.3) en interprétant les photographies (Chap. II). Nous avons numérisé les vergers de pommiers sous la forme de polygones pour pouvoir par la suite en calculer la surface et les haies sous la forme de lignes afin d'en estimer les linéaires.

1.3 Recherche de populations pour les suivis démographiques

1.3.1 Demandes d'autorisations préfectorales et auprès des propriétaires

Vu le statut de protection d'*O. eremita*, nous avons bénéficié d'autorisations préfectorales pour la recherche, la capture, la manipulation et le transport des individus (Annexe II).

Avant d'accéder aux sites d'intérêt dans le cadre d'inventaires de microhabitats et de populations, de suivis des populations sur une longue période, ou de prélèvements pour étude au laboratoire, nous avons demandé par téléphone ou de visu des autorisations d'accès aux

sites auprès des propriétaires et locataires concernés, lorsqu'il était possible de les identifier par recherche cadastrale ou contact direct.

1.3.2 Méthodes de prospection

1.3.2.1 Techniques d'accès aux cavités d'arbres

L'accès à l'intérieur d'une cavité est limité par la hauteur par rapport au sol ou le diamètre de son entrée. Lorsque l'entrée n'était pas accessible depuis le sol nous avons utilisé une échelle. Si l'entrée était située trop haut ou que son accès était trop dangereux avec une échelle, nous avons utilisé la technique d'escalade des élagueurs voltigeurs (Fig. 2). L'application de cette technique a été réalisée par Olivier Martin (Société Isatis Environnement, Bazièges). Si la cavité est inaccessible à cause d'une entrée trop petite ou mal positionnée, ou à cause de la dangerosité de l'arbre, il est malgré tout possible de prospecter au pied de l'arbre à la recherche d'indices de présence (Méthodologie générale § 1.3.2.2). Il est également possible si la taille de l'entrée le permet de photographier l'intérieur de la cavité (cf. page de couverture).

Lors de nos travaux sur le terrain, le principal danger était la chute de branches mortes provenant des arbres matures que nous avons fréquentés. Ce risque, minime si des précautions d'usage sont prises, devient d'autant plus important que le temps de fréquentation cumulé des arbres est long. Nous avons par conséquent travaillé en permanence en binôme, avec un casque et en évitant de rester sous les branches dangereuses autant que possible.



Figure 2 : opérateur inspectant une cavité d'arbre en utilisant une échelle téléscopique (à gauche) ou la technique d'escalade des élagueurs voltigeurs (à droite).

1.3.2.2 Recherche d'indices de présence

En raison du comportement cryptique des adultes d'*O. eremita* et de leur période d'activité limitée, il est plus efficace de localiser les populations à l'aide d'indices de présence. De plus, la capture d'un adulte dans une cavité d'arbre ne renseigne pas de manière absolue de l'existence d'une population dans cet arbre car il peut s'agir d'un individu en cours de dispersion. Les indices de présence que l'on peut utiliser pour localiser des populations d'*O. eremita* sont d'origine diverse : (*i*) les fèces larvaires qui sont brun foncé, allongés, compacts et très durables (leur décomposition peut nécessiter de nombreuses années) (Fig. 3) ; (*ii*) les restes de coques nymphales constituées de terreau et de fèces agglomérés ; (*iii*) les fragments d'exosquelette d'adultes ou de larves que l'on peut trouver dans les coques nymphales ou dans le terreau (Fig. 3) ; (*iv*) les stades juvéniles, par exemple lorsqu'ils sont actifs près de la surface du terreau (larves), ou lors de l'ouverture (naturelle ou non) d'une cavité (œufs, larves, nymphes). De plus, dans les cavités en partie vidées de leur terreau (dans le cas de cavités en fin de succession ou d'ouvertures de cavités), il est possible de repérer des traces

d'activité larvaire sur les parois (digitations et coups de mandibules ; Fig. 3). Seule l'observation de larves, de nymphes, ou de plusieurs adultes permet de confirmer la présence d'une population établie dans une cavité, bien qu'une forte corrélation entre la présence de fragments d'exosquelette et de populations vivantes ait été observée (Ranius et Jansson 2002). En l'absence d'observation de stades juvéniles, il est préférable de confirmer que la population est établie par des observations d'adultes, facilitée par certaines méthodes de piégeage (Méthodologie générale § 2.1.1). La phéromone produite par les adultes mâles, qui est détectable par l'odorat humain, permet de repérer la présence de mâles dans les cavités et peut-être échantillonnée de manière standardisée par prélèvement d'air (Svensson et al. 2003). Certains indices sont moins fiables dans des secteurs géographiques où les indices de présence d'espèces proches d'*O. eremita* (e.g. *Oryctes nasicornis*, *Propomacrus bimucronatus* dans la partie orientale du bassin méditerranéen, *Liocola lugubris*, *Cetonischema aeruginosa*) peuvent être confondus avec ceux de l'espèce qui nous intéresse (dans le cas de fèces et exosquelettes larvaires, coques nymphales, œufs, digitations, coups de mandibules). Nous avons choisi de ne pas fouiller abusivement les cavités (seulement en sondant plusieurs points jusqu'à un maximum de 15 cm de profondeur) afin d'éviter de perturber le microhabitat et de blesser des individus (des larves notamment).



Figure 3 : indices de présence d'*O. eremita* ; fèces larvaires et fragments de l'exosquelette imaginal (en haut à gauche) ; coups de mandibules occasionnés par les larves sur la paroi d'une cavité (en haut à droite ; x 7) ; digitations provoquées par l'activité larvaire (en bas ; x 0.25).

2 Suivi démographique

2.1 Capture-marquage-recapture

Nous avons utilisé la technique de capture-marquage-recapture (CMR) en vue d'estimer des paramètres démographiques tels que la taille des populations d'adultes et la survie des individus adultes.

2.1.1 Méthodes de capture et de marquage

En raison du faible effectif, du comportement cryptique et peu prévisible des *O. eremita* adultes, nous les avons capturés à l'aide de pièges à fosse adaptés à partir du modèle de Barber (1931). Nous avons utilisé ces pièges sans adjonction de substances attractives et nous les avons positionnés au centre de la surface du terreau dans les cavités. Nous avons utilisé des pots d'un diamètre constant de 4,5 cm, au nombre de un à deux par cavité en fonction de la superficie de la surface apparente du terreau (Fig. 4). Les pièges ont été placés de manière

permanente sauf en cas d'absence de deux jours des opérateurs. Les pièges ont été visités une à plusieurs fois par jour, avec une fréquence minimale d'une fois tous les deux jours.



Figure 4 : piège en place dans la cavité, avec prise d'un individu équipé d'émetteur (à gauche) ; marquage d'un individu par perforation (à droite).

Nous avons marqué les individus car il est impossible de les individualiser à l'aide de critères externes variables. Pour cela nous avons perforé les élytres à l'aide d'un foret en wolfram vanadium de 0,5 mm de diamètre, monté sur un mandrin (Fig. 4). Les trous obtenus constituent un marquage à la fois indélébile et non attractif pour un prédateur potentiel, contrairement à un marquage par coloration qui annulerait l'effet cryptique de la couleur et du comportement des individus. Nous avons utilisé un code permettant la différenciation des individus et dont l'intérêt est de minimiser le nombre de perforations à l'aide d'une combinaison de positions (Brin 1999 ; Annexe III). Le diamètre très réduit des perforations ne devrait pas perturber les propriétés aérodynamiques des élytres, d'autant que des membranes tégumentaires rebouchent partiellement les perforations.

2.1.2 Organisation des suivis

2.1.2.1 Limitation du nombre de cavités suivies

Le nombre de cavités suivies par CMR a été limité par : (*i*) le nombre de populations repérées lors des prospections ; (*ii*) le nombre d'opérateurs et la nécessité pour eux de travailler en binôme sur une même zone d'étude; (*iii*) la nécessité de visiter l'ensemble des cavités piégées au moins une fois tous les deux jours ; (*iv*) le temps nécessaire à l'accès aux cavités, à l'inspection des cavités, à la manipulation des individus (biométrie, marquage, équipement

avec émetteurs, mesure de la température) ; (*v*) le nombre d'individus capturés ; (*vi*) la nécessité de suivre l'ensemble des cavités sur une période identique de plusieurs semaines. En cumulant les deux zones d'étude, 25 cavités ayant présenté des individus vivants d'*O. eremita* ont été suivies chaque année.

2.1.2.2 Période de suivi

De manière générale, les suivis CMR ont été réalisés de la dernière semaine de juin à la deuxième semaine d'août avec une variabilité liée à des aspects techniques et financiers. Cette contrainte temporelle ne nous a pas empêchés d'observer des pics d'activité : nous avons commencé les suivis alors que peu d'individus ne semblaient être actifs et nous les avons arrêtés alors qu'un faible nombre de captures avait encore lieu (Annexe IV).

Les pièges ont été visités le jour, entre 8h00 et 21h00 et à des heures variables dépendant de l'activité des individus suivis et des conditions climatiques.

2.1.2.3 Suivi pluriannuel

Afin de détecter une variabilité interannuelle potentielle et de prendre celle-ci en compte dans les estimations des paramètres démographiques, nous avons réalisé quatre années de suivis (2005-2008) sur la zone d'étude de la Sarthe dans le cadre de la thèse et travaillé sur un jeu de données regroupant cinq années de suivi (2004-2008) sur les deux zones d'études (Orne et Sarthe) pour réaliser les estimations.

2.2 Biométrie

Afin d'étudier l'effet des paramètres biométriques sur l'estimation des paramètres démographiques, nous avons mesuré la taille et la masse des individus suivis. La longueur de l'élytre a fait office d'estimateur de la taille car la taille totale du corps (du clypeus au pygidium) est imprécise en raison de la variabilité du positionnement relatif des tagmes et des segments abdominaux. Nous avons mesuré à l'aide d'un pied à coulisse digital (précision = 0.01 mm) la longueur maximale de l'élytre droit comme Juliano (1986), du calus huméral jusqu'à l'apex (Fig. 5). Nous avons mesuré la masse corporelle à l'aide d'une balance portative électronique (Fig. 5 ; précision = 0.01 g).



Figure 5 : pesée d'un individu à l'aide d'une balance portative (à gauche) et mesure de la longueur de l'élytre droit à l'aide d'un pied à coulisse (à droite).

2.3 Etude de la dispersion : suivi in natura et expérimentations contrôlées en laboratoire

2.3.1 Pistage-radio in natura

2.3.1.1 Intérêt de la méthode

Le pistage-radio est une méthode permettant de suivre les mouvements d'animaux. L'avantage du pistage-radio par rapport à la CMR est que les individus peuvent être suivis de manière précise et retrouvés sans l'aide d'un piège. Cela augmente la précision des mesures des mouvements en enlevant le biais lié à la distribution des pièges d'un dispositif de CMR. Cependant, le poids des émetteurs incite à n'équiper que les plus gros individus dont les performances sont en outre susceptibles d'être altérées. A notre connaissance, la première utilisation de la technique de pistage-radio sur des insectes volants a été réalisée sur *O. eremita* par Hedin et Ranius (2002). Nous avons utilisé le même appareillage que ces auteurs dans un but comparatif. Ces derniers ont rapporté ne pas avoir observé de différences significatives dans les distances de mouvements observées par CMR ou pistage-radio.

2.3.1.2 Matériel utilisé

Nous avons utilisé des émetteurs de type LB-2 (HOLOHIL Systems Ltd, Ontario, Canada, http://www.holohil.com; Fig. 6) qui sont actuellement parmi les plus petits émetteurs adaptés pour des animaux. Ces émetteurs ont une autonomie de fonctionnement de deux à trois

semaines et pèsent environ 450 mg. Ils se présentent sous la forme d'un boitier enrobé de résine d'époxy et prolongé par une antenne. Le corps renferme une batterie et le système générateur du signal radio. L'antenne est constituée d'un fil d'acier flexible et inoxydable recouvert d'une couche de nylon. La mise en route est définitive une fois effectuée car elle est réalisée par soudure de deux fils de contact. Puis la soudure est recouverte de cire pour la protéger de la corrosion. Nous avons fixé les émetteurs sur le pronotum de sorte à ne pas gêner l'ouverture des élytres et en dirigeant l'antenne vers l'arrière du corps. Nous avons utilisé une longueur d'antenne de 5cm qui avait été considérée comme optimale dans une précédente étude, sur la base d'un compromis entre la puissance de l'émission et l'encombrement pouvant gêner les déplacements des insectes (Riecken et Raths 1996). Une plus grande longueur de l'antenne pourrait gêner la progression des individus, alors qu'elle faciliterait des repérages parfois difficiles. Le signal émis est constitué de pulsations régulières. La fréquence de l'onde émise est différente d'un émetteur à l'autre et permet de distinguer les individus équipés. Nous avons utilisé pour la fixation une colle cyanoacrylate à prise rapide en appliquant au préalable un accélérateur de prise. Nous avons ajouté de la colle résistante à l'humidité autour du point de cyanoacrylate et après séchage car le cyanoacrilate n'est efficace qu'en condition sèche.

Nous avons utilisé un boitier récepteur de type RX-900 combiné avec une antenne réceptrice directionnelle de type Y-4FL 150-152MHz (Televilt, Suède, http://www.positioning.televilt.se; Fig. 6), ce montage étant particulièrement adapté à la réception des signaux émis par les émetteurs LB-2. Les grandes longueurs d'onde utilisées dans ce système pénètrent facilement dans les milieux à végétation dense dans lesquels nous avons travaillé.



Figure 6 : individu équipé d'un émetteur (à gauche) et opérateur équipé d'un récepteur et d'une antenne réceptrice (à droite).

2.3.1.3 Choix des individus à équiper

Nous avons choisi, au fur et à mesure des nouvelles captures, d'équiper d'émetteurs les individus qui nous semblaient les plus grands, les plus lourds, et les plus vifs, en respectant le seuil de charge utilisé par Hedin et Ranius (2002) et en tentant d'équiper autant d'individus de chaque sexe. Nous avons étalé les poses d'émetteurs sur la période de suivi afin d'éviter un biais lié à une éventuelle variabilité comportementale en fonction de la date.

2.3.1.4 Recherche des individus équipés

Nous avons effectué le pistage en même temps que la visite des pièges. En cas de perte de contact d'un individu équipé d'émetteur, nous l'avons recherché dans toutes les zones du site accessibles en partant du dernier point d'observation sur une période pouvant durer jusqu'à deux jours, selon les difficultés de déplacement sur le terrain. La meilleure distance de réception d'un signal que nous ayons mesurée a été de 200 m environ sous un couvert végétal dense. Certains individus n'ont pas été recapturés et pour ceux-ci la sortie de la cavité n'a pas pu être prouvée. Pour une partie de ces individus il est probable que la perte de contact soit davantage liée à une fin d'autonomie de batterie qu'à une sortie de cavité. Cette hypothèse a pu être vérifiée pour certains individus recapturés dans la cavité d'origine avec l'émetteur ne fonctionnant plus. Dans ce cas, les émetteurs avaient cessé de fonctionner avant la fin d'autonomie nominale et cela pose alors un problème d'interprétation des observations.

2.3.2 Expérimentations contrôlées en laboratoire à l'aide d'un manège de vol

La contrainte du vol à l'aide de dispositifs expérimentaux tels que des manèges de vol en laboratoire est une méthode que nous avons utilisée afin d'explorer les potentialités de vol d'*O. eremita*. Cette méthode est surtout utile dans le cadre d'études comparatives et de certains facteurs pouvant influencer les potentialités de vol tels que le sexe ou la condition corporelle. Les résultats obtenus par cette méthode sont en effet difficilement interprétables en regard des performances réalisées en milieu naturel (Chap. III ; Dubois et al. 2009a).

3 Analyse des données

3.1 Analyse paysagère multi-échelle

Afin d'évaluer le rôle de différents paramètres tels que l'ouverture du paysage, la densité de microhabitats et l'évolution des structures paysagères, dans l'explication de la distribution des populations d'*O. eremita*, il nous a fallu définir une échelle d'observation de ces paramètres. Ces différents paramètres spatiaux sont cependant susceptibles de présenter des grains (i.e. le premier niveau possible de résolution spatiale avec un jeu de données ; Turner et al. 1989) différents, ce qui empêche de choisir une seule échelle pour l'ensemble des analyses. De plus, il est difficile de connaître a priori, par exemple sur la base de références bibliographiques concernant d'autres zones et méthodes d'étude, à quelle échelle des patrons peuvent être mis en évidence pour une espèce donnée et dans un contexte donné. Pour ces deux raisons, nous avons utilisé un ensemble d'échelles d'observation afin d'augmenter nos chances de mettre en évidence les patrons. En pratique, nous avons utilisé des fenêtres d'observation circulaires et concentriques de rayon croissant et dont la surface connue nous a permis de quantifier les paramètres étudiés (Chap. II).

3.2 Indice de condition corporelle

Afin de déterminer l'effet de la condition corporelle sur des paramètres démographiques tels que la dispersion et le taux de survie, nous avons calculé un indice à partir des valeurs biométriques mesurées sur les individus (masse corporelle et longueur maximale de l'élytre droit). Afin de comparer les masses d'individus de tailles parfois très différentes, nous avons extrait des distances résiduelles pour obtenir cet indice, comme conseillé par Jakob et al.

(1996). Pour cela nous avons utilisé notre jeu de données complet pour réaliser une régression de la masse corporelle sur la longueur maximale de l'élytre droit après avoir transformé les données pour obtenir les conditions d'homoscedasticité nécessaires à cette régression. Nous avons ensuite extrait les distances résiduelles entre les points individuels et la droite de régression. Ce sont ces distances résiduelles que nous avons utilisées comme indices de la condition corporelle : des résidus positifs (vs. négatifs) révèlent que l'individu considéré présente une meilleure (vs. moins bonne) condition corporelle que la moyenne. La valeur absolue des résidus renseigne sur l'amplitude de cet écart à la moyenne. Les plus fortes valeurs positives de résidus concernent des individus ayant la même masse que des individus ayant commencé leur vie adulte. Il est probable que ces individus soient de jeunes adultes ou des adultes plus âgés mais en latence, car les adultes se nourrissent très rarement en conditions naturelles (Ranius et al. 2005) et subissent une perte de poids jusqu'à leur mort (Dubois et Vignon 2008 ; Annexe V).

3.3 Analyses statistiques

3.3.1 LM, GLM et GLMM

Pour étudier la relation entre la condition corporelle ou les capacités de vol et différents facteurs (région, sexe…) nous avons utilisé des modèles linéaires (LM) lorsque la variable dépendante suivait une loi normale (ex : condition corporelle, distance de vol, vitesse moyenne…) ou des modèles linéaires généralisés (GLM) quand la variable dépendante suivait une loi binomiale (ex : essai de vol, vol accompli) ou de Poisson (ex : nombre d'essais). Les GLM ont été formulés par Nelder et Wedderburn (1972) afin d'unifier différents modèles statistiques (régressions linéaire, logistique, de Poisson etc.) dans un même outil, ce qui a permis de développer un algorithme général pour l'estimation du maximum de vraisemblance de tous ces modèles. Nous avons utilisé le logiciel R (R Development Core Team 2007) pour réaliser ces analyses.

Nous avons également utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) pour prendre en compte les mesures répétées d'expérimentation sur les individus (facteur aléatoire). Ces modèles ont été testés grâce au logiciel SAS (SAS Institute Inc. 2004).

3.3.2 Modèles CMR

Pour estimer la taille des populations et leurs paramètres démographiques (taux de survie, probabilité de recapture), nous avons utilisé des modèles de CMR (Brownie et al. 1993, Conn et al. 2004, Kendall et al. 2006, Lebreton et Pradel 2002). Les conditions d'application de ces modèles sont définies par cinq postulats de départ : (*i*) le marquage est permanent et reconnaissable ; (*ii*) le marquage n'influence pas la survie et le comportement des individus marqués ; (*iii*) les individus d'un même groupe ont les mêmes paramètres démographiques (survie et probabilité de capture) ; (*iv*) il n'y a ni attirance ni répulsion par le piège ; (*v*) la population est fermée. La méthode de marquage que nous avons utilisée (voir ci-dessus) respecte l'hypothèse (*i*), même si des erreurs de marquage ou liées à la complexité relative du code ou des erreurs de lecture liées à la petite taille des perforations sont possibles. L'hypothèse (*ii*) est également respectée car les élytres de coléoptères ne contiennent pas d'hémolymphe et de faibles détériorations de ces organes telles que les perforations que nous avons pratiquées n'altère pas la survie des individus. Nous avons effectué des tests statistiques de « Goodness of fit » (Burnham et al. 1987, Lebreton et al. 1992) afin de vérifier la conformité de notre jeu de données aux hypothèses (*iii*) et (*iv*) (Chap. IV). Même si nous avons utilisé des pièges sans adjonction de substances attractives, et si leur positionnement était favorable à la chute des individus (voir ci-dessus) l'hypothèse (*iv*) pourrait ne pas être vérifiée dans certains cas. Par exemple dans le cas où des individus sont déjà présents au fond du piège, ceux-ci pourraient attirer des individus passant à proximité du piège. De même, une fois les individus enlevés des pièges, nous n'avons pas changé les pots et ceux-ci pourraient avoir conservé des phéromones sur leurs parois. Nous avons visité les pièges avec une périodicité d'une journée, ce qui a pu limiter l'effet potentiel d'attraction des individus présents (depuis une durée maximale d'un jour) dans les pièges. L'effet potentiel des phéromones devrait être moins important que celui des individus car celles-ci sont présentes dans la cavité et pas uniquement dans le piège. En ce qui concerne l'hypothèse (*v*), nous avons utilisé des modèles qui permettent de prendre en compte l'application ou non de cette condition.

Les modèles CMR nous ont permis d'estimer les paramètres de survie apparente (ou « taux de survie » ; ϕ) et de probabilité de contrôle local (ou « probabilité de recapture » ; p) à partir des histoires de CMR individuelles (Cooch et White 2001, Lebreton et al. 1992). Nous avons pris en compte pour les modèles de survie les reprises d'individus morts à l'aide de modèles qui

permettent d'estimer la probabilité qu'un individu mort soit retrouvé (*r*) et la survie locale (*s*) (modèle de Burnham ; Barker 1997, Burnham 1993, Kendall et al. 2006).

Les modèles CMR nous ont également permis d'estimer la taille des populations (Williams et al. 2002). Dans ce cas une hypothèse supplémentaire d'application du modèle est que la probabilité de capture des individus marqués et non marqués soit la même. Plusieurs types de modèles existent pour estimer l'abondance d'une population ouverte à partir du suivi des individus marqués, leurs différences résidant dans la formulation des nouveaux entrants dans la population et sur le fait que l'estimation est conditionnée par les individus effectivement vus dans la population. Parmi les modèles existant, nous avons choisi le modèle de Burnham-Jolly-Seber (Burnham 1991, Jolly 1965, Seber 1965) implémenté dans le programme MARK (White et Burnham 1999). Ce modèle considère les nouveaux entrants à travers l'estimation du taux de croissance de la population entre deux occasions de capture, ce taux de croissance étant considéré comme l'effet net de la survie et du recrutement. De plus, l'estimation de la taille de la population n'est pas conditionnée par les individus effectivement vus ce qui permet l'estimation de la taille de la population au début de l'expérience puis à chaque occasion grâce au taux de croissance.

Chapitre I – Synthèse des connaissances sur le genre *Osmoderma* en Europe

Ce chapitre rassemble des informations publiées sur le modèle d'étude *O. eremita* et sur les espèces du même genre en Europe. Nous rapportons des données sur la phylogéographie du genre *Osmoderma* en Europe, les exigences écologiques de l'espèce, le cycle biologique, la dynamique des populations et les interactions avec les autres espèces de la guilde ou avec celles fréquentant son microhabitat. Ce recensement bibliographique nous a permis de dégager trois problématiques qui nécessitent d'être approfondies, notamment dans un contexte de conservation et de gestion de l'espèce : (*i*) Quels sont les facteurs expliquant la distribution de l'espèce dans un paysage anthropisé ? (*ii*) Quels sont les facteurs déterminant la dispersion de l'espèce ? – Pour répondre à ces deux premières questions, il est essentiel de s'intéresser à la fois aux capacités réelles de déplacement (y compris le vol) indépendamment du contexte environnemental, et aux capacités de dispersion réalisées dans un paysage donné ; (*iii*) Quelles sont les caractéristiques de la dynamique des populations d'*O. eremita* ? – Les fluctuations temporelles de la taille des populations et de la sex-ratio des populations sont peu documentées, bien quelles soient déterminantes pour la définition du statut des populations. Ces trois axes de recherche seront traités dans les Chapitres II à IV.

A synthesis of knowledge on *Osmoderma* genus (Coleoptera: Cetoniidae) in Europe

Glenn F. Dubois[1], Philippe Vernon[1], Hervé Brustel[2] & Guy Vannier[3]

[1]*UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Équipe PaysaClim, Station Biologique, F-35380 Paimpont.*
[2]*Ecole d'Ingénieurs de Purpan, BP 57611, 75 voie du Toec, F-31076 Toulouse Cedex 3.*
[3]*78 rue Jarcy, 91480 Quincy Sous Sénart, France.*

1 Taxonomy and phylogeography

Systematic studies on behaviour and ecology would make clear taxonomy and phylogeny of Cetoniidae which are essentially based on anatomic criterions that are often unsatisfactory (Luce 1995). The phylogeny of the genus *Osmoderma*, based on mtDNA cytochrome C oxidase I gene has been studied in Europe. It indicates a clear-cut distinction between two clades. The first one includes the West European *O. eremita* Scopoli 1763; and the Italian endemic species *O. cristinae* Sparacio, 1994. The second one includes the widespread East European *O. barnabita*, the southern Balcanic *O. lassallei* Baraud and Tauzin, 1991 from Greece and European Turkey (Audisio et al. 2008) and *O. brevipenne* form Asiatic Turkey.

2 Palaeodistribution

Cavicolous Cetoniidae biology is closely linked to forest biomes and they were subjected to the numerous disruptions of these biomes during Quaternary era. The genus *Osmoderma* contains morphologically similar species that form three disjoint subsets in Europe, Eastern Asia and North America. This current disjunction implies the appearance of the genus at last 13 millions years ago when temperate and deciduous forest biomes enabled crossing of cavicolous beetles between Siberia and Alaska. The genus was probably widespread in holarctis during the warm periods of Miocene and Pliocene (Luce 1995). Some species of the genus, such as *O. cristinae, O. lassalei* and *O. brevipenne*, have now a localized distribution and others are widespread such as *O. eremita* and *O. barnabita* (Audisio et al. 2007, 2008).

3 Chorology

Osmoderma genus distribution is remarkably surrounded by 500-1300 mm isohyets of northern hemisphere (Tauzin 1994). Nevertheless, tree hollows availability seems to be more important than the climatic factor for the explanation of *Osmoderma*'s distribution, contrary to the Cetoniidae *Cetonischema aeruginosa* for which climatic factors seem to be

predominant (Luce 1995). Data should be collected (or gathered if already existing) and analyzed to emphasize factors explaining the chorology of *Osmoderma*.

4 Biological cycle

4.1 Egg stage

Fresh laid eggs of *O. eremita* are white and ovoid and they become orangey and spherical before hatching (Luce 1995). Incubation lasted 14-21 days (average of 17 days) at 22°C in a breeding experiment (Tauzin 2005). Egg mass increases three times during embryonic development (Luce 1995).

4.2 Larval stage

4.2.1 Morphology

Osmoderma larvae are melolonthoid (Fig. 1) and characterized by the trilobate shape of the labial anterior edge, a transversal and rectilinear anal slit and by the irregular chaetotaxy of the last sternite (Klausnitzer and Krell 1997). The three larval instars can be identified owing to the width of their head (Schaffrath 2003). A sexual dimorphism is present in larvae of the third instar in *O. eremita* (G.F.D. pers. obs.; Fig. 2) which appears as a cuticular structure situated in the middle of the 9th sternite of males, which is named the terminal ampulla and which was also described in several Scarabaeoidea species (Martínez and Lumaret 2003).



Figure 1: Third instar of male *O. eremita* larval stage (x 3).

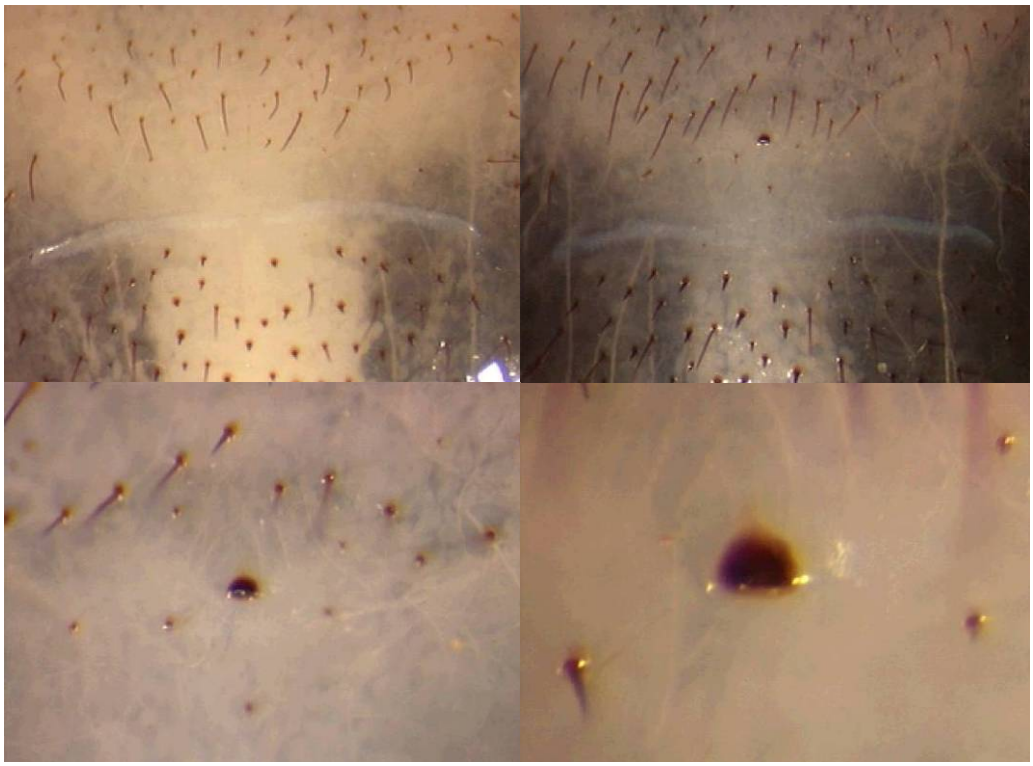


Figure 2: Ninth sternite of third instar of *O. eremita* larval stage; female (up left; x 9); male (up right; x 9); close-up on the terminal ampulla (down left and right; x 18 and x 45).

Mandibles of *O. eremita*'s larvae have a stridulatory area (Fig. 3) like in several Cetoniidae (Mico and Galante 2003). The sounds made with this stridulating area may have a role in conspecific recognition, interspecific competition, spatial distribution and density of larvae in their microhabitat. These sounds may be species-specific and on that occasion may be detected with bioacoustic devices for detection of reproducing populations and species inventories (Farr et al. 2005).

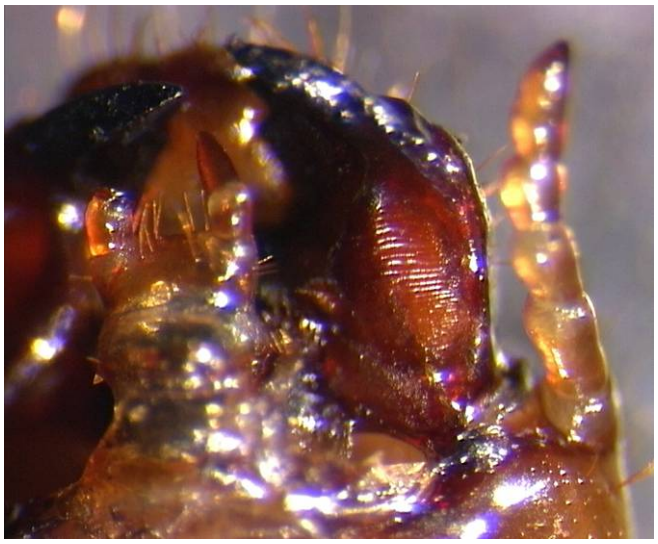


Figure 3: Mandible stridulatory area of second instar of *O. eremita* larval stage (x 20).

4.2.2 Development

4.2.2.1 Development time

The larval stage is composed of three instars as in all Cetoniidae and is the longest stage in *O. eremita* life-span. Larvae moult twice during their development, always in spring or summer months. Only a very few larvae pass their first winter at 3rd stadium. The minimal larval development time (from hatching to pupal case building) measured in laboratory was 2 yrs, most of the larvae developing in 3 yrs, and even up to 6 yrs when thermo-hygrometric conditions are very unfavourable (Luce 1995). In a laboratory breeding experiment of *O. cristinae*, one fifth of the individuals (7/37) were adult, two fifths (16/37) were in their pupal case and two fifths (14/37) were at their third larval instar (H.B. pers. obs.). Such a one-year development time in a normally long developing species may have been selected since populations where genetically isolated on an isle (*O. cristinae* lives in Sicilia) since a long time or since cavities are not long lasting viable habitats owing to climatic conditions.

4.2.2.2 Factors affecting development

Development time may be linked to species in Cetoniidae (Luce 1995) and to intra-specific variability. Development time is linked to feeding activity which was observed only when average daily temperature exceeded 13°C in *O. eremita* (Pawlowski 1961). Intra-litter variability occurs in *O. eremita*: 13 larvae of one female were bred in the same conditions and finished their development in 2 yrs for two males, and 3 yrs for 10 males and one female (G.F.D. pers. obs.). Such intra-litter variability of development time could have genetic basis

and may help to minimize inbreeding by avoiding mating of siblings. Owing to those climatic and genetic factors, development time should vary between years and localities. It was usually 2-3 yrs in Germany, Russia and Latvia but it may be shorter on average in southern Europe owing to higher temperatures (Ranius et al. 2005).

4.2.3 Microhabitat

Alimentary niche and spatial niche are superposed in Cetoniidae larvae. Cavicolous Cetoniidae species (species that live in hollow trees; Bouget et al. 2005) constitute an important functional group of primeval forests in which they consume an important part of the ligneous production (Luce 1995). They also act on tree population dynamics since the hollows they enlarge may embrittle the trees (Hoffmann 1939, Mattheck et al. 1994).

4.2.3.1 Host tree hollow

Tree hollows can be initiated by Picidae burrowing hollows for rest or nidification, branch breaking by wind or black ice, natural pruning, lightning (Luce 1995) or frost crack. Tree hollows have a succession of several decades or even centuries but are temporally stable and spatially heterogeneous microhabitats at a scale of several years or decades (Hedin et al. 2008). *O. eremita* inhabits preferentially tree hollows containing large amounts of wood mould (Luce 1995, Ranius and Nilsson 1997). Hedin and Mellbrand (2003) found it more frequently in tree hollows which entrance were situated a few meters from the ground than near the ground. However *O. eremita* occurs over a wide range of heights, from below the ground up to 25 m (Ranius et al. 2005) and this wide range is perhaps imputable to the trunk diameter and the height at which this diameter allows the forming of a hollow with a sufficient mould volume, and to the type of hollow forming (Ranius et al. 2009b). *O. eremita* would be preferentially present in sun oriented hollows (Ranius and Nilsson 1997) most probably for microclimatic reasons, but this preference may not occur in the southern part of *O. eremita* distribution area (Ranius et al. 2005) where the most exposed cavities are sometimes too dry for the species (H.B. pers. obs.) The mould filling tree hollows is a protective substrate since it fixes atmospheric humidity and buffers temperature variation jointly with tree trunk that is a good thermal insulator (Kelner-Pillault 1967). Dryness and inundation may nevertheless occur in some hollows and these abiotic factors should influence population survival and colonisation of new cavities.

4.2.3.2 Host tree species

It seems that *O. eremita* inhabits almost all tree species occurring in its distribution area, provided that trees can bear suitable hollows for its larval development (Luce 1995, Ranius et al. 2005). H.B. (pers. obs.) reports some rarely observed host tree species (for *O. lassalei*): *Quercus freinetto*, *Q. ceris*, *Q. coccifera* subsp. *Calliprinos* and *Pinus nigra*. Oleksa et al. (2007) and Dubois et al. (2009b) demonstrated that *O. eremita* prefers or avoids several tree species and that this preference varies geographically. The preference for a given tree species in a study area may be related to the amount of wood mould in hollow trees (Ranius and Nilsson 1997, Ranius et al. 2009b) that may change according to the characteristics of the tree species itself (growth speed, wood quality), or to the tree management (Dubois et al. 2009b). Microhabitat dynamics is of importance for the long-term persistence of habitat-tracking species like *O. eremita* (Ranius 2007) and may be another explanation of such tree species preferences (Dubois et al. 2009b).

O. eremita populations are found in trees that are a few decades up to several hundred years old (for instance 70-400 yrs; Ranius et al. 2005). They are found in relatively thin trees (shorter diameter recorded = 22cm; Ranius and Nilsson 1997) or at many localities in very large trees (Ranius et al. 2005). These ages and sizes occur in rapid- or slow-growing tree species. Rapid-growing tree species (e.g. *Salix* spp.) have softwood whereas slow-growing tree species (e.g. *Quercus* spp.) have hardwood. In the same physical, biochemical and biological conditions, and given the hypothesis that under these conditions softwood decays faster than hardwood, a hollow of a given volume would form faster and earlier in a softwood rapid-growing tree than in a hardwood slow-growing tree. Moreover anthropogenic factors such as pollarding induce earlier and faster hollow forming (Dubois et al. 2009b).

4.2.3.3 Host tree health

Most populations of *O. eremita* have been found in living hollow trees, but some were also found in dead standing or downed hollow trees (H.B. pers. obs.) or even in old stubs (Ranius et al. 2005) or in blight under bark (Luce 1995; H.B. and G.F.D. pers. obs.). Those less frequent microhabitats may be unsuitable at term owing to the loss of bark, to aperture orientation change following tree falling, or to the new contact of the trunk on soil. These changes would alter temperature and humidity properties of hollow's interior, and cause flowing out of the mould from the hollow. Populations found in standing/downed dead hollow trees and stubs were probably already present in the hollow tree when it was living, and they

have survived. Living hollow trees are the only long term suitable microhabitats for population persistence.

4.2.4 Behaviour

4.2.4.1 Locomotion

First and second larval instars of *O. eremita* are able to use actively their legs to move around like larvae of *Gnorimus variabilis* and *G. nobilis* but the third stadium is less mobile owing to its heavy build. *O. eremita* larvae move most often on the side when they are at surface (Fig. 1 and 4) and never on the back like in Cetoniinae (Luce 1995).

4.2.4.2 Movements

Cavicolous Cetoniidae larvae move actively in hollow mould and their movements may correspond to changes of feeding sites. It may also correspond to hollow upkeep, faecal pellets of all instars being accumulated at surface or in lateral pockets in very large hollows. In some Cetoniinae larvae distribution in the hollow depends on the species and on larval stadium, young larvae being found most often at the top of the mould and old ones at the bottom (Luce 1995) but it may depend on the period of observation (H.B. pers. obs.). On the contrary, in *O. eremita* and *L. lugubris* which live in the largest cavities with the lowest densities of larvae, different stadia do not seem to segregate. Indeed, larvae of all stadia of *O. eremita* are generally grouped. Such a grouping may correspond to a facilitation of resource exploitation since larvae of a same cohort grow faster when they are grouped (Luce 1995). The grouping may cause micro-conditions (humidity, ectosymbiotes pool upkeep) favourable for larval development and an easier access for food.

We have systematically observed larvae crawling exposed at mould surface in one hollow in July and August. Most of the time the larvae were homogenously distributed at mould surface, suggesting they may avoid each others. They were also aggregated at some time. This aggregation may be linked to exceptionally high densities or to an anti-predator strategy (G.F.D.). H.B. made the same observation in another study site.

4.2.4.3 Pupation

Mature 3rd stadium larvae built at early autumn a case for hibernation and pupation (Luce 1995). Plasticity in this chronology may occur occasionally since two larvae that were not found in pupal case in February developed into adults in April and May of the same year (D.

Baratelli pers. comm. in Ranius et al. 2005). At the opposite, some larvae that had built pupal case stopped their pupal process and started again their larval development (H.B. pers. obs.). Larvae build their case almost simultaneously when they have grown in similar conditions. Humidity and temperature seem to be important factors for initiation of this building (Luce 1995). Pupal case is obtained by rotating on itself during several hours in substrate and then by aggregating fine mould, wood fragments and faecal pellets with their digestive tract content so that a smooth wall is obtained (Fabre 1925). The irreversible pre-pupal stage occurs several days after the building achievement. Individuals rest near eight months in the case until adult emergence in June. Pupal molt occurs from the end of the next month of April and is followed by imaginal molt and then emergence in June (Luce 1995).

Confinement inside the case should provide a physical protection and an adequate humidity to the frail pupa and young adult. There exists different pupal case types in cavicolous Cetoniidae, from a simple lodge without strong wall (like in *G. nobilis*) to a free pupal case with strong wall (like in *O. eremita* or *Liocola lugubris*) that can be fixed to the hollow wall (like in *Cetonischema aeruginosa*). These types provide more or less efficient protection against inter- an intra-specific competition for space and are correlated to the mould volume. For instance, free cases of *O. eremita* may be moved to the top of the mould owing to a high density and activity of *C. aeruginosa* larvae and this would result in the drying of the case wall and in the death of the constricted adult (Luce 1995).

4.2.5 Diet

Larvae of cavicolous Cetoniidae consume mould filling the hollow and the wood of its wall in proportions that may vary between species (Luce 1995). They are so called saproxylophagous (Bouget et al. 2005). In *O. eremita*, larvae usually dig between the mould and hollow wall (Ranius et al. 2005). The bacterio-cryptogamic blight seem to be there an important food resource (Pageix 1968). Breeding of larvae is possible with oak or beech white rot (with degraded lignin; H.B. pers. obs.) or brown rot (with degraded cellulose; G.F.D. pers. obs.). Owing to their feeding activity, larvae increase the tree hollow and the amount of wood mould (Ranius et al. 2005). They are often observed in digitate holes of the hollow wall they shape with their feeding activity (Luce 1995; H.B. and G.F.D. pers. obs.; Fig. 3 p. 32, Materials and Methods). We have observed larvae exposed at mould surface, holding on to hollow wall with their legs and gnawing it (G.F.D. pers. obs.; Fig. 4). The diet changes with

hollow succession in *O. eremita*: larvae consume the blight in the early large hollow and when the hollow is filled with fine mould and faecal pellets they consume wood of the walls, wood pieces and dead leaves fallen at the mould surface (G.F.D. pers. obs.).



Figure 4: *O. eremita* larva at mould surface holding on to hollow wall and gnawing it (seen from above; x 1).

4.2.6 Physiology

4.2.6.1 Extreme temperature resistance

O. eremita larvae are freeze tolerant on short periods like some Cetoniinae and contrary to *G. nobilis* and *G. variabilis* that use surfusion which characteristic would allow a better freeze resistance on the long term (Vernon and Vannier 2001). Surfusion may have not been selected in *O. eremita* because the large amount of mould, in the hollows it inhabits, buffers temporary extreme temperatures unlike for the smallest and most exposed hollows inhabited by *G. nobilis* (Luce 1995). Cetoniidae larvae seem to be thermophilous and to get together in hollow parts that are warmed by sun radiation (Luce 1995) but they can be killed by some high temperatures often measured outside hollows (Renault et al. 2005).

4.2.6.2 Digestion

Secondary xylophagous species that are poorly supplied with enzymes depend on endosymbiotes living most often in their digestive tract or on ectosymbiotes like bacteria, protozoa of fungi. These organisms become food resource of the secondary xylophagous directly or through the compounds resulting from their enzymatic activity (Paulian 1988). *Osmoderma spp.* are secondary xylophagous like Lucanidae, Dynastidae and most of

Cetoniidae and are particular to microconditions like ectosymbiotes rather than to tree species (Brustel 2001). The pH measured in the midgut of *O. scabra* larvae revealed strong alkaline reactions that are typical of species feeding on decomposing organic matter (pH 10.2; Lemke et al. 2003). Larvae pass winter period motionless in a lodge after having emptied their digestive tract. This purge causes a drastic mass loss and is quite similar to the one occurring during pupal case building, even if the lodge is not as strong as the pupal case (Luce 1995).

4.3 Adult stage

4.3.1 Morphology

4.3.1.1 Sexual dimorphism

Like many Scarabaeoidea, *O. eremita* adult males have protuberances on their clypeus and pronotum (Fig. 5) that are used during fights with other males. The end of abdomen is differently shaped in females (for which it is conical and directed back to facilitate oviposition) and males (for which it is a bit clowed and directed down to facilitate copulation).

4.3.1.2 Body size

Body size of *O. eremita* adults was found to be larger in tree hollows with larger mould volume (Hedin and Smith 2003). We observed that intra-litter variability occurs in *O. eremita* adult size owing to larval development time: two males that finished their development in 2 yrs were smaller than their 10 brothers that finished their development in 3 yrs (G.F.D. pers. obs.).



Figure 5: Male adult of *O. eremita* (x 4).

4.3.1.3 Wing morphology and flight description

The position of elytra during the flight of *O. eremita* is quite similar to the one of Cetoniinae although the structure of the elytra of *O. eremita* does not show the basal external neckline that allows total closing of elytra and hindwing beat during flight of Cetoniinae. In *O. eremita*, elytra are put in "V" and backward upon the body during flight, whereas in Trichiinae elytra are put in "V" but perpendicularly to the body. We wonder if *O. eremita* would be an intermediate between Trichiinae and Cetoniinae regarding the position of elytra during flight, the "Cetoniinae type" being the "most evolutionary fitted" if we consider the following hypotheses: total closing of elytra would have a role in improving the positioning of the centre of gravity (for a more practical flight), in the softening of aerial friction, in the

diminution of heat loss induced by the airflow (Sane and Jacobson 2006) and in the maintenance of a high body temperature being of importance for an enduring flight (Auerswald et al. 1998).

4.3.2 Emergence

Pupal and adult molt occur in May, almost simultaneously for individuals kept in identical conditions. Exit from case takes several hours (Luce 1995). Young adults bury themselves in mould after emergence (Paulian and Baraud 1982) and they engage a period of inactivity of several days in lodges they form in mould (G.F.D. pers. obs.). They emerge at mould surface at early summer. Young adults expel an abundant meconium when they are stressed (Luce 1995).

4.3.3 Adult life-span

Life-span of *O. eremita* adults is limited to one season and lasts for males almost 1.5 months (Luce 1995) and even up to 3 months (Schaffrath 2003), and 2-3 months for females (Luce 1995; Tauzin 2005), these durations being measured on reared and fed individuals. Mated males seem to have a shorter life-span (10-20 days) than unmated ones (Tauzin 1994). Life-span seems to be shorter in nature, where *Osmoderma* adults can be observed from April to September in Europe (Ranius et al. 2005) with a maximum probability in July and August, but this period of activity varies geographically and probably with species. Ranius (2001) measured in nature that life-span lasts 1 month as a maximum and is not different between sexes. The short life-span at adult stage makes a difference between the adaptive strategy of *O. eremita* and the one of several Cetoniinae that often live several years at adult stage and are iteropare, even if long generation time, large body size and small clutch size are common points with the K-strategy of Cetoniinae (Luce 1995). Hibernating may occur exceptionally in the species and was reported only once and for one individual (Tauzin 1994).

4.3.4 Adult diet

Some adult saproxylic beetles do not feed at adult stage and depend on the reserves they stocked during larval development (Paulian 1988). *O. eremita* seems to belong to such species but it accepts food in laboratory (Luce 1995, Schaffrath 2003, Ranius et al. 2005; H.B. and G.F.D. pers. obs.) and can be captured in bait traps (Tauzin 1994, Brustel 2001). *O. eremita*

adults were seen feeding on a few occasions on flowers (Schaffrath 2003, Ranius et al. 2005) like *Leucanthemum* sp., *Viburnum* sp., *Sambucus nigra*, and Apiaceae (Ranius et al. 2005), on leaves such as those of some *Carduus* sp. relative species (Asteraceae; Tauzin 1994), on sap flows (Tenenbaum 1913, Pawlowski 1961, Schaffrath 2003, Ranius et al. 2005) and on fruits such as those of *Prunus* sp. as reported by Ranius et al. (2005) and suggested by Dubois and Vignon (2008). Since entomologists frequently search for insects on those sources, the fact that only a few *O. eremita* adults were found there suggest the species visits these habitats only rarely (Ranius et al. 2005). These encounters may occur only in some rare conditions of high luminosity, heat and hygrometry (Dajoz 2007).

4.3.5 Nycthemeral rhythm of activity

O. eremita visible activity (i.e. outside wood mould) was reported to occur at dawn (Stegner 2002, Schaffrath 2003), at daytime (Ranius et al. 2005, Dubois and Vignon 2008), at evening (Paulian and Baraud 1982), at dusk (Luce 1995, Ranius et al. 2005), or at night time (Luce 1995, Tauzin 2005). Flight was reported to occur with high temperatures and sun radiation at daytime (Tauzin 2005), in the early afternoon (Ranius et al. 2005, Dubois and Vignon 2008; H.B. pers. obs.), or at evening (Paulian and Baraud 1982; H.B. pers. obs.)

4.3.6 Reproduction

4.3.6.1 Mating

Mating of Cetoniidae can occur at exit from pupal case even without previous feeding (Luce 1995). It was first observed in *O. eremita* by Schaffrath (2003) in the laboratory. We observed mating in nature at several occasions. *O. eremita* is probably semelpare owing to its short life-span (Luce 1995). The number of ovocytes seem to be small (only 18 ovocytes inside ovaries of a 3-days emerged *O. eremita* female) but it is not known if females produce ovocytes even after emergence, if multiple mating exists as suspected (Tauzin 2005) and if females control fecundation.

4.3.6.2 Laying

Females have to explore their environment to find adequate tree hollows for development of their offspring. The substrate necessary for egg laying have to present a sufficient humidity but also peculiar granulometry and biochemical composition (Luce 1995). In *O. eremita*, eggs are laid individually in a cavity of the substrate elaborated by the female probably with the

help of the conic shape of its abdominal apex. An average of 1-2 eggs per day is laid in Cetoniidae (Luce 1995). This rate was confirmed with punctual data in *O. eremita* (42 eggs in more than one month, 38 eggs in one month; Tauzin 2005). Eggs are laid from early July to the end of August in *O. eremita* (Luce 1995).

4.3.6.3 Clutch size

O. eremita females lay 20–80 eggs (Luce 1996). The clutch size of another species of the genus, *O. eremicola*, is of the same magnitude (19-64 eggs, average = 39; Sweetman and Hatch 1927) and may reveal a constantly small clutch size (n < 100 eggs) in the genus *Osmoderma*. High mortality rates of early juveniles may occur in *O. eremita*. Jönsson (2003) reported 12–18 larvae produced per female and Tauzin (2005) reported a mortality rate of 19% (34 larvae obtained from 42 eggs). This mortality can be explained by pathogenic activity or by genetic non-viability.

4.3.7 Dispersal

Dispersal capacities of saproxylic species are generally considered low and vary between species (Brustel 2001). *O. eremita* was expected to disperse 500-1000 m (Antonsson 1998) but a dispersal range shorter than 200 m was measured in the species (Hedin et al. 2008). A low dispersal rate was measured in the species, an estimation giving 15% of the adults leaving their natal hollow tree (Ranius and Hedin 2001).

Floated wood was probably a major passive long distance dispersal way for short dispersing species such as *O. eremita* especially in great fluvial valleys (Luce 1995) and also on the sea (Becker 1975).

Individuals that colonise new microhabitats should select living and standing trees with large hollows filled with mould (long term suitable microhabitat, see above) and their searching behaviour may be based partly on sequences of negative/positive gravitropism, phototropism and chimiotropism.

4.3.8 Pheromone

Adult males of *O. eremita* emit a characteristic odour that entomologists have called “odour of plums” or “odor of Russian hide” (Tauzin 1994). The entomologists have called the beetle “apricot beetle” (Eisenach 1883) or “Russian hide beetle” (Ranius et al. 2005) that well

explains the choice of the Latin gender name "*Osmoderma*" that is "scented skin" (Tauzin 2005). Larsson et al. (2003) revealed that *O. eremita* males emit the same molecule ((R)-(+)-γ-decalactone) that is emitted by apricots and plums. This is the first time emission of this molecule was proved in Scarabaeidae. The decalactone would have the role of a pheromone signalling inhabited hollow (or uninhabited hollows in the case of a colonisation) to other females and males. *O. eremita* can be detected with this odour that can be smelt by humans from several meters of the individuals (Ranius et al. 2005). The pheromone can be emitted from 1-2 days after emergence from the pupal case (Tauzin 2005) to the end of the life of the individuals (G.F.D. pers. obs.).

5 Landscape scale habitat

5.1 Anthropic habitats

More or less natural forests are reported to be the major habitat of *O. eremita* and most present localities of the species occur on human made landscapes shaped since a long time (Ranius et al. 2005) and where human activity enabled populations survival. These landscapes are for instance pasture woodlands and deer parks with broadleaved trees (Sweden; Ranius et al. 2005), lands used for grazing or hunting (Germany; Schaffrath 2003), urban parks and alleys, agricultural floodplains with forests and smaller woods, old orchards, hedgerows networks and riversides with pollarded trees (Ranius et al. 2005), willows used to support climbing vine (Italy; Tauzin 1994).

5.2 Landscape openness

O. eremita occurs more frequently in open and semi-open landscapes (Ranius and Nilsson 1997, Ranius and Jansson 2000, Dubois et al. 2009b). Ranius et al. (2005) hypothesized that this correlation between landscape openness and occurrence could be linked to climatic requirements, and that in regions with colder and wetter climate the species tends to avoid the most shaded situations and the reverse in regions with warmer and dryer climate. Landscape openness was also expected to have an influence on the dispersal efficiency of the species (Dubois and Vignon 2008, Dubois et al. 2009b). However this potential climatic and dispersal roles of landscape openness on the occurrence of *O. eremita* have to be studied further.

6 Population dynamics

6.1 Population size per tree hollow

Adult population size per tree hollow and per year seems to be of the same magnitude in several parts of Europe, normally 5-30 individuals, with a maximum of almost 100 individuals in some trees (Ranius et al. 2005) and with an estimated average of 11 adult beetles per tree hollow and year in some places (Ranius 2001, Jönsson 2003). Larvae counts in fallen trees gave 30-150 individuals of different instars (Prunier 1999, Schaffrath 2003, Tauzin 2005). Population size would be linked to hollow quality (Ranius et al. 2009b).

6.2 Larval population density

Schaffrath (2003) observed larval population density of almost one individual per litre of mould.

6.3 Tree hollows occupancy rate

Tree hollows occupancy of 11-86% were reported and this variability may come from sampling methods (e.g. sample size and range), landscape context, microhabitat quality and differences in life history traits according to biogeographic origin (Dubois et al. 2009b).

6.4 Sex-ratio

Higher proportions of females (Paulian and Baraud 1982, Tauzin 1994, Vignon et al. 2005) or of males (Ranius 2001) were observed in nature, even if it may be due to different behaviours between sexes and a balanced sex-ratio was expected at a large scale in the species (Ranius 2001). Moreover, a biased sex-ratio may be linked to an observation limited to the beginning of a protogynic or a protandric emergence. Protandric emergence was described in *G. nobilis* in which female larvae feed again after wintering and pupate later as a result (Luce 1995). Nevertheless such a post wintering feeding of female larvae can not occur in *O. eremita* in which pupal case is built in autumn, but maturation may be longer in females which would emerge later as a result.

6.5 Metapopulation structure

O. eremita is a species which populations are structured in metapopulations, each tree hollow being inhabited by a local population and a group of local populations exchanging individuals constituting a metapopulation (Ranius and Hedin 2001, Ranius 2002). Criteria sustaining metapopulation structure type in the species are its restricted dispersal (Ranius and Hedin 2001, Hedin et al. 2008), the minimum number of grouped local populations needed for their persistence (Ranius 2000), and the asynchronic fluctuations of local populations of a same group (Ranius 2001). Metapopulations dynamics are slow in *O. eremita* owing to the slow dynamics of its habitat (Ranius and Hedin 2004).

7 Synecology

7.1 Predation

Predation may be a major biotic factor for dynamics of cavicolous Cetoniidae (Luce 1995) especially as all individuals of a same population are concentrated in a reduced place. Some Elateridae larvae are non-specific predators of Cetoniidae, particularly at pupation, such as *Ampedus dubius* (Platia et Cate), *Elater ferrugineus* L. (Luce 1995), and *A. cardinalis* (H.B. pers. obs.). Adults of *E. ferrugineus* L. (Coleoptera: Elateridae), which larvae are probably the most important predators of *O. eremita* larvae (Schaffrath 2003), use (R)-(+)-γ-decalactone as a kairomone, which is emitted by *O. eremita* males as a pheromone (Svensson et al. 2004). This pheromone-kairomone system depicts a strong relationship between the two species, since it is specific to the enantiomere R. Nevertheless, enantiomere S is not antagonistic (Svensson and Larsson 2008).

Predation by parasitoïd Hymenoptera may occur (Tauzin 2005). *Zelia vertebrata* (Say, 1829) (Diptera: Tachinidae) is a parasitoïd of *Osmoderma eremicola* (Arnaud 1978) and such Diptera should exist in Europe too. Mites (*Gamasina* deutohymphs; Ranius et al. 2005) and nematodes (Martin 1993) are other possible parasites.

Vertebrates predating on *O. eremita* have been reported occasionally (Ranius et al. 2005). Predation by cavicolous Strigiform birds may occur often on adult stages, even if it was reported only once to our knowledge (Kowalczyk and Watala 1988). *Coracias garrulus* L.

was reported as a predator of the species (Rebis 1998). We observed some hollows in which predating by mammals or birds probably occurred (H.B. and G.F.D. pers. obs.).

Almost one quarter of adults are reported to die in pupal case, perhaps owing to parasites or to dryness which disable adults to breack the case wall (Tauzin 2005).

7.2 Interspecific competition

Osmoderma spp. were reported to be in competition with some Dynastidae (*Dynastes tityius*; Glaser 1976), probably with some Euchiridae (*Propomacrus bimucronatus* (Pallas); Lumaret and Tauzin 1992) and occasionally in blighted trunks with some Lucanidae (*Dorcus parallelipipedus*; Luce 1995). Some Formicidae of the genus *Lasius* are suspected to eliminate Cetoniidae larvae from hollows (Luce 1995). Picidae birds may induce indirectly killing of juvenile stages since they empty out the mould from the hollow before nidification.

Cavicolous Cetonidae species are potentially concurrent but they are linked to different states of a resource that show a succession that can last several centuries and they are thus at least partly spatio-temporally segregated. These species form guilds which composition and functioning vary geographically. Latitudinal and altitudinal variability of the guild may be essentially based on maximal and minimal temperatures. Guilds' species are also competing with the same modalities as intraspecific competition (juvenile stage killing during mature larvae movements) and exclusion can occur and segregate species in hollows of which mould volume corresponds to their needs. Cavicolous Cetoniidae species that are potential competitors in Northwestern Europe are: *O. eremita*, *Gnorimus nobilis*, *Liocola lugubris*, *Cetonischema aeruginosa*, *Eupotosia affinis* and *Potosia fieberi*, to which could be added *Potosia opaca* in some places (Luce 1995). *L. lugubris* inhabits particularly large hollows and may be thus the most important competitor of *O. eremita* in the guild (Luce 1995, Ranius 2002) even if *L. lugubris* is a more frugal species than *O. eremita*.

7.3 Intraspecific competition

In some Cetoniidae mature larvae may interfere with conspecific eggs and pupae (mechanical destruction during movements) and thus contribute to a density-dependent equilibrium and a regulation of population density as in a K-strategy (Luce 1995). Such a regulation may occur in *O. eremita* in which population size is influenced by hollow size (Ranius et al. 2009b).

7.4 Associated species

7.4.1 Associated beetles

Elater ferrugineus L. (and other Elateridae), *Tenebrio* spp. (Tenebrionidae) and *Prionychus* spp. (and other Alleculidae) are species that often occur together with *O. eremita* (Ranius et al. 2005). *Pseudocistela ceramboides* is also often found with *O. eremita*.

7.4.2 Phoresy

Phoresy is a form of commensalism in which one organism (the phoretic) attaches to another (the host) for the implied purpose of dispersal. Mites (Astigmata) are often phoretic and may respond to a variety of cues for host recognition, including sex of the host (Houck and Oconnor 1991). *Osmoderma eremicola* was identified as a host of mites of which *Rhyzoglyphus echinopus* deutonymphs were collected mainly on males of the species (Norton 1973). Evolutionary significance of phoresy biased to one sex of the host may be that host dispersal would be also sex-biased, male-biased in the example of *O. eremicola*.

7.5 Ecosystem engineer role

O. eremita activity may improve microhabitat for other tree hollow dwelling species, through the accumulation of frass (Ranius 2002), of nitrogen owing to endosymbiotic activity (Jönsson et al. 2004, Szanser 2000) and through tree hollow extension caused by larval feeding activity.

References

1. Antonsson, K., *Natura 2000, Lettre d'information nature, commission européenne (DG XI)*, 4 (1998).
2. Arnaud, P. H. J., *A Host-Parasite Catalogue of North American Tachinidae (Diptera)* (USDA, Science and Education Administration, Washington, D.C., 1978), pp.
3. Audisio, P. *et al.*, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**, 88–95 (2008).
4. Audisio, P. *et al.*, *Fragmenta entomologica* **39**, 273 (2007).
5. Auerswald, L., Schneider, P., Gäde, G., *The Journal of Experimental Biology* **201**, 1651 (1998).
6. Becker, P., *Journal of Animal Ecology* **44**, 893 (1975).
7. Bouget, C., Brustel, H., Nageleisen, L.-M., *Comptes Rendus Biologies* **328**, 936 (2005).
8. Brustel, H., (2001).
9. Dajoz, R., *Les insectes et la forêt. Rôle et diversité dans le milieu forestier. 2ème édition*, Editions Tec & Doc (Lavoisier, Paris, 2007), pp.
10. Dubois, G., Vignon, V., paper presented at the Proceedings of the 4th symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles, Vivoin / France, 27th-29th June 2006 2008.
11. Dubois, G. F. *et al.*, *Landscape and Urban Planning* **91**, 152 (2009).
12. Eisenach, H., *Naturgeschichtliche Mittheilungen aus dem Kreise Rotenburg* **1**, 73 (1883).
13. Fabre, J.-H., *Souvenirs Entomologiques* (Librairie Delagrave, Paris, 1925), pp.
14. Farr, I. J., Chesmore, E. D., Harvey, D., Hawes, C., Gange, A., paper presented at the Ento'05

Royal Entomological Society Annual Conference, University of Sussex, 12-14 September 2005.
15. Glaser, J. D., *The Coleopterists Bulletin* **30**, 133 (1976).
16. Hedin, J., Mellbrand, K., in *Department of Ecology* J. Hedin, Ed. (Lund University, Lund, 2003), vol. Metapopulation ecology of *Osmoderma eremita* - dispersal, habitat quality and habitat history, pp. 101-112.
17. Hedin, J., Smith, H. G., in *Department of Ecology* J. Hedin, Ed. (Lund University, Lund, 2003), vol. Metapopulation ecology of *Osmoderma eremita* - dispersal, habitat quality and habitat history, pp. 115-122.
18. Hedin, J., Ranius, T., Nilsson, S., Smith, H., *Biodiversity and Conservation* **17**, 675–684 (2008).
19. Hoffmann, C. H., *Annals of the Entomological Society of America* **32**, 510 (1939).
20. Houck, M. A., Oconnor, B. M., *Annual Review of Entomology* **36**, 611 (1991).
21. Jönsson, N., "Situation and habitat preference of Hermit beetle, *Osmoderma eremita*, on the island Hallands Väderö" (Dep. Entomologi, Swedish Univ. of Agricultural Sciences, 2003).
22. Jönsson, N., Méndez, M., Ranius, T., *Animal Biodiversity and Conservation* **27**, 79 (2004).
23. Kelner-Pillault, S., *Annales des Sciences Naturelles, Paris* **9**, 1 (1967).
24. Klausnitzer, B. D., Krell, F.-T., *6. Überfamilie: Scarabaeoidea. Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 3. Band. Polyphaga Teil 2*. B. Klausnitzer, Ed. (Gustav Fischer Verlag, Jena - Stuttgart, 1997), pp.
25. Kowalczyk, J. K., Watala, C., *Przeglad Zoologiczny* **32**, 543 (1988).
26. Larsson, M. C., Hedin, J., Svensson, G. P., Tolasch, T., Francke, W., *Journal of Chemical Ecology* **29**, 575 (2003/03//, 2003).
27. Lemke, T., Stingl, U., Egert, M., Friedrich, M. W., Brune, A., *Applied and Environmental Microbiology* **69**, 6650 (2003).
28. Luce, J.-M., Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (1995).
29. Luce, J.-M., in *Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention. Part I: Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera* P. J. van Helsdingen, L. Willemse, M. C. D. Speight, Eds. (Council of Europe, Strasbourg, 1996) pp. 64-69.
30. Lumaret, J. P., Tauzin, P., *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)* **19**, 173 (1992).
31. Martin, O., *Entomologiske Meddelselser* **61**, 62 (1993).
32. Martínez, M. I., Lumaret, J. P., *Monografias S.E.A. Sociedad Entomólogica Aragonesa* **3** (2003).
33. Mattheck, C., Bethge, K., West, P. W., *Trees - Structure and Function* **9**, 47 (1994/11//, 1994).
34. Mico, E., Galante, E., *European Journal of Entomology* **100**, 131 (2003).
35. Norton, R. A., *American Midland Naturalist* **90**, 447 (1973).
36. Oleksa, A., Ulrich, W., Gawronski, R., *Polish Journal of Ecology* **in press** (2007).
37. Pageix, J. P., in *L'Entomologiste*. (1968), vol. 24, pp. 33-36.
38. Paulian, R., *Biologie des Coléoptères* (Editions Lechevalier, Paris, 1988), pp. 719.
39. Paulian, R., Baraud, J., *Lucanoidea et Scarabaeoidea*, Faune des Coléoptères de France (Lechevalier, Paris, 1982), pp. 478.
40. Pawlowski, J., *Ekologia Polska Seria A* **9**, 355 (1961).
41. Prunier, D., *Le Coléoptériste* **35**, 23 (1999).
42. Ranius, T., *Animal Conservation* **3**, 37 (2000).
43. Ranius, T., *Oecologia* **126**, 208 (2001/01//, 2001).
44. Ranius, T., *Biodiversity and Conservation* **11**, 931 (///May 2002, 2002).
45. Ranius, T., *Biological Conservation* **103**, 85 (2002/1, 2002).
46. Ranius, T., *Animal Biodiversity and Conservation* **25**, 53 (2002).
47. Ranius, T., *Ecography* **30**, 716 (2007).
48. Ranius, T., Nilsson, S. G., *Journal of Insect Conservation* **1**, 193 (1997/12//, 1997).
49. Ranius, T., Jansson, N., *Biological Conservation* **95**, 85 (2000/8, 2000).
50. Ranius, T., Hedin, J., *Oecologia* **126**, 363 (2001/02//, 2001).
51. Ranius, T., Hedin, J., in *Species conservation and management: case studies* H. R. Akçakaya *et al.*, Eds. (Oxford University Press, New York, 2004) pp. 162-170.
52. Ranius, T., Svensson, G. P., Berg, N., Niklasson, M., Larsson, M. C., *Annales Zoologici Fennici* **46**, 205 (2009).
53. Ranius, T. *et al.*, *Animal Biodiversity and Conservation* **28**, 1 (2005).
54. Rebis, M., *Kulon* **3**, 67 (1998).
55. Renault, D., Vernon, P., Vannier, G., *Journal of Thermal Biology* **30**, 611 (2005).
56. Sane, S. P., Jacobson, N. P., *Journal of Experimental Biology* **209**, 43 (2006).
57. Schaffrath, U., *Philippia* **10**, 157 (2003).
58. Stegner, J., *Entomologische Nachrichten und Berichte* **46**, 213 (2002).
59. Svensson, G. P., Larsson, M. C., *Journal of Chemical Ecology* **34**, 189 (2008).
60. Svensson, G. P., Larsson, M. C., Hedin, J., *Journal of Chemical Ecology* **30**, 353 (2004/02//, 2004).
61. Sweetman, H., Hatch, M., *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* **22**, 264 (1927).
62. Szanser, M., *Polish Journal of Ecology* **48**, 283 (2000).
63. Tauzin, P., in *L'Entomologiste*. (1994), vol. 50, pp. 217-242.
64. Tauzin, P., *Cetoniimania* **4**, 131 (2005).
65. Tenenbaum, S., *Lubelskiej. Pam. Fizyogr.* **21**, 1 (1913).
66. Vernon, P., Vannier, G., *Canadian Journal of Zoology* **79**, 67 (///January 2001, 2001).
67. Vignon, V., Asmodé, J.-F., Rapaport, P., paper presented at the Proceedings of the 3rd symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles, Riga / Latvia, 07th-11th July 2004 2005.

Chapitre II – Facteurs influençant la présence d'*Osmoderma eremita* dans un paysage agricole

Les paysages agricoles présentant des structures arborées telles que les haies d'arbres têtards ou les vergers traditionnels peuvent être des habitats de substitution pour des espèces spécialistes des cavités d'arbres. Ces paysages ont une structure hétérogène complexe qui varie dans le temps en fonction des activités anthropiques. L'objectif de cette étude est de comprendre comment la dynamique spatio-temporelle de ce paysage peut affecter la survie des populations *d'O. eremita*. Pour répondre à cette question, nous avons testé trois hypothèses : (*i*) Le taux d'occupation des microhabitats par *O. eremita* dépend de l'espèce d'arbre ; (*ii*) L'ouverture du paysage et la densité en microhabitats influencent la présence *d'O. eremita* ; (*iii*) Les changements spatiaux-temporels des structures paysagères arborées affectent la présence de l'espèce. Nous avons utilisé un inventaire géoréférencé des arbres matures sur une surface de 16 km² dans l'Orne. Pour chaque arbre, la présence de microhabitats favorables (cavités contenant du terreau), l'essence, et la présence d'*O. eremita* ont été notés. L'ouverture du paysage a été définie par la densité en arbres matures. Les changements spatio-temporels des paysages ont été mesurés grâce à la comparaison des photographies aériennes numérisées de ce paysage en 1947 et en 2003. Pour évaluer l'impact de la densité en microhabitats, de l'ouverture du paysage et des changements spatio-temporels sur la présence d'*O. eremita* à différentes échelles spatiales, nous avons utilisé une méthode de fenêtres grandissantes circulaires centrées sur l'arbre d'intérêt et dont le rayon variait de 50 à 500 m.

Nous avons mis en évidence une préférence pour les pommiers et les chênes têtards, pour les zones ayant la plus forte densité de microhabitats et les plus ouvertes. L'influence de l'ouverture du paysage et de la densité en microhabitats sur la présence de l'espèce est dépendante de l'échelle spatiale. Les populations ont persisté là où peu de changements ont eu lieu dans la densité de haies.

Ces résultats soulignent le statut d'« habitat-tracking » d'*O. eremita* dont la persistance est très sensible à l'organisation spatiale et temporelle de ses microhabitats. Les différentes échelles nécessaires pour détecter l'influence des différents facteurs influençant la présence de l'espèce dans ce paysage pourraient refléter différentes échelles d'utilisation du paysage par les individus, utilisation conditionnée par leurs capacités de dispersion. Dans un contexte de conservation, ces différentes échelles pourraient être utilisées pour définir l'étendue minimale de restauration du paysage pour cette espèce.

Chapitre III – Capacités de dispersion d'*Osmoderma eremita*

La dispersion d'*O. eremita* entre ses microhabitats distribués de façon discrète dans l'espace est pressentie comme un facteur déterminant de la persistance des populations dans un paysage. La dispersion est un processus individuel influencé par de multiples facteurs, souvent classés en facteurs extrinsèques (liés à l'environnement, aux conditions météorologiques, à la population) et facteurs intrinsèques (liés aux caractéristiques de l'individu telles que son poids ou son sexe). Seule une étude en milieu contrôlé permet de faire varier un à un les différents facteurs en jeu et permet de distinguer l'impact de ces facteurs sur la réalisation du processus de dispersion.

De telles expériences sont conditionnées par l'existence d'un dispositif expérimental permettant de mesurer dans différentes conditions la propension des individus à initier un comportement de dispersion et leurs capacités de mouvement (temps, distance). Ce dispositif doit être le moins contraignant possible afin de limiter les biais d'interprétation. De tels dispositifs peuvent se présenter sous la forme de manèges de vol qui sont souvent utilisés pour des insectes volants de petite taille.

La première partie de ce chapitre est une note qui décrit la mise en œuvre d'un manège de vol adapté pour des insectes de grande taille tels que *O. eremita*. Cette note sera publiée aux éditions Pensoft dans les actes du colloque « Fifth conference on saproxylic beetles – Bridging the gap: towards landscape conservation » qui s'est tenu à Lüneburg (Allemagne) en juin 2008. Dans une seconde partie nous présentons une étude de certains facteurs individuels déterminant les capacités de dispersion d'*O. eremita*.

III.A Un manège de vol pour les grands coléoptères tels qu'*Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae)

III.B Capacités de vol et comportement sexe-biaisé précédant la dispersion d'*Osmoderma eremita*

Les événements de dispersion sur une longue distance sont cruciaux pour la persistance des espèces en danger car ils déterminent la colonisation de nouveaux habitats et les flux de gènes entre les populations. Les espèces rares présentent souvent des capacités de dispersion réduites pour des raisons peu connues. La compréhension des facteurs limitant cette dispersion est un élément important pour définir des stratégies de gestion efficaces. Cependant, l'étude de la dispersion en conditions naturelles par pistage-radio des individus ou capture-marquage-recapture est généralement inappropriée pour détecter les événements rares de dispersion sur une longue distance (en raison de biais d'échantillonnage, de contraintes spatiales du dispositif de piégeage etc.). Dans ce contexte, les expérimentations en milieu contrôlé semblent plus appropriées pour déterminer les capacités de dispersion et les facteurs les affectant.

O. eremita est connu pour se disperser sur de faibles distances (180m) mais un mouvement occasionnel sur une distance totale de 700 m a été rapporté. Des expérimentations en laboratoire s'avèrent nécessaires pour déterminer si de tels mouvements sont uniquement exceptionnels. En utilisant le dispositif de manège de vol précédemment présenté, nous avons étudié les capacités de vol d'*O. eremita* (n=30) et testé si celles-ci variaient en fonction de la condition corporelle et du sexe des individus. Comme les adultes *d'O. eremita* ne se nourrissent pas, leur masse, et donc leur condition corporelle, est supposée diminuer durant leur vie adulte. Afin de confronter nos résultats de laboratoire avec les observations de terrain, nous avons échantillonné les individus manifestant des comportements de pré-dispersion (n = 294 ; activité à la surface du terreau et fréquentation de l'ouverture de la cavité) et déterminé si les effets de la condition corporelle et du sexe sont similaires à ceux observés en laboratoire.

Les expériences en laboratoire révèlent des distances parcourues par les individus jusqu'à 3,4 fois supérieures aux distances précédemment publiées. Les capacités de vol des femelles sont plus grandes que celles des mâles. De plus, pour les femelles, la vitesse de vol et le nombre d'envols augmentent lorsque leur condition corporelle diminue. Notre échantillonnage des individus présentant des comportements de pré-dispersion montre un effet similaire : les femelles qui présentent ces comportements ont une condition corporelle plus faible que les mâles.

Nos résultats mettent en évidence : (*i*) une capacité de vol en laboratoire supérieure à celle observée sur le terrain ; (*ii*) de meilleures capacité de vol pour les femelles ainsi que des

capacités variant avec la condition corporelle de façon différente entre sexes. La différence entre les performances de vol réalisées en laboratoire et sur le terrain peut s'expliquer par des biais techniques liés au dispositif expérimental ou au calcul des distances par pistage-radio, mais également par des conditions environnementales d'encombrement spatial qui ne sont pas reproduites en laboratoire. Toutefois, la possibilité - même rare - d'événements de dispersion sur de longues distances est à prendre en compte pour déterminer la viabilité des métapopulations.

Par les expériences de laboratoire et l'échantillonnage en conditions naturelles, nous avons mis en évidence pour la première fois chez cette espèce une différence de stratégie de dispersion entre sexes. De plus grandes capacités de vol chez les femelles ont pu être sélectionnées pour optimiser les chances de colonisation de nouveaux habitats. D'autre part nous avons montré que les femelles présentant les meilleures conditions corporelles, donc les plus jeunes, se dispersaient moins que les femelles plus âgées. Une telle stratégie favorise l'accouplement et la ponte de la majorité des œufs dans la cavité d'origine et la colonisation de nouveaux microhabitats par les femelles en moins bonne condition corporelle mais toujours aptes au vol et disposant encore de quelques oeufs. Ce comportement est en accord avec celui des espèces vivant dans un habitat temporellement stable mais très fragmenté spatialement. L'étude de l'impact d'une stratégie de dispersion différente entre sexes sur la dynamique des populations est par conséquent nécessaire pour évaluer la viabilité des métapopulations de l'espèce.

Flight capacity and sex-biased pre-dispersal behavior of *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae), an endangered saproxylic beetle

Glenn F. Dubois[1], Pascaline. J. Le Gouar[2], Yannick R. Delettre[1], Hervé Brustel[3] & Philippe Vernon[1]

[1]*UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Équipe PaysaClim, Station Biologique, F-35380 Paimpont.*
[2]*UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Équipe Stratégies – Comportements – Adaptations, Station Biologique, F-35380 Paimpont.*
[3]*Ecole d'Ingénieurs de Purpan, BP 57611, 75 voie du Toec, F-31076 Toulouse Cedex 3.*

Abstract: Dispersal capacity of rare insect species has frequently been estimated as low. Nevertheless, long distance dispersal events are essential for such species. Field experiments might be inappropriate for establishing the existence of such events. Laboratory based experiments are considered more appropriate for determining the possible flight capacity as well as the factors which influence dispersal in these species. Using laboratory experiments and field-captured individuals we aimed to characterize the flight capacity of an endangered saproxylic species, *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Coleoptera: Cetoniidae), the reported low dispersal capacity of which is questioned. We studied the influence of sex and body condition on several parameters of flight capacity measured with a flight mill apparatus and on behavior linked to dispersal and observed in nature. Tethered flight experiments, conducted on 30 individuals collected in several regions of France, revealed: (*i*) a flight distance up to 3.4 times of the previously published estimates; (*ii*) highest flight capacity in females; (*iii*) flight speed and take-off completion decreasing with increasing body condition only for females. Our field-capture experiments, based on almost 300 individuals, showed similar interacting effect of sex and body condition on pre-dispersal behavior: females initiating pre-dispersal behavior had lower body condition than males. The difference in dispersal strategy between sexes could be explained by the specificity of the species' habitat. Therefore we propose that, potential occurrence of long distance dispersal and plasticity of dispersal behavior with body condition and between sexes must be taken into account in planning for habitat management and species conservation.

Key-words: body condition, condition-depedent dispersal, dispersal, flight mill, tethered flight

1 Introduction

Long-distance dispersal movements (LDD; Nathan et al. 2003) are essential for survival of endangered species since it is necessary for gene flow and colonization of new remote habitat. However, rare species often exhibit poor dispersal capacity (Gaston and Kunin 1997), the reasons for which are, in many cases, unknown. Dispersal, that is the movement of organisms away from their natal habitat to another more distant one (Nathan 2001), may be influenced by environmental factors and by the individual characteristics of a species (Ims and Hjermann 2001). Identifying these factors and characteristics is crucial in order to define efficient conservation management for a species (Ranius 2006).

Studies of dispersal capacity in insect species have been based on radio-tracking experiments (Rink and Sinsch 2007, Hedin et al. 2008) or more often on mark-release-recapture (MRR) experiments (Purse et al. 2003, Schtickzelle et al. 2006). However, the use of radio-tracking is restricted to studying large individuals which are able to carry a transmitter, whilst mark-release-recapture trapping methods are rarely suitable for detecting long-distance dispersal, because such movements may occur rarely and marked individuals may move outside the studied area. An alternative to using MRR or radio-tracking is to conduct laboratory experiments under controlled conditions to determine species capacities. For flying insects, flight mill experiments are suitable for the study of dispersal capacity and interacting factors such as body size, body mass, and sex. Dispersal has been correlated with body size in several insects, e.g. *Tetraopes tetraophthalmus* Forster (Coleoptera: Cerambycidae) (Davis 1984). Some studies have emphasized the role of food deprivation on flight capacity. For example food deprivation increased flight activity in the short-term for *Prostephanus truncatus* Horn (Coleoptera: Bostrichidae) (Fadamiro and Wyatt 1995), while it suppressed flight activity in *T. tetraophthalmus* (Davis 1984). The effect of sex on the flight capacity of insects has also been investigated and the different studies provided contrasting results. Some of these studies did not detect any effect, e.g. on average flight duration (Humphry and Linit 1989), whereas others, for example Davis (1986), found that long-distance flying insects were young and large females.

Large saproxylic beetles (whose life-cycle is dependent on mature trees or large pieces of dead wood) are often considered as endangered species (Speight 1989) and studies on their viability have mainly focused on the availability of their habitat and their dispersal capacity (see studies on *Cerambyx cerdo* L. (Coleoptera: Cerambycidae) by Buse et al. (2007), and

Lucanus cervus L. (Coleoptera: Lucanidae) by Rink and Sinsch (2007)). The large saproxylic species *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Coleoptera: Cetoniidae) has been shown to exhibit short range dispersal of up to 180 m (Hedin et al. 2008), as well as a longer range movement by one individual of at least 700 m (Dubois and Vignon 2008). Laboratory experiments were therefore considered necessary to examine whether such long distance movement might be more common than previously thought, and to determine which factors might influence these movements. We mainly investigated the effects of body mass and sex on flight capacity. *O. eremita* is a good model to study the effect of body mass because adults of this species almost do not feed (Ranius 2005), their energy is obtained from reserves accumulated during the larval stage. As a result, their body mass decreases with time (Schaffrath 2003, Dubois and Vignon 2008). Thus, if body mass has an effect on flight capacity, plasticity of dispersal behavior is expected within the lifetime of *O. eremita* individuals. To our knowledge the effects of body mass on flight capacity and dispersal behavior of *O. eremita* have not previously been studied. Likewise, sex-biased flight capacity and dispersal behavior have not been determined in previous studies because too few females were captured (Hedin et al. 2008).

Using laboratory experiments and field sampling of both sexes we aimed to assess the flight capacity of *O. eremita* and study the influence of sex and body mass on this activity and on other behavior that might lead to dispersal, for example the emergence from wood mould and tree hollow aperture frequentation. A body condition index was used to allow body mass comparison of individuals with different sizes. Tethered flight experiments allowed us to test: (*i*) if flight capacity was as restricted as demonstrated in previously published field experiments; (*ii*) if body condition and sex have an effect on flight capacity. Additional field sampling data enabled us to test if these potential effects of body condition and sex difference could be observed in pre-dispersal behavior.

2 Materials and methods

2.1 Study species

O. eremita is a strict saproxylophagous and cavicolous beetle (Bouget et al. 2005) of Western Europe (Audisio et al. 2008). Its life cycle is long, owing to a 2–3 year larval stage (Luce 1995). Adults have a short life-span, lasting from several weeks up to almost 2 months, and most individuals do not feed (Dubois and Vignon 2008, Ranius et al. 2005). Dispersal of *O.*

eremita takes place in the adult stage of its life cycle and is achieved by flight from one tree hollow to another. It is preceded by several stages that are determined by hollow tree configuration: 1. Adults emerge from their pupal cases at the bottom of the wood mould (i.e. fragmented deadwood degraded by biological and physiochemical processes; Dubois et al. 2009b) that fills the tree hollow; 2. Adults rest in the wood mould; mating may occur at this time; 3. Adults frequent the wood mould surface where mating and male fighting occur; 4. Adults climb the tree hollow walls; 5. Adults frequent the tree hollow aperture; 6. Adults climb the tree trunk; 7. Adults take flight. Stages 1–7 are considered together as a pre-dispersal phase. Even if individuals do not achieve flight these stages involve behavior which potentially leads to dispersal from the hollow tree (G.F.D., unpublished data; Schaffrath 2003, Dubois and Vignon 2008). Diurnal flight (from late morning to early evening) has been described in the species (Dubois and Vignon 2008, Schaffrath 2003). Nocturnal flight has rarely been observed in the field and when it occurred was most probably induced by artificial light (Schaffrath 2003).

2.2 Body condition index

We used a body condition index to test the effect of body mass on flight capacity. Body mass is an easy to measure parameter of an individual's body condition and it has frequently been used in behavioral studies (Jakob et al. 1996). Owing to the wide range of body size in *O. eremita* (20–40 mm; Schaffrath 2003), a residual body condition index which was independent from body size (Jakob et al. 1996) was chosen to enable comparison of body condition across individuals. Since total body size (from clypeus to pygidium) is not a very precise measure of size due to the mobility of segments, right elytron length (Juliano 1986) was measured, taking the total length from the humeral callus to the apex with a digital caliper (precision = 0.01 mm). At the beginning of each trial (tethered flight experiment) or at the first capture (field sampling experiment), body mass was measured with a portable electronic balance (precision = 0.01 g). For each dataset (tethered flight dataset and field sampling dataset) body mass was then regressed on right elytron length after the data were log-transformed to meet the homoscedasticity required for regression. The residual distance between individual points and the obtained regression line was used as an estimator of body condition that we called the body condition index: positive (vs. negative) residuals indicated that individuals were fatter (vs. thinner) than the predicted average value.

2.3 Tethered Flight Experiment

2.3.1 Individual collecting

30 individuals of *O. eremita* were captured in tree cavities with pitfall traps, the most efficient method for adult trapping in the species (Ranius et al. 2005). The number of individuals collected was restricted by prefectural order due to the legal protection status of the species (The Council of the European Communities 2004). In July and August 2007, we captured in France 16 individuals from Gacé (Orne department), five from Lavernat (Sarthe department) and nine from Saint-Pée-sur-Nivelle (Pyrénées-Atlantiques department). One to 10 individuals were collected from each tree hollow occupied by the species. Since dispersal is dependent on population density in some beetle species (Herzig 1995, Fadamiro et al. 1996), and because confinement before experiments might induce flight (Nedved and Hodek 1995), the adults of *O. eremita* were maintained individually in transparent boxes (each 175 x 115 x 65 mm). Boxes were perforated to allow air exchange, and filled with humus covered by dead leaves. No food was provided.

2.3.2 Experiment

A flight mill, which would accommodate the large size and weight of *O. eremita*, was constructed to measure the flight parameters for each individual. Its rotating arm, which had a radius of 24cm, was articulated with the main axis by low friction ball bearings. Data was recorded with a milometer (used to measure average and maximum speed) and a magnetic counter (used to calculate flight duration and distance from radius and number of turns). Since flight activity of insects is expected to occur at an optimal temperature (Bonsignore and Bellamy 2007) experiments were carried out at an average temperature of 23.2°C ± 0.2 S.E., which was consistent with the temperature measured when take-off and flights were observed in the field (Dubois pers. obs.; Schaffrath 2003). After fixing the individual by the pronotum on the mill with Blu-Tack® adhesive, take-off was initiated using the tarsal reflex (White et al. 1983) and by blowing air on the insect (Boiteau 2002). A trial was stopped if an individual was not active, or after take-off that did not lead to effective flight. One to three trials were made per individual. Trials were made between 10:00 and 00:30 hours. A 250-W mercury vapor lamp 30 cm was placed above the mill to provide light and to help initiate flight behavior. Flights did not occur more for trials made during the day than at night ($\chi^2 = 0.73$, df

= 1, $P = 0.39$) and neither flight duration nor flight distance were different between flights achieved during the day or at night (Mann-Whitney U test, $N = 14$, $P > 0.10$). When individuals flew, they were allowed to fly to exhaustion before being removed from the mill.

2.3.3 Flight parameters

Seven flight parameters were used to assess flight capacity in relation to sex and body condition: (*i*) take-off completion (0/1); (*ii*) take-off number; (*iii*) flight completion (0/1); (*iv*) flight distance; (*v*) flight duration; (*vi*) average flight speed and (*vii*) maximum flight speed. Take-off was a behavior which did not necessarily lead to flight, but which at least involved pre-flight warm-up (Auerswald et al. 1998) and the opening of elytra and hind wings. Take-off completion and take-off number provided information about the "decision" of individuals to fly, even if they were not capable of doing so. When individuals took off and flew, flight completion occurred and flight capacity was measured by flight distance, flight duration, maximum flight speed, and average flight speed.

2.4 Pre-dispersal behavior and body condition in nature

We carried out a field sampling experiment, during which body condition indices of individuals achieving pre-dispersal behavior were measured, and we compared these results to those obtained with tethered flight experiments. Individuals were captured from 16 hollow trees in Orne department (years 2007–2008) and from 15 trees in Sarthe department (years 2005–2008) and marked them as described in Dubois and Vignon (2008). Individuals were captured at stages 3 and 5 (described above). Individuals at stage 3 were captured from the wood mould surface by hand and with pitfall traps (Dubois and Vignon 2008). Individuals at stage 5 were captured at the aperture of a tree hollow, where the wood mould surface was situated almost 1.5 m below the single 30-cm aperture. In this tree, pitfall traps could not be used. Field experiments began in early July, so that the first capture of an individual most probably occurred on its first appearance at the wood mould surface or tree hollow aperture. Hollow trees were visited every two days up to several times a day, at various hours, over a period of 6 to 8 weeks. A total of 294 individuals were captured during field sampling experiments (262 individuals were captured at wood mould surfaces and 32 at tree a hollow aperture).

2.5 Statistical analyses

All statistical analyses were done with R software (R Development Core Team 2007), except for the generalized linear mixed model that were performed with SAS 9.1.3 software (SAS Institute Incorporation 2004). Normality of the data was tested with the Shapiro test and equality of variances with the Fisher test.

2.5.1 Tethered flight experiments

First, we tested to see if body condition index was affected by sex difference and geographic origin (linear model). Then the first trial for each individual (N = 30) was used to test if take-off completion, take-off number and flight completion varied with body condition, between sexes, interaction between body condition and sexes, and trial duration (generalized linear models, see Table 1 for details on error distribution and link function). Afterwards, considering only individuals that flew at first trial (N = 14), we tested whether flight distance, average speed and maximum speed differed with body condition, between sexes, with the interaction between body condition and sex, and trial duration (linear models). Flight duration was also included in the model for flight distance.

Repeated measurements of flight parameters were used (33 observed flights by 13 individuals, i.e. eight females and five males) to test inter-individual and inter-trial variability of flight parameters. It was expected that flight parameter values would decrease with the number of trials. The 13 individuals were tested twice (N = 6) or three times (N = 7). The intervals between two replicates for one individual was 8.65 days ± 1.18 S.E. (N = 20, i.e. 6 + 14 intervals for individuals tested twice and three times resp.). We tested whether take-off number and flight completion varied with body condition, trial duration, trial order, and between sexes (generalized linear mixed models, individual as a random factor, see details on methods in Table 3). Finally, flight duration, distance, average speed and maximum speed during the first trial were compared to those of the second and third trial with Kruskal-Wallis tests.

2.5.2 Field sampling experiments

Biometrical measurement was compared between males and females with a Kruskal Wallis test to test for sexual dimorphism. Body condition indices were calculated for the whole

dataset of individuals (captured at wood mould surface and at tree hollow aperture). We tested whether body condition at first capture for individuals captured at wood mould surface varied with sex, year and with their interaction (linear model). Considering the individuals captured at a hollow tree aperture, we tested if body condition at first capture was different between males and females (one-way ANOVA).

3 Results

3.1 Tethered flight experiment

As expected body, mass and right elytron length were significantly and positively correlated (Pearson correlation, $r = 0.872$, $N = 26$, $P < 0.0001$; Fig. 1). Body condition index, i.e. the residuals or the distance of individual points from the regression line (see Fig. 1 for the equation), did not differ between sexes ($F= 0.06$, df = 1, 24, $P = 0.8$) or with geographic origin ($F= 0.35$, df = 2, 24, $P = 0.7$).

3.1.1 Using the first trial only

Among the 30 individuals, 20 (66.7%) tried to fly at least once and 14 (46.7%) actually flew at first trial. Take-off completion was not influenced by trial duration, sex or body condition (Table 1). However, take-off completion was influenced differently by body condition for males and females (significant interaction; Table 1). Take-off completion was negatively correlated to body condition for females ($N = 8$, logistic regression, β: coefficient estimate, $\beta = -1.70$, $\chi^2 = 6.02$, df = 1, $P = 0.01$) whereas it was not correlated to body condition for males ($N = 20$, logistic regression, $\chi^2 = 1.16$, df = 1, $P = 0.28$). Take-off number per individual and trial varied from one to seven and did not vary with trial duration, body condition, sex or with interaction of body condition with sex (Table 1). Flight completion was not affected by trial duration, body condition or sex (Table 1). It varied differently with body condition between males and females (significant interaction; Table 1). Flight completion was negatively correlated with body condition for females (logistic regression, $\beta = -3.90$, $\chi^2 = 6.13$, df = 1, $P = 0.01$), whereas it was positively correlated with body condition for males (logistic regression, $\beta = 6.3$, $\chi^2 = 4.3$, df = 1, $P = 0.03$).

Among the 14 recorded flights, flight duration ranged from 20 s to 18 min 40 s and flight distance ranged from 21 m to 1,454 m. Averages of flight duration, flight distance, average

and maximum flight speed are shown in Table 2. Flight distance significantly increased with flight duration and differed significantly between males and females (Table 1). Females flew further than males (Table 2). In addition, average flight speed and maximum flight speed decreased significantly with trial duration and varied significantly between sexes (Table 1). In both cases, females flew faster than males (Table 2). Moreover, the maximum speed varied with body condition but the effect differed between males and females. The maximum speed decreased with body condition for females (linear regression, r = -0.89, df = 3, P = 0.03) but did not vary with body condition for males (linear regression, r = 0.34, df = 6, P = 0.40).

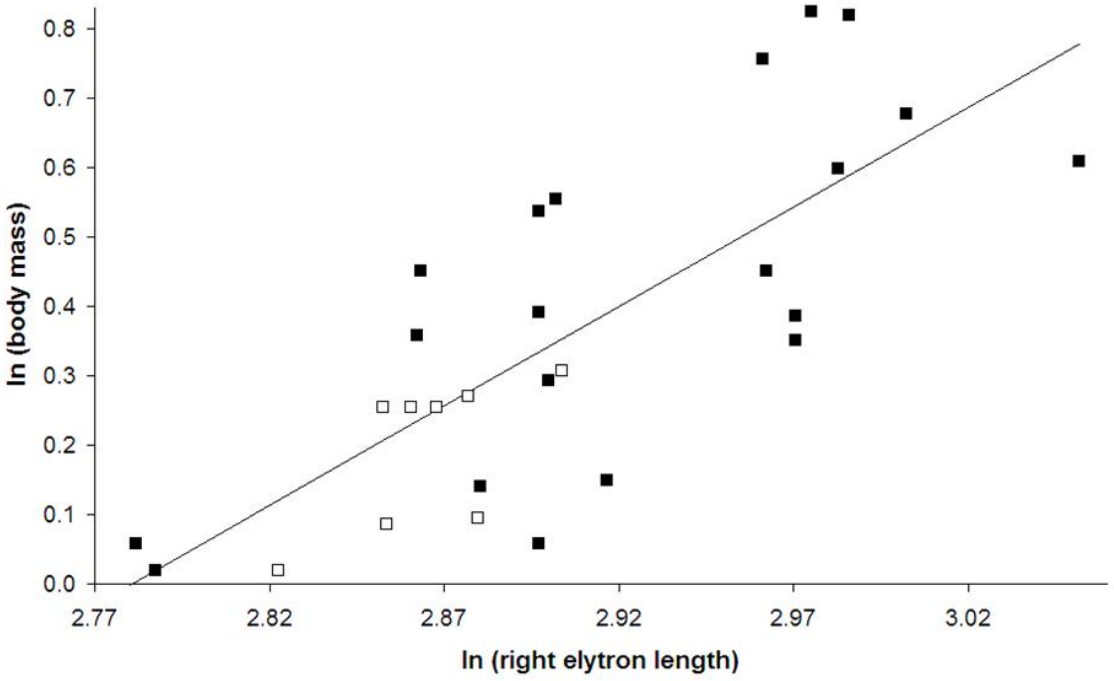


Figure 1: Ln (body mass) at first trial in function of ln (right elytra length) for females (N = 8, empty squares) and males (N = 20, full squares) that were used in tethered flight experiments. Regression line is represented (equation: ln (body mass) = 2.87 × ln (right elytra length) – 7.98). Data of two of the 10 females were missing and are not represented.

Table 1: Linear and generalized linear model analysis of variance statistics for each flight parameter.

Flight parameter and factors	LR *chisq*	Type II *F*	df	*P*
Takeoff completion [#]				
Trial duration	0.22		1	0.63
Body condition	0.64		1	0.42
Sex	2		1	0.56
Body condition × sex	6.67		1	**0.009**
Takeoffs number [§]				
Trial duration	0.18		1	0.66
Body condition	1.7		1	0.18
Sex	5.07		1	0.2
Body condition × sex	2.1		1	0.14
Flight completion [#]				
Trial duration	0.10		1	0.74
Body condition	2.12		1	0.14
Sex	1.06		1	0.30
Body condition × sex	8.05		1	**0.004**
Flight distance [¤]				
Flight duration		**25.9**	1,7	**0.002**
Trial duration		4.7	1,7	0.06
Body condition		0.0004	1,7	0.98
Sex		**14.4**	1,7	**0.006**
Body condition × sex		5.2	1,7	0.06

Flight parameter and factors	LR *chisq*	Type II *F*	df	*P*
Average Flight speed ¤				
Trial duration		**6.2**	1,8	**0.03**
Body condition		0.001	1,8	0.97
Sex		**14.6**	1,8	**0.005**
Body condition × sex		1.02	1,8	0.34
Maximum flight speed ¤				
Trial duration		**8.9**	1,8	**0.01**
Body condition		0.15	1,8	0.7
Sex		**19.3**	1,8	**0.002**
Body condition × sex		**7.64**	1,8	**0.02**

: Binomial distribution with logit link; § : Poisson's distribution with log link; ¤ : Gaussian distribution with identity link; df: degrees of freedom; Flight parameters are in italic; Significant effects ($P \leq 0.05$) are in bold; Likelihood ratio (*LR chisq*) methods were used for binomial and Poisson distribution models and type II *F* methods were used for Gaussian distribution.

Table 2: Flight capacity (average ± standard error) of individuals which flew during first trial (N = 14).

Flight parameter	Females (*N* = 6)	Males (*N* = 8)
Flight duration	11 min 30 s ± 1 min 18 s	10 min 45 s ± 1 min 58 s
Flight distance (m) #	1086 ± 135	713 ± 128
Average flight speed (m/min) #	94.92 ± 7.25	68.35 ± 5.92
Maximum flight speed (m/min) #	121.39 ± 11.60	92.60 ± 7.06

: Flight parameters for which values are significantly highest for females.

3.1.2 Using the repeated trials

Among the 13 individuals which were used for repeated trials, 10 (76.9%) tried to fly and eight (61.5%) flew in the first trial. These distributions were not significantly different from those for individuals with only one trial (take-off completion: $\chi^2 = 0.45$, df = 1, $P = 0.5$; flight completion: $\chi^2 = 0.8$, df = 1, $P = 0.4$). In the 23 replicates, 8 supplementary flights occurred that lasted from 45 s to 19 min (8 min 43 s ± 1 min 56 s) and the distance varied from 21 m to

1,381 m (665 m ± 169 S.E.). Five individuals flew at the second or third trial. Average of total flight duration was 22 min 11 s ± 4 min 16 s for average of total flight distance of 1,872 m ± 223 S.E.; maximum value was 37 min 40 s for total flight duration and was 2,361 m for total flight distance.

Neither individual identity nor trial order had a significant effect on takeoffs number (Table 3). Flight completion difference between individuals is difficult to discuss because of the small sample size, but keeping the random factor "individual" in the model allows us to test the other factors with the relevant degree of freedom (Table 3). Flight completion was negatively correlated to trial duration and trial order.

Flight duration, distance, average and maximum speed during first trial were not different from those in the second and third trial (duration: $\chi^2_{KW} = 2.46$, df = 1, $P = 0.1$; distance: $\chi^2_{KW} = 3.8$, df = 1, $P = 0.07$; average speed: $\chi^2_{KW} = 2.64$, df = 1, $P = 0.1$; maximum speed: $\chi^2_{KW} = 2.8$, df = 1, $P = 0.09$).

Table 3: Generalized linear mixed model analysis of variance statistics for flight parameters.

Flight parameter and factors	***Z***	**χ^2**	**df**	***P***
Takeoffs number §				
Random effect				
Individual	1.47			0.07
Fixed effects				
Trial order		0.01	1	0.97
Trial duration		0.32	1	0.58
Body condition		2.20	1	0.13
Sex		0.48	1	0.49

Flight parameter and factors	*Z*	χ^2	df	*P*
Flight completion [#]				
Random effect				
Individual	**1.78**			**0.03** [$]
Fixed effects				
Order of the trial		**19.16**	1	**< 0.001**
Trial duration		**9.13**	1	**0.002**
Body condition		0.01	1	0.99
Sex		1.04	1	0.31

[§] : Poisson's distribution with log link; [#] : Binomial distribution with logit link; [$] : This effect was due to only one individual that always flew; df: degrees of freedom; Flight parameters are in italic; Significant effects ($P \leq 0.05$) are in bold; Models were fitted with the residual maximum likelihood method; Covariance test was used to test the significance of the random effect and a χ^2 test was used for fixed effects.

3.2 Pre-dispersal behavior

The 294 individuals captured during pre-dispersal behavior comprised 202 males and 92 females, which revealed a highly skewed sex-ratio in pre-dispersal behavior ($\chi^2 = 41.15$, df = 1, $P < 0.0001$). Right elytron length was significantly larger for females (19.08 mm ± 0.12 S.E., $N = 92$) than for males (18.49 mm ± 0.10 S.E., $n = 202$; Kruskal Wallis test, $\chi^2_{KW} = 8.7$, df = 1, $P = 0.003$) whereas body mass did not differ between sexes (Kruskal Wallis test, $\chi^2_{KW} = 0.09$, df = 1, $P = 0.92$). Body mass and right elytron length were significantly and positively correlated (Pearson correlation, $r = 0.78$, $N = 292$, $P < 0.0001$; Fig. 2).

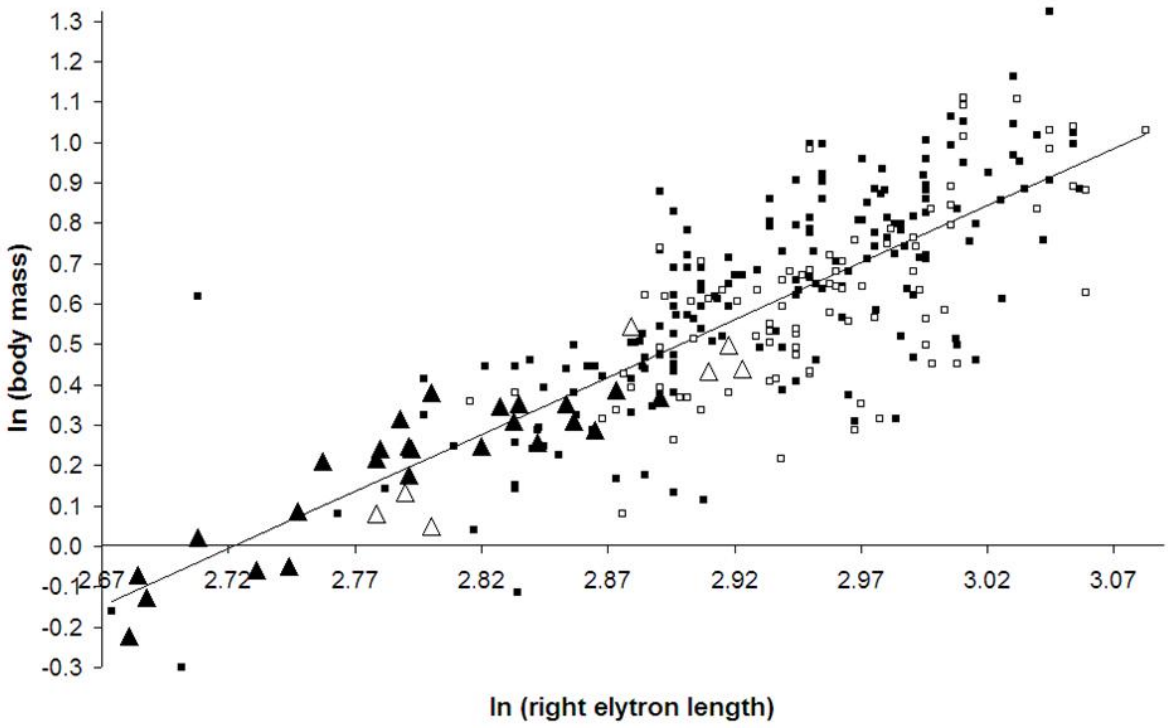


Figure 2: Ln (body mass) at first capture in function of ln (right elytra length) for females (*N* = 85, empty squares) and males (*N* = 177, full squares) that were captured at wood mould surface and for females (*N* = 7, empty triangles) and males (*N* = 25, full triangles) that were captured at tree hollow aperture. Regression line is represented (equation: ln (body mass) = 2.83 × ln (right elytra length) – 7.72).

Body condition indices of individuals captured at wood mould surface differed between sexes (F= 11.15, df = 1, 254, P = 0.009), females having lower body condition (- 0.050 ± 0.018 S.E., N = 85) than males (0.027 ± 0.013 S.E., N = 177). Body condition indices also differed between years (F= 9.6, df = 3, 254, P < 0.0001) but there was no interaction between sex and year (F= 1.2, df = 3, 254, P = 0.13).

Body condition indices of individuals captured at tree hollow aperture also differed between sexes (F= 4.27, df = 1, 30, P = 0.04), females having lower body condition (- 0.071 ± 0.032 S.E., N = 7) than males too (- 0.001 ± 0.016 S.E., N = 25).

4 Discussion

Our tethered flight experiments brought out: (*i*) a higher flight capacity than previously expected from other studies; (*ii*) highest flight capacity in females as well as an interacting effect between body condition and sex on flight completion. Although laboratory experiments were conducted on few individuals (number restricted because of the law on experiments on rare species), the sampling of different cavities in different regions enhanced the reliability of our sample. Moreover, our field sampling experiments based on almost 300 individuals also showed an interacting effect of sex and body condition on pre-dispersal behavior.

4.1 Flight capacity of *O. eremita*

The maximum dispersal distances observed previously with radio-tracking in the field (180 m in Hedin et al. 2008, 700 m in Dubois and Vignon 2008) accounted respectively for ca. 7.6% and 29.6% of the maximum cumulative flight distance measured in the current study (2,361 m). Several factors, from technical to ecological, could explain this difference. Flight capacity measured under laboratory conditions may be higher than flight capacity measured in the field due to the mechanical characteristics of the flight mill apparatus (Riley et al. 1997), or because insect-landing was not permitted. Handling, pronotum fixation and forced trajectory are other factors that might stress individuals and extend or interrupt flight. Lowest estimations with radio-tracking may also be linked to the Euclidean measurement of the computed distances, final movement radius being potentially much lower than the total movement distance (Dubois and Vignon 2008).

O. eremita seems to have poor dispersal capacity in comparison with other small saproxylic beetles living in ephemeral habitats, e.g. the corticolous *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae) flew up to 20 km on a mill (Williams and Robertson 2008). However, the dispersal capacity we measured is consistent with that of other large European saproxylic beetles living in long-lasting habitats: flight distance was recorded up to 2,065 m in *L. cervus* (Rink and Sinsch 2007) which lives in stumps, and up to several kilometers in *C. cerdo* (Döhring 1955) which lives in mature oaks.

Flight distance measurements recorded on a mill must be interpreted carefully and take into account the artificial nature of the observed flight. Nevertheless, maximum cumulated flight duration of ca. 38 minutes strongly suggests that long distance dispersal of several kilometers

may be possible in nature, for example when particular conditions of population isolation and landscape openness are met. Such long distance dispersal events are important for metapopulation viability and colonization of new habitats even if they occur rarely, especially in a reputed poor-dispersing and endangered species (*O. eremita* was reported to use its environment at a scale of several hundreds of meters; Dubois et al. 2009b). Further laboratory experiments that investigate environmental and physiological factors influencing dispersal capacity, coupled to mean dispersal distance estimations with computer simulations (Byers 2001), may help to plan conservation management to optimize the dispersal of *O. eremita* in its landscape scale habitats.

4.2 Sex and body condition interaction on flight capacity and pre-dispersal behavior

Even if flight capacity measured on a mill might be biased compared to field experiment data, tethered flight experiments provide a simple comparative method to detect flight variability under similar conditions for all individuals. Indeed, several differences were consistent with sex-biased dispersal in *O. eremita*: flight distance, average and maximum flight speed were higher in females. Also, both the maximum flight speed and take-off completion decreased with body condition only for females. Moreover, we showed that flight completion decreased with increasing body condition in females, whereas it increased with increasing body condition in males. Field sampling experiments showed that there is also an interaction between body condition and sex in pre-dispersal behavior: females initiating pre-dispersal behavior (wood mould surface and tree hollow aperture frequentation) had lower body condition than males. However, if one accepts a balanced sex-ratio in this species (Ranius 2001), the captures showed more males displaying pre-dispersal behavior than females, whereas this difference was not exhibited in the mill experiments. To our knowledge, no sex-biased flight capacity has been described previously for *O. eremita*. Several studies have revealed higher flight capacity in females, e.g. in *Pectinophora gossypiella* Saunders (Lepidoptera: Gelechiidae) (Wu et al. 2006), and in *T. tetraophtalmus* (Davis 1984). Interaction between sex and body condition has also been described for *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae), where flight speed decreased with increasing body mass in females and increased with increasing body mass in males (Vogt et al. 2000).

Highest flight capacity in females could have been naturally selected for colonization efficiency, whereas highest dispersal capacity in males would be mainly to ensure gene flow (Kerth and Petit 2005). The interaction between sex and body condition on flight capacity and pre-dispersal behavior may reveal different dispersal strategies for females and males. The adults of *O. eremita* do not feed, therefore the time from their emergence to their death will be related to the quantity of their metabolic reserves and indirectly related to the size of individuals (Arnett and Gotelli 2003, Renault et al. 2003). Thus lighter females, with higher flight capacity, were the older individuals, whereas males with higher dispersal ability were the heavier individuals and thus younger. The observation of young sedentary females vs. old dispersing females in *O. eremita* contrasts with the young dispersing females described by Davis (1986), but is consistent with the behavior of species living in a temporally stable but highly spatially fragmented habitat (den Boer 1990). Indeed, a sedentary lifestyle may result from the low probability of these females finding a new suitable tree hollow during dispersal, and from the higher probability of reproductive success in their natal patches. Mating and laying the majority of the eggs in the natal patch would occur before the females leave the tree hollow to lay their remaining eggs in other tree cavities for the colonization of new habitat. This statement is supported by observations made on females captured outside tree hollows: they laid only 0–3 eggs even after a long period of captivity with food available (N = 4 captures; H.B. unpublished data), whereas the potential clutch size is 20–80 eggs in this species (Luce 1995). Female sedentary lifestyle enhances breeding opportunities for males, while dispersal of related males when their body condition is maximum decreases the chances of inbreeding in their natal tree hollow (Perrin and Mazalov 2000) and enhances their chance to find mates in another tree hollow.

Although further experiments need to be carried out to better understand all of the factors that influence dispersal in this saproxylic species, we have shown that sex-biased flight capacity and plasticity of dispersal behavior with body condition must be integrated with viability analysis for the purpose of efficient habitat management and species conservation.

Acknowledgments

We owe special thanks to Olivier Martin (ISATIS Environnement), Cyrille van Meer and Thierry Noblecourt (ONF), Vincent Vignon (OGE), Cédric Doaré, Cécile Grimaldi and Nicolas Lebreton for valuable help in individual trapping. We also thank the Office de Génie Ecologique for the transmission of complementary information. We are indebted to Jean-Sébastien Pierre (UMR CNRS 6553 EcoBio) and Manuel Plantegenest (INRA, ESP Laboratory) for help in statistical analysis and access to SAS 9.1.3 software, and to Colin Hawes (RHUL) for reading and making improvements to the manuscript. We are grateful for the permissions that were granted to us by the prefectural office of Orne department (permission NOR-1122-2007-40120 of the 6th of July 2007), of Pyrénées-Atlantiques department (permission n°32/2007 of the 24th of May 2007) and of Sarthe department (permission n°07-2841 of the 6th of June 2007) to carry out collecting. This work was supported by the prefectural office of Sarthe department, DIREN Pays de la Loire, General Council of Sarthe department and Cofiroute.

References

1. Arnett, A. E., Gotelli, N. J., *Ecological Entomology* **28**, 645 (2003).
2. Audisio, P. *et al.*, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**, 88–95 (2008).
3. Auerswald, L., Schneider, P., Gäde, G., *The Journal of Experimental Biology* **201**, 1651 (1998).
4. Boiteau, G., *Canadian Entomologist* **134**, 229 (2002).
5. Bonsignore, C. P., Bellamy, C., *European Journal of Entomology* **104**, 425 (2007).
6. Bouget, C., Brustel, H., Nageleisen, L.-M., *Comptes Rendus Biologies* **328**, 936 (2005).
7. Buse, J., Schröder, B., Assmann, T., *Biological Conservation* **137**, 372 (2007).
8. Byers, J. A., *Ecology* **82**, 1680 (2001).
9. Davis, M. A., *Ecology* **65**, 230 (1984).
10. Davis, M. A., *Oecologia* **69**, 407 (1986).
11. den Boer, P. J., *Biological Conservation* **54**, 175 (1990).
12. Döhring, E., *Zeitschrift für angewandte Zoologie* **42**, 251 (1955).
13. Dubois, G., Vignon, V., paper presented at the Proceedings of the 4th symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles, Vivoin / France, 27th-29th June 2006 2008.
14. Dubois, G. F. *et al.*, *Landscape and Urban Planning* **91**, 152 (2009).
15. Fadamiro, H. Y., Wyatt, T. D., *Entomologia Experimentalis et Applicata* **75**, 273 (1995).
16. Fadamiro, H. Y., Wyatt, T. D., Birch, M. C., *Journal of Insect Behavior* **9**, 339 (1996).
17. Gaston, K. J., Kunin, W. E., in *The biology of rarity: causes and consequences of rare-common differences.* W. E. Kunin, K. J. Gaston, Eds. (Chapman & Hall, London, U.K., 1997) pp. 12–29.
18. Hedin, J., Ranius, T., Nilsson, S., Smith, H., *Biodiversity and Conservation* **17**, 675–684 (2008).
19. Herzig, A. L., *Ecology* **76**, 2044 (1995).
20. Humphry, S. J., Linit, M. J., *Environmental Entomology* **18**, 124 (1989).
21. Ims, R. A., Hjermann, D. O., in *Dispersal* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt, J. D. Nichols, Eds. (Oxford University Press, Oxford, UK, 2001) pp. 203-216.
22. Jakob, E. M., Marshall, S. D., Uetz, G. W., *Oikos* **77**, 61 (1996).
23. Juliano, S. A., *Ecology* **67**, 1036 (1986).
24. Kerth, G., Petit., E.; *Mol. Ecol.* **14**:3943 (2005).
25. Luce, J.-M., Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (1995).
26. Nathan, R., *Trends Ecol. Evol.* **16**, 481–483 (2001).
27. Nathan, R., Perry, G., Cronin, J. T., Strand, A. E., Cain, M. L., *Oikos* **103**, 261 (2003).
28. Nedved, O., Hodek, I., *European Journal of Entomology* **92**, 719 (1995).
29. Perrin, N., Mazalov, V., *American Naturalist* **155**, 116 (2000).
30. Purse, B. V., Hopkins, G. W., Day, K. J., Thompson , D. J., *Journal of Applied Ecology* **40**, 716 (2003).
31. Ranius, T., *Oecologia* **126**, 208 (2001/01//, 2001).
32. Ranius, T., *Population Ecology* **48**, 177 (2006).
33. Ranius, T. *et al.*, *Animal Biodiversity and Conservation* **28**, 1 (2005).
34. R-Development-Core-Team. (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2007).
35. Renault, D., Hance, T., Vannier, G., Vernon, P., *Journal of Zoology* **259**, 381 (2003).
36. Riley, J. R., Downham, M. C. A., Cooter, R. J., *Entomologia Experimentalis et Applicata* **83**, 317 (1997).
37. Rink, M., Sinsch, U., *Journal of Zoology* **272**, 235–243 (2007).
38 The Council of the European Communities, *Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of ntural habitats and of wild fauna and flora, 1992L0043 - 01/ 05/2004* (Office for Official Publications of the European Communities, 2004), pp.
39. SAS-Institute-Inc. (SAS Institute, Inc, Cary, NC, 2004).
40. Schaffrath, U., *Philippia* **10**, 157 (2003).
41. Speight, M. C. D., Les invertébrés saproxyliques et leur protection (Conseil de l'Europe, Strasbourg, ed. Collection Sauvegarde de la nature, 1989), pp. 77.
42. Vogt, J. T., Appel, A. G., West, M. S., *Journal of Insect Physiology* **46**, 697 (2000).
43. White, J. A., Ganter, P., McFarland, R., Stanton, N., Lloyd, M., *Oecologia* **57**, 281 (1983).
44. Williams, W. I., Robertson. , I. C., *Environ. Entomol.* **37**, 850 (2008).
45. Wu, H., Wu, K., Wang, D., Guo, Y., *Environmental Entomology* **35**, 887 (2006).

Chapitre IV – Paramètres démographiques des sexes d'une espèce d'insecte discrète : implications pour les méthodes de suivi

L'estimation de l'abondance et de la sex-ratio, une question cruciale pour la gestion des espèces menacées d'extinction, est un défi pour les espèces dont la probabilité de capture est faible. La collecte de données provenant de plusieurs régions, plusieurs années ou plusieurs études est un moyen de limiter l'incertitude des estimations d'abondance de ces espèces. Le suivi des individus par capture-marquage-recapture (CMR) et par pistage-radio permet d'estimer les paramètres démographiques nécessaires pour estimer la taille des populations, mais les biais potentiels liés à ces méthodes sont souvent négligés. Nous avons utilisé un suivi intensif sur 5 années par CMR (n = 441 individus) et par pistage-radio (n = 41 individus) d'*O. eremita*, dans deux régions de France pour estimer l'abondance des deux sexes au stade adulte et évaluer le biais potentiel des méthodes de suivi sur les estimations des paramètres démographiques. Après avoir estimé la survie et la probabilité de capture des deux sexes dans chaque région et, chaque année, nous avons utilisé ces estimations pour évaluer la taille de la population à différentes échelles (arbre, groupe d'arbres et zone étudiée) en utilisant un modèle de Burhnam-Jolly-Seber. Nous avons ensuite étudié l'impact de plusieurs mesures biométriques disponibles pour un sous-ensemble des individus sur les paramètres démographiques afin de déterminer le biais d'estimation lié à la méthode de pistage-radio. Nous avons montré que la probabilité de capture des femelles est plus faible que celle des mâles et qu'elles survivent plus longtemps. Nous avons également mis en évidence que la sex-ratio est parfois déséquilibrée dans certains arbres et certaines années, et que la sex-ratio varie de manière non systématique entre les populations et les années. Nous avons ainsi observé une sex-ratio fréquemment déséquilibrée dans les cavités de *Castanea sativa*, peut-être due à la sub-optimalité des microhabitats portés par cette espèce d'arbre. En outre, des fluctuations asynchrones d'abondance des deux sexes ont été montrées dans une région. L'intégration des mesures biométriques comme covariables dans les modèles de CMR a amélioré l'estimation des paramètres démographiques. Nous avons enfin montré une relation positive entre les mesures biométriques et la survie chez les mâles, les individus les plus grands et lourds survivant mieux que les autres. D'autre part ce sont ces individus qui ont été préférentiellement équipés d'émetteurs pour le suivi par pistage-radio ce qui entraîne un biais pour l'estimation des paramètres démographiques avec cette méthode. L'observation de sex-ratios biaisées chez cette espèce est en accord avec les théories sur le fonctionnement des populations vivant dans des habitats rares, hétérogènes et spatialement discrets. Ce résultat est à mettre en relation avec l'existence probable de stratégies de dispersion différentes entre les sexes.

Demographic parameters of sexes in an elusive insect: implications for surveying methods

Glenn F. Dubois[1], Pascaline J. Le Gouar[2], Vincent Vignon[3], Hervé Brustel[4] & Philippe Vernon[1]

[1]*UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Équipe PaysaClim, Station Biologique, F-35380 Paimpont.*
[2]*NIOO-KNAW, Vogeltrekstation, Dutch Centre for Avian Migration & Demography, Postbus 40, 6666 ZG Heteren, The Netherlands.*
[3]*OGE – Office de Génie Écologique, 5 Bd de Créteil, F-94100 Saint-Maur-des-Fossés.*
[4]*Ecole d'Ingénieurs de Purpan, BP 57611, 75 voie du Toec, F-31076 Toulouse Cedex 3.*

Abstract: Estimation of abundance of males and females, a crucial issue for management of endangered species, is challenging for species with low probability of capture. Gathering data from several regions, years or studies could be a way to limit uncertainty of abundance estimates for such species. Monitoring individuals by mark-release-recapture (MRR) experiments and radio-tracking allows estimating demographic parameters needed to estimate abundance but their potential methodological bias are often neglected. Using five-years intensive MRR and radio-tracking survey of an elusive and endangered saproxylic beetle (*Osmoderma eremita*) in two regions in France, we aimed at estimating abundance of both sexes at adult stage and assess bias of survey methods on demographic parameter estimates. We first estimated survival and probability of capture of both sexes in each region each year and used them to estimate population size using a Burhnam-Jolly-Seber model at different scales (tree, groups of trees and studied area). We then used the biometrical measurements available for a subset of monitored individuals to assess its impact on demographical parameters and to infer bias of radio-tracking survey. We found a sex-bias in the probability of capture and survival, females being less recaptured and surviving longer than males. We found that unbalanced sex ratio occurs in some trees and some years and that sex ratio varied in a non systematic way between populations and years. Unbalanced sex ratio was more often revealed in *Castanea sativa* trees which microhabitats may be less suitable. Moreover fluctuation asynchrony of population sizes of both sexes was found in one region, questioning the scale of monitoring of the metapopulation. Integrating individual covariate in models improved estimates of demographic parameters. Positive relationship between biometrical measurement and survival rate of males was revealed, which questioned the representativeness of radio-tracking survey for demographic studies of such insect species.

Key-words: Mark-release-recapture, Modelisation, Radio-tracking, Sex ratio.

1 Introduction

Estimation of abundance and study of its fluctuation between years is particularly important for conservation of endangered species. More than just the total number of individuals, knowing the abundance of males and females who are ready to mate in a population at a given time, i.e. the operational sex ratio (Emlen and Oring 1977, Kvarnemo and Ahnesjö 1996), is also relevant for managing these species. Indeed, stochastic fluctuations of sex ratio in a small population could lead to high extinction probability according to the mating system (Legendre et al. 1999) and could affect effective population size by increasing reproductive variance among individuals (Anthony and Blumstein 2000). Biased sex ratio may also cause an Allee effect, mostly because of limited mate finding (Stephens and Sutherland 2000, Engen et al. 2003). Reliable methods for estimating abundance of males and females are thus critical for the success of effective management. This issue is particularly challenging given that the species is rare or elusive (Mackenzie et al. 2005). Indeed for these species, data are often sparse and estimates of demographic parameters often rely on assumptions on population dynamics. For instance, without any information on mating system, a balanced sex ratio would be assumed (Seger and Stubblefield 2002). Moreover for rare or elusive species low detection probability of individuals leads to bias in abundance estimate if only counts of individuals are used (Pollock et al. 2004). In the same way, bias in estimate of male and female abundances can arise if sexes have different probabilities of capture due to their systematic differences in behaviour (Conn et al. 2004, White 2005). Sex biases in survival and dispersal could also occur, enhancing uncertainty on sex ratio estimates if they are not taken into account (Julliard 2000). However estimating probabilities of detectability, survival and dispersal for both sexes requires large sample size. To limit uncertainty of inferences from studies of rare species, Mackenzie et al. (2005) proposed to borrow information about detectability and other demographic parameters from other times, or places.

Mark-release-recapture approach (MRR) is commonly used to estimate abundance of animal populations in all taxa, including insects (Schtickzelle et al. 2005). They are based on imperfect probability of detection and recent developments enable to incorporate different demographic parameters between groups or to model heterogeneity of capture among individuals using capture probability as a function of individual covariate (Conn et al. 2006). MRR is also useful to estimate survival parameter and could also be used to estimate dispersal although new techniques as radio-tracking appear more powerful but implies biological

constraints on size of monitored individuals (Boiteau and Colpitts 2001). Radio-tracking also implies financial constraints due to cost of equipment and time constraints on monitoring. Comparing efficiency of survey methods is quite easy if large sample sizes of individuals are available but it is seldom, if ever, for rare and elusive species. Using methods that previously worked in other studies is often a choice made for rare species as most of them are listed as protected or endangered and manipulation of individuals could have negative impact on the population. Nevertheless discussion on method-biased estimates is this way neglected. If one method is biased toward monitoring of a particular part of the population, for instance the larger individuals as it may occur when they are transmitter equipped, and if this characteristic influences demographic parameters, reliability of this method has to be questioned. Comparing characteristics of individuals monitored with different methods and testing effect of these characteristics on demographic parameters could allow detecting such bias.

Using intensive MRR and radio-tracking survey during five years in two study areas of *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae), a large, elusive and endangered species, we addressed issues on male and female abundance estimations and on bias of survey methods. Based on fluctuations between years of sizes of populations and group of populations of the species in Sweden (Ranius 2001), the organization of neighbouring populations of *O. eremita* was previously considered as the organization of a metapopulation, with each tree regarded as a habitat patch that hosts local and partly independent populations (Ranius 2007). In addition the same authors studying the same populations revealed a low dispersal rate (only 15% of the adults of *O. eremita* leave their original hollow tree; Ranius and Hedin 2001) and a short dispersal range (less than 200m; Hedin et al. 2008). Combining all trees and years of monitoring, Ranius (2001) found a balanced sex ratio. He then used this assumption to estimate population size per tree and year but did not take into account differential survival or dispersal between sexes in its methods of abundance estimation. However, theory predicts highly biased sex ratios in rare and poor habitats, and when habitat quality varies largely in space but moderately in time (Julliard 2000), which corresponds to characteristics of *O. eremita*'s habitat.

The aims of this study were first to estimate sex ratio of *O. eremita* and to study fluctuations of male and female abundances between years. To improve accuracy of estimates, we used both capture of alive individuals and recoveries of dead individuals and we tested the effect of

sex, study area and year on survival rate and probability of capture in a hierarchical way in order to use the maximum of marked individuals in each analysis as advised by Mackenzie et al. (2005). We then used demographic parameter estimated with the best model selected using sex, site and year specific estimates if necessary to estimate male and female population size using a Burhnam-Jolly-Seber model. We were secondly interested in assessing the reliability of radio-tracking to estimate representative demographic parameters. We measured and compared biometrics of marked and equipped individuals, and we tested if those characteristics have an effect on demographic parameters using recent advances in including individual covariate in MRR models.

2 Materials and methods

2.1 Study species and study sites

O. eremita is a strict saproxylophagous and cavicolous beetle (Bouget et al. 2005) of Western Europe (Audisio et al. 2008). Its life cycle is long, owing to a 2–3 year larval stage (Ranius et al. 2005). Adult life span of *O. eremita* is limited to one season, and adults can be observed from April to September in Europe with a maximum probability in July and August (Ranius et al. 2005). Dispersal of *O. eremita* takes place in the adult stage. The study sites are situated in French departments of Orne and Sarthe and have been described in Dubois and Vignon (2008) and Dubois et al. (2009b).

2.2 Monitoring

2.2.1 Mark-release-recapture

The study was performed over 5 years in the two study sites. Seasons of monitoring started at the end of June and ended at last at the end of August. Adults of *O. eremita* were captured using one or two pitfall traps in 35 hollow trees (20 in Orne and 15 in Sarthe). Adults were also searched for in the hollows and on trunks at trap visits. Each adult was individually numbered by marking the elytra with a drill (Dubois and Vignon 2008). Adults were then released on the surface of the wood mould where they usually dug down into the wood mould. The trapping started before the first emergences or when adults were already present on the first day of survey and it ended when the daily total capture fell below 1 capture per day.

2.2.2 Radio-tracking

We equipped 41 individuals (20 males and 21 females) with radio-telemetric transmitters (Dubois and Vignon 2008) as we captured them and only if the operator found that individuals had a sufficient size and mass to be equipped, as for Hedin and Ranius (2002).

2.3 Survival and recapture estimates

Survival and recapture models were computed with a capture resighting approach (Lebreton et al. 1992), using the program MARK (White and Burnham 1999). Within each season of mark-release-recapture (MRR) we considered a time step of three days in which all trees were visited at least once. Incorporating information on recoveries (i.e., individuals found dead) into MRR models may lead to improved precision of estimates (Kendall et al. 2006, Barker 1997). Such information was available in our study (n = 48 recovery events) and was used in all analyses. Monitoring with radio-tracking was not included in the MRR analyses.

2.3.1 General notations

We used mono-stratum models including information on live recapture and dead recovery (LRDR). Those models were based on the formalism of Burnham (1993) including survival rate (Φ), live recapture probability (p), dead recovery probability (r) and fidelity (F) parameters.

Subscripts indicated whether parameters were constant (e.g., Φ_c p_c), time-dependent (e.g., Φ_t p_t), "age"-dependent (e.g., $\Phi_{a1,2}$ $p_{a1,2}$ for two "age" classes), vary according to sex (e.g., Φ_s p_s), year of monitoring (e.g., Φ_y p_y) or region (e.g., Φ_{rg} p_{rg}) groups. Because all captured individuals are adults, "age dependent" models could only reveal a "time since first capture" effect (i.e., the "age dependent" model for survival $\Phi_{a1,2}$, actually assumes one estimate for the first occasion following first capture and another estimate for all following occasions). Interactions between effects were denoted with × (for example, $\Phi_{t\times s}$ when survival rate is considered to vary among time and sexes in a non additive fashion).

2.3.2 Model selection approach

We used Akaike's procedure (Burnham and Anderson 1998) that allows comparisons of non nested models according to their Akaike's information criterion (*QAICc*), calculated as $QAICc = -2\log(L)/\hat{c} + 2np + 2np(np + 1)/(n\text{-}ess - np - 1)$, with L being the likelihood of the considered model, $\hat{c}$ being a measure of data's overdispersal, np being the number of parameters of the model and *n-ess* being the effective sample size. If $\hat{c}$ =1, we computed *QAIC*. The choice of the model having the lowest *QAICc* value allows therefore reaching the best compromise between parsimony and explanation. When difference between models was lower than two, the model with less parameter was retained (Festa-Bianchet et al. 2003).

Several groups were distinguished in the analysis: sex (n = 2), region (n = 2), and year of monitoring (n = 5). We assessed potential differences in Φ, p, r and F by comparing different models, some of which separately modeled the effect of each group, whereas others considered the groups as a common pool. Groups with less than 10 individuals were not included in the analyses (i.e. females monitored during 2004 and 2005 in Sarthe).

Due to the large number of potential models (>20 000 if all combinations of time, time since first capture, sex, region and year of monitoring on Φ, p, r and F were tested), we first studied sex effect using data from both regions and from years with same number of occasions ("sex effect" data set) and then we examined regions and years effect for each sex ("region and year" data set for male and for female). Only models that tested explicit hypotheses regarding the biology and the monitoring of *O. eremita* were run (n = 279 models for analysis of sex effect, n = 70 models for analysis of region and year effects both for males and for females). The sequential steps of the analysis are presented below.

2.3.3 Sex effect

Because of lack of data, testing the sex effect in each region and each year was not possible. We thus lumped together data from Sarthe and Orne for years where monitoring scheme was identical (3 years with same number of occasions and same period, 293 individuals). Differences in recapture probability between sexes have been previously shown in this species (Ranius 2001). We tested the sex effect on recapture probability and survival rate by first testing *a priori* a set of pre-defined models with survival (Φ), live recapture (p), dead recovery (r) and fidelity (F) parameters constant (c) or varying with time (t) or varying with

time since first capture with 2 classes (*a1,2*) or varying between sex (*s*) or interactions (*t*×*s*) and (*a1,2*×*s*).

2.3.4 Region and year effects

According to the result of analysis of sex effect, we examined the effect of region and years for males and females separately. Length of monitoring varied between years and regions (from 14 to 19 occasions). Therefore we fixed *p* and *r* to 0 for missing occasions.

We first looked for the best model for Φ, *p*, *r*, and *F* for each data set by starting by the less constrained model and by making it simpler. This was achieved by considering first nuisance parameters (*r* and *p*), secondly fidelity (*F*) and lastly survival parameters (Φ). For each parameter we tested it constant (*c*) or varying with time (*t*) or varying with time since first capture with 2 classes (*a1,2*) or varying between region (*rg*) and/or year (*y*).

2.3.5 Goodness-of-fit testing

We assessed the fit of our data set to the assumptions inherent to MRR models. Different potential sources of heterogeneity (i.e. transient and trap dependence) in survival and recapture parameters were first investigated using the Cormack-Jolly-Seber (CJS) model (live recapture only) with the program U-CARE (Choquet et al. 2003). The overall fit of models using both live recapture and dead recovery was also examined, by using the Median $\hat{c}$ approach proposed in program MARK (White and Burnham 1999). This approach allowed to compute the variance inflation factor, $\hat{c}$, which was used to scale the deviance of all subsequent models and to inflate parameter variances (see *QAICc* formula above; Burnham et al. 1987). $\hat{c}$ values were computed using time dependent models for all data set.

2.4 Population size estimate

We estimated population size per year and at different scale of landscape (region, tree…) with Burnham-Jolly-Seber method which enables to estimate the population size at first capture (implemented in MARK; Burnham 1991). We constrained survival rate and recapture probability to be equal to the one estimated with best model without covariates selected above assuming no tree effect on survival rates (Tables 3 and 5). We used the estimates from best model without covariate because they are based on more capture histories per sex, region and

year than models with covariate. When survival rates and recapture probabilities were different between the second occasion of capture and the next, we averaged values for each fixed parameter. We estimated numbers of males and females in order to test for balanced sex ratio. We tested time or group effect on recruitment rate. We used a logit link function and computed profile likelihood confidence Markov Chain Monte Carlo (MCMC) estimates for beta and real parameters. For these MCMC parameters we used three different seeds defined randomly, 4 000 "tuning" samples, 1 000 "burn-in" samples, 10 000 stored samples, a default SD of normal proposal distribution of 0.5, and priors specified individually to a constant value of 100, or 200 when estimates were more than 100.

We were able to estimate population sizes for seven trees owing to their sufficient numbers of captured individuals (six from Orne department and one from Sarthe department). To estimate populations size at the scale of study area, we pooled individuals of the seven previous trees with those of trees having small numbers of captured individuals (Orne department: n = 14 trees, Sarthe Department: n = 9 trees). We also estimated population size in groups of tree species, seven trees being considered in each species group (*Castanea sativa* in Sarthe Department, *Malus domestica* and *Quercus robur* in Orne Department). All estimates were made for each year separately (from 2004 to 2008).

To test for biased sex ratios we used Z-test on estimated numbers of males and females for each tree or group of trees. We also compared within each group estimates of population size between years and calculated the trend in male and female population size as the ratio between population size at t and population size at t-1.

2.5 Assessing sampling bias in radio-tracking survey

The length of right elytron, body mass and body condition were measured on 294 individuals (141 individuals captured in 2007 and 2008 in Orne and 153 captured from 2005 to 2008 in Sarthe). The length of right elytron was measured taking the longest length from the humeral callus to the apex with a digital calliper (precision of 0.01 mm). Body mass was measured at first capture with a portable electronic balance (precision of 0.01 g; Dubois and Vignon 2008). We used a residual body condition index which was independent from body size to enable comparison of body condition across individuals as in Chapter III.

We compared biometrical measurement of only marked and transmitter-equipped individuals with Mann-Whitney tests. We then included the three biometrical measurements as individual covariates in the best MRR models selected with all individuals (see above) in order to test if those covariates influenced survival rates and recapture probabilities of sexes (only two groups in analyses, site and year effect were not studied). 111 combinations of effects of covariate on survival rates and recapture probabilities were tested, four more combinations including second order relationship were tested with the best model selected (Annexe VI).

3 Results

441 individuals were marked in five years in the two study areas. 1056 captures, recaptures, and recoveries were performed. 41 individuals were equipped with radio-transmitters amongst the 441 marked individuals. Numbers of individuals captured, re-encountered alive at least once and re-encountered dead per year and region are given in Table 1.

Table 1: Numbers of individuals captured, re-encountered alive at least once and re-encountered dead per year and region.

			Nb captured		Nb re-encountered alive at least once		Nb re-encountered dead	
Region	Year	Nb occasions	M	F	M	F	M	F
Orne	2004	14	30	11	20	2	4	0
	2005	14	26	13	9	0	3	3
	2006	15	23	17	10	1	4	0
	2007	16	60	31	31	3	4	0
	2008	14	29	10	9	5	3	1
Sarthe	2004	14	13	7	4	0	0	0
	2005	19	9	7	4	0	4	1
	2006	19	30	13	20	5	9	1
	2007	18	31	22	15	7	2	4
	2008	17	34	10	15	2	3	1

M = male, F = female; Numbers concern individuals from trees that were trapped five years or less.

3.1 Survival and recapture

3.1.1 Goodness-of-fit testing and ĉ estimates

For all the three data set ("sex effect", "region and year for male", "region and year for female"), we found that *O. eremita* data met assumption on survival homogeneity under the CJS model ($\Phi_t\, p_t$) (Global test for "sex effect" data set: $\chi^2 = 66.4$, $df = 68$, $P = 0.53$; Global test for "region and year for male" data set: $\chi^2 = 62.4$, $df = 168$, $P = 1$; Global test for "region and year for female" data: $\chi^2 = 6.3$, $df = 15$, $P = 0.97$). Moreover, test for transient and trap dependence were not significant for all groups ($P > 0.15$ for TEST 3SR and TEST 2CT).

For LRDR data, using the less constrained model as the general starting model we obtained a $\hat{c}$ value equal to 0.98 +/- 0.2 for "sex effect" data set, 1.2 +/- 0.004 and 1.12 +/- 0.03 for "region and year effect" data sets for males and females. We thus used $\hat{c} = 1$, and computed all subsequent *QAIC* values for models.

3.1.2 Model selection

3.1.2.1 Sex effect

We found evidence of sex differences for probability of capture and survival rate (Table 2). No trend with occasions during monitoring period was found for probability of capture or survival rate ($\Delta QAIC > 100$). The best model implied that probability of capture varied with time since first capture for females (p_{fa1} = 0.169, 95% C.I. (Confidence Interval) [0.087 - 0.304], p_{fa2} = 0.058, 95% C.I. [0.032 - 0.102]) but was constant for males (p_m = 0.449, 95% C.I. [0.393 - 0.505]). Probability of capture was 28 – 39% higher for males than for females. Females were re-encountered more often after the first capture than after the others. Concerning survival rates, survival rates were obtained according to time since first capture for both males and females, with similar survival rate for males and females after first occasion of capture (Φ = 0.620, 95% C.I. [0.526 - 0.705]) and different "long term" survival rates (i.e. after the second capture) between sexes. "Long term" survival rate was higher for females (Φ_f = 0.964, 95% C.I. [0.855 - 0.992]) than for males (Φ_m = 0.801, 95% C.I. [0.752 - 0.843]). Survival rate after first capture was smaller than after second capture for both sexes.

Table 2: First 7 best models for "sex effect" data set.

Model	QAIC	ΔQAIC	Np
$\Phi_{a1}, \Phi_{a2*s}; pF_{a1,2}, pM_c; r_{a1,2}; F_c$	1 422.82	0	8
$\Phi_{a1}, \Phi_{a2*s}; pF_{a1,2}, pM_c; r_{a1,2}; F_{a1,2}$	1 424.89	2.07	9
$\Phi_{a1,2*s}; pF_{a1,2}, pM_c; r_c; F_c$	1 428.59	5.77	8
$\Phi_{a1,2*s}; p_{a1,2*s}; r_c; F_c$	1 430.26	7.44	9
$\Phi M_{a1,2}, \Phi F_c; p_{a1,2*s}; r_c; F_c$	1 431.71	8.89	8
$\Phi_{a1,2*s}; p_s; r_c; F_c$	1 431.72	8.90	7
$\Phi F_{a1,2}, \Phi M_c; p_{a1,2*s}; r_c; F_c$	1 432.07	9.25	8
$\Phi_s; p_s; r_s; F_s$	1 439.42	16.61	7
$\Phi_c; p_c; r_c; F_c$	1 495.56	72.74	3
$\Phi_t; p_t; r_t; F_t$	1 550.66	127.84	53
$\Phi_{t*s}; p_{t*s}; r_{t*s}; F_{t*s}$	1 616.97	194.15	106

Less constrained, time, constant and group models to test for sex effect are presented at the bottom of the table. c: constant, t: time within year, a1,2: time since first capture effect with one estimate for after the first capture a1 and one estimate from after first capture to the end of monitoring a2, s: testing sex effect, M: parameters for males, F: parameters for females, Np : number of parameters.

3.1.2.2 Region and year effect

For males, the data enabled to consider the 5 years and the 2 regions (i.e. 10 groups). The best model assumed different probability of capture and survival rate between regions but not between years (Table 3). Survival rate in Orne varied between first occasion after first capture and for the other occasions (Table 5), with lower survival rate after first capture than after. Survival rate in Sarthe was constant and similar to second survival rate in Orne (Table 5). Probability of capture in Orne was assumed constant whereas in Sarthe it varied between first occasion after first capture and the other occasions (Table 5). Adult life-span of males, calculated as the number of days until which probability of survival falls under 1%, varied from 54 days in Orne to 60 days in Sarthe.

Table 3: First 7 best models for "region and year for males" data set.

Model	QAIC	ΔQAIC	Np
$\Phi O_{a1,2}$, $\Phi S_{c = \Phi Oa2}$; $pS_{a1,2}$, pO_c; rO_c, rS_y, F_c	1 917.71		9
$\Phi O_{a1,2}$, ΦS_c; $pS_{a1,2}$, pO_c; rO_c, rS_y; F_c	1 920.87	3.15	11
$\Phi_{a1,2*reg}$; $p_{a1,2*reg}$; rO_c, rS_y; F_c	1 924.29	6.58	13
$\Phi_{a1,2}$; $pS_{a1,2}$, pO_c; rO_c, rS_y; F_c	1 924.64	6.93	11
Φ_t; $pS_{a1,2}$,pO_c; rO_c, rS_y; F_c	1 925.04	7.32	23
$\Phi_{a1,2}$; $p_{a1,2*reg}$; rO_c, rS_y; F_c	1 925.49	7.78	12
$\Phi_{a1,2*t}$; $p_{a1,2*reg}$; rO_c, rS_y; F_c	1 926.97	9.25	24
Φ_{reg}; p_{reg}; r_{reg}; F_{reg}	1 939.27	21.56	7
Φ_y; p_y; r_y; F_y	1 942.29	24.58	7
Φ_c; p_c; r_c; F_c	1 983.04	65.33	4
$\Phi_{c*reg*y}$; $p_{c*reg*y}$; $r_{c*reg*y}$; $F_{c*reg*y}$	1 995.98	78.27	38
Φ_t; p_t; r_t; F_t	1 998.00	80.29	48
Φ_{t*y}; p_{t*y}; r_{t*y}; F_{t*y}	2 029.01	111.31	356
Φ_{t*reg}; p_{t*reg}; r_{t*reg}; F_{t*reg}	2 253.02	335.51	139

Less constrained, time, constant and group models to test for region (Orne *vs* Sarthe) and year (five years, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008) effect are presented at the bottom of the table. c: constant, t: time within year, a1,2: time since first capture effect with one estimate for after the first capture a1²and one estimate from after first capture to the end of monitoring a2, reg: testing region effect, y: testing year effect, O: parameter for Orne study site, S: parameter for Sarthe study site, Np : number of parameters.

Table 4: First 7 best models for "region and year for females" data set.

Model	QAIC	ΔQAIC	Np
$\Phi_{06\text{-}07}$, $\Phi_{08,}$; pO_c,pS_y; r_c; F_c	338.59		7
Φ_c; pO_c,pS_y; r_c; F_c	339.61	1.02	8
Φ_{c*y}; p_{c*reg}; r_c; F_c	342.12	3.52	6
Φ_c; pO,pS_y; r_c; F_c	342.36	3.76	6
Φ_c; p_{c*reg}; r_c; F_c	342.71	4.11	5
$\Phi_{c*reg*y}$; pO,pS_y; r_c; F_c	345.38	6.78	11
ΦO_c, ΦS_y; pO,pS_y; r_c; F_c	345.39	6.79	9
Φ_c; p_c; r_c; F_c	342.92	4.33	4
Φ_{reg}; p_{reg}; r_{reg}; F_{reg}	345.13	6.54	7
Φ_y; p_y; r_y; F_y	351.84.	13.24	11
$\Phi_{c*reg*y}$; $p_{c*reg*y}$; $r_{c*reg*y}$; $F_{c*reg*y}$	365.21	26.61	23
Φ_t; p_t; r_t; F_t	493.83	133.23	56
Φ_{t*reg}; p_{t*reg}; r_{t*reg}; F_{t*reg}	19994.6	19656	139

Less constrained, time, constant and group models to test for region (Orne *vs* Sarthe) and year (three years, 2006, 2007, 2008) effect are presented at the bottom of the table. c: constant, t: time within year, reg: testing region effect, y: testing year effect, O: parameter for Orne study site, S: parameter for Sarthe study site, 06-07: gathering years 2006 and 2007, 08: year 2008, Np : number of parameters.

Table 5: Estimates of survival rate and recapture probability from best models selected for males and females (see tables 3 and 4).

Parameters	Estimate	95% confidence interval	
Males			
Survival rate after first capture in Orne	0.625	0.521	0.719
Survival rate from second capture in Orne and Sarthe	0.791	0.746	0.830
Probability of capture in Orne	0.480	0.420	0.541
Probability of capture after first capture in Sarthe	0.253	0.173	0.356
Probability of capture from second capture in Sarthe	0.384	0.316	0.457
Females			
Survival rate in 2006 and 2007	0.731	0.620	0.818
Survival rate in 2008	0.927	0.745	0.982
Probability of capture in Orne	0.060	0.029	0.118
Probability of capture in Sarthe in 2006	0.262	0.101	0.527
Probability of capture in Sarthe in 2007	0.144	0.069	0.275
Probability of capture in Sarthe in 2008	0.039	0.011	0.133

For females, data enabled us to retain only the last three years for each region (i.e. 6 groups). Best model assumed different survival rate only between years and probability of capture different only between regions (Table 4). Survival rate was assumed constant each year and increased with years (Table 5). Probability of capture in Orne was constant whereas in Sarthe it varied between years (Table 5). Adult life-span of females, calculated as for males (see above), varied from 45 days in 2006 and 2007 to 183 days in 2008.

3.2 Population size estimates

The best model for population size estimates was the one taking into account sex difference in recruitment rate and population size ($\{\Phi_{\cdot s}; p_s; \lambda_s; n_s\}$ with λ = recruitment rate). Changing the seed or the priors had no detectable effect on the estimates.

Population size estimates for males and females and results of Z-test to compare males and females' average numbers are presented for the seven trees (Table 6) and for the group of different scales (Table 7). Standard error of female population size was always greater than

the one for males due to smaller sample size. Among 60 comparisons, 11 presented significantly different estimates between sexes, of which 6 corresponded to female-biased sex ratios (Table 7). Mean population size estimate per year and tree varied from 11 to 23 (calculated as sum of estimates divided by number of years, Table 10). Comparing population size in the three groups of different tree species (with the same number of trees per group), it seems that in average the population size is similar. However, sex ratio and fluctuations among years differed between the tree species group. For *Castanea sativa* group, sex ratio was biased three years out of five and number of females fluctuated more than number of males and in an asynchronous way (Table 7). For *Malus domestica* group, sex ratio was biased for female only once among the five years of monitoring and population size of males fluctuated more than population size of females (Table 7). For *Quercus robur*, no bias in sex ratio was detected and fluctuation of population size of male and females were synchronous (Table 7).

When examining population size estimate per year and sex at the scale of a study area, we also revealed different patterns. Sex ratio biased for female was detected two years out of five in Orne and population size of both sexes fluctuated in the same way (Table 7; Fig. 1.a). In Sarthe sex ratio biased for male was detected for one year and population size of both sexes fluctuated in asynchronous way (Table 7; Fig. 1.b).

Table 6: Population size estimates per sex and year for individual trees.

Tree	Year	M estimate (SE)	F estimate (SE)	Z value sex ratio
n°1, *Malus*	2004	19 (3)	6 (5)	**2.45**
domestica,	2005	0 (-)	0 (-)	-
Orne	2006	0 (-)	6 (5)	-
	2007	13 (2)	11 (7)	0.36
	2008	2 (1)	3 (2)	-0.60
n°2, *Malus*	2004	9 (2)	16 (8)	-0.78
domestica,	2005	4 (1)	11 (7)	-0.95
Orne	2006	4 (1)	21 (10)	-1.75
	2007	4 (1)	32 (12)	**-2.37**
	2008	7 (1)	8 (3)	-0.23
n°3,	2004	0 (-)	0 (-)	-
Quercus	2005	4 (1)	7 (6)	-0.49
robur,	2006	2 (1)	6 (5)	-0.87
Orne	2007	21 (3)	11 (7)	1.45
	2008	9 (2)	3 (2)	**2.45**
n°4,	2004	2 (1)	0 (-)	-
Quercus	2005	3 (1)	6 (5)	-0.57
robur,	2006	11 (2)	11 (7)	-0.01
Orne	2007	25 (3)	42 (13)	-1.24
	2008	6 (1)	3 (2)	1.08
n°5,	2004	2 (1)	11 (7)	-1.34
Quercus	2005	5 (1)	11 (7)	-0.92
robur,	2006	3 (1)	21 (10)	-1.88
Orne	2007	16 (2)	42 (13)	-1.93
	2008	0 (-)	3 (2)	-1.48

Tree	Year	M estimate (SE)	F estimate (SE)	Z value sex ratio
n°6,	2004	3 (1)	6 (5)	-0.59
Quercus	2005	4 (1)	0 (-)	-
robur,	2006	3 (1)	6 (5)	-0.57
Orne	2007	11 (2)	16 (8)	-0.62
	2008	2 (1)	3 (2)	-0.61
n°7,	2004	3 (1)	3 (2)	0.12
Quercus	2005	3 (1)	0 (-)	-
robur,	2006	7 (2)	2 (1)	**2.47**
Sarthe	2007	6 (2)	5 (3)	0.18
	2008	14 (3)	10 (5)	0.79

Bold Z values for tests of comparisons between male and female population size (sex ratio) are significant with $p < 0.05$. Negative Z values indicated sex ratio biased for females.

Table 7: Population size estimates per sex and year for groups of tree species and study area.

		M	F		Z value	
Group	Year	estimate (SE)	estimate (SE)	sex ratio	trend M	trend F
Castanea sativa	2004	11 (1)	35 (12)	**-2,03**	-	-
n = 7	2005	7 (2)	8 (3)	-0,09	1,79	**2,18**
	2006	15 (3)	4 (2)	**3,6**	**-2,22**	1,11
	2007	12 (2)	26 (6)	**-2,09**	0,83	**-3,48**
	2008	15 (3)	10 (5)	0,87	-0,83	**2,05**
Malus domestica	2004	31 (3)	32 (12)	-0,07	-	-
n = 7	2005	4 (1)	21 (10)	-1,76	**8,54**	0,70
	2006	7 (1)	42 (13)	**-2,62**	**-2,12**	-1,28
	2007	21 (3)	42 (13)	-1,55	**-4,43**	0,00
	2008	12 (2)	10 (4)	0,4	**2,50**	**2,35**
Quercus robur	2004	6 (1)	16 (8)	-1,24	-	-
n = 7	2005	10 (2)	9 (7)	0,07	-1,79	0,66
	2006	21 (3)	47 (14)	-1,85	**-3,05**	**-2,43**
	2007	73 (5)	115 (22)	-1,9	**-8,92**	**-2,61**
	2008	17 (2)	10 (4)	1,55	**10,40**	**4,70**
Orne	2004	36 (3)	47 (14)	-0,76	-	-
n = 14	2005	7 (2)	21 (10)	-1,35	**8,04**	1,51
	2006	28 (3)	89 (19)	**-3,17**	**-5,82**	**-3,17**
	2007	93 (5)	157 (26)	**-2,4**	**-11,15**	**-2,11**
	2008	29 (3)	20 (6)	1,41	**10,98**	**5,13**
Sarthe	2004	16 (3)	18 (5)	-0,27	-	-
n = 9	2005	13 (2)	13 (4)	0,06	0,83	0,78
	2006	20 (3)	9 (3)	**2,87**	-1,94	0,80
	2007	18 (3)	31 (7)	-1,78	0,47	**-2,89**
	2008	32 (4)	26 (8)	0,63	**-2,80**	0,47

Bold Z values for tests of comparisons between male and female population size (sex ratio), between year t and t-1 for each sex (trend M, trend F) are significant with $p < 0.05$. For test of trend with year, positive Z value indicated an increase of population size.

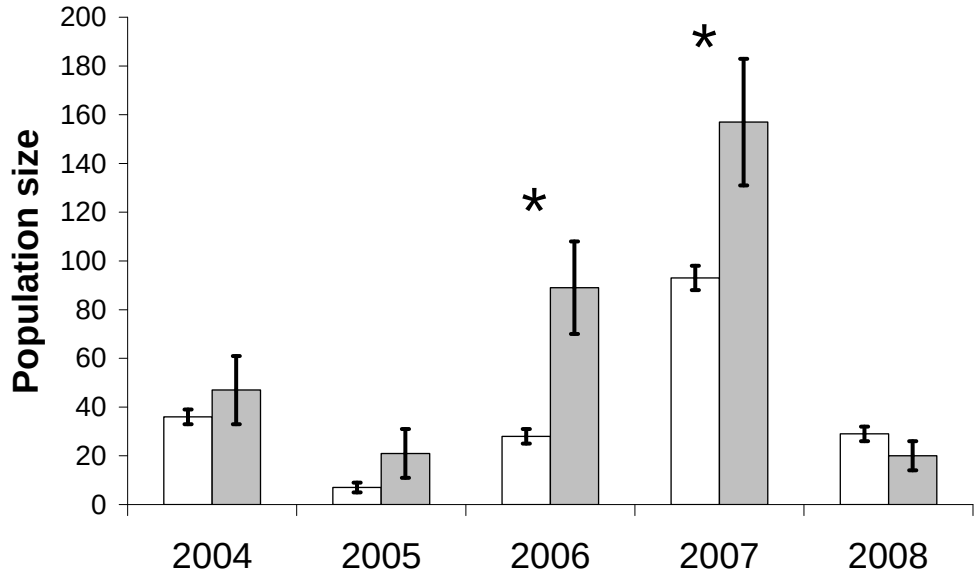


Figure 1.a

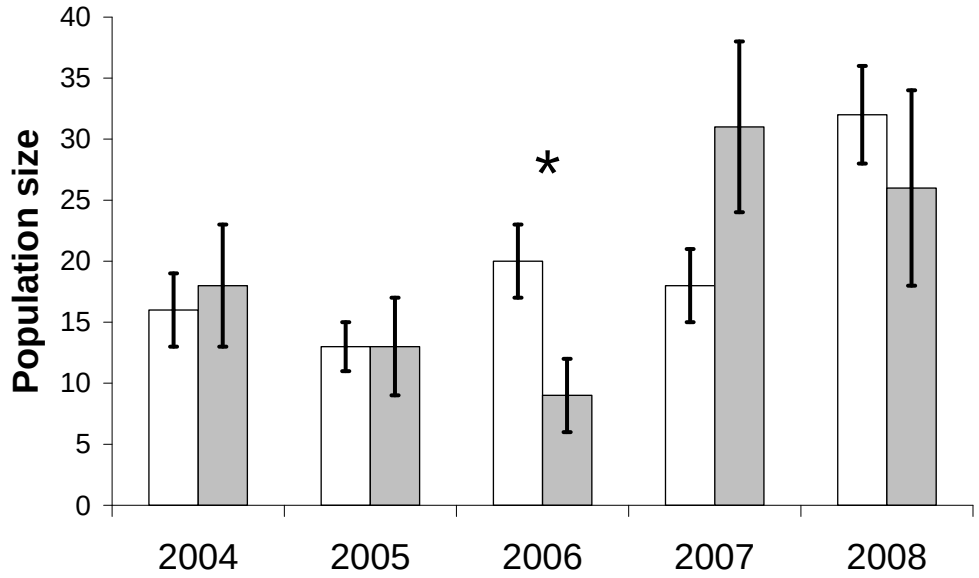


Figure 1.b

Figure 1: Population size estimates in Orne (a; *n* = 14 pooled trees) and Sarthe (b; *n* = 9 pooled trees) for males (white background) and females (grey background). * = biased sex ratio.

3.3 Representativeness of radio-tracking

Number of dispersal events observed with mark-release-recapture (MRR) and radio-tracking survey per sex, year and region was too low to estimate dispersal rate using multistate modelling (Table 8). Among the five dispersal events observed during the four years of monitoring in the two regions with the MRR and radio-tracking four were performed by females. In Sarthe all the three dispersal events were performed by females. However the small number of dispersal events per year and per region did not allow us to test statistically any sex-biased dispersal.

Table 8: Dispersal distance data for individuals which dispersal behaviour was observed with mark-release-recapture or radio-tracking.

Sex	Study area	Year	Method	Dispersal distance (m)
F	Orne	2005	MRR	25
M	Orne	2006	MRR	10
F	Sarthe	2007	MRR	132
F	Sarthe	2007	radio-tracking	37
F	Sarthe	2008	radio-tracking	189

3.4 Comparison of biometrics of transmitter equipped and unequipped individuals

For both sexes, biometrics was highest for transmitter equipped individuals (Mann – Withney U test, $P < 0.01$; Fig. 2).

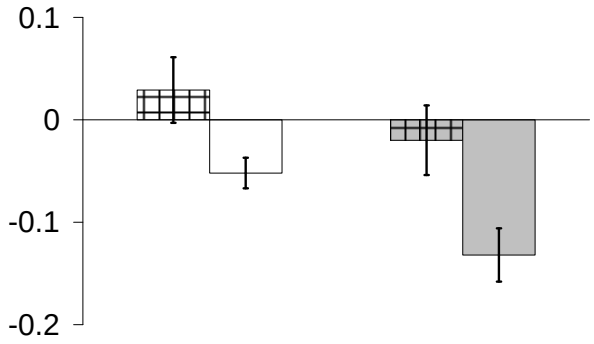


Figure 2.a

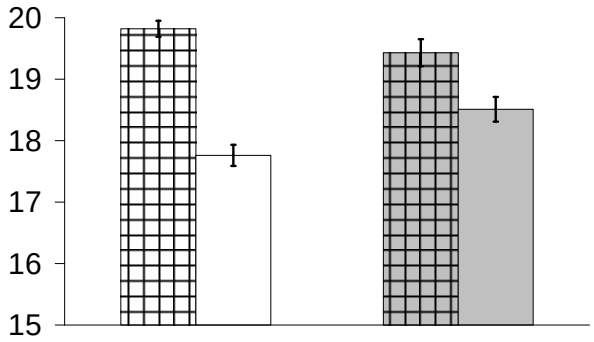


Figure 2.b

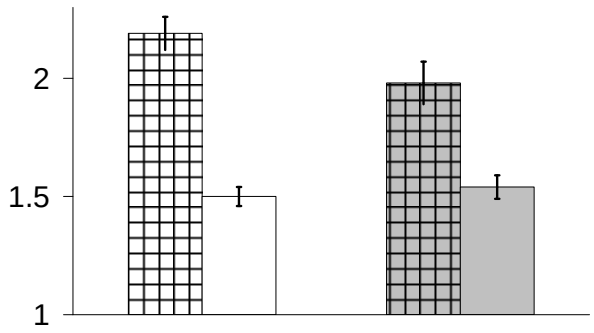


Figure 2.c

Figure 2: Average values of body condition index (a), right elytron length (in millimetres; b) and body mass (in grams; c) for males (white background) and females (grey background) that were transmitter equipped (squared) or not equipped (not squared). Equipped males: n = 19; not equipped males: n = 83; equipped females: n = 20; not equipped females: n = 31. Standard errors are represented.

3.5 Mark-release-recapture models with covariates

82 models out of 115 were better than model without covariates. The best model was the one assuming that survival rate after first capture and probability of capture of male varied with weight of individuals, that long term survival rate of males varied with length of elytra and that long term survival rate of female varied with their body condition index (Table 9). However the second model, which *QAIC* differed only of 1.94 from best model, had the same structure except for the relationship between long term survival rate of female and body condition. Survival rate of individuals after their first capture increase significantly with their weight (β = 1.05, [0.41, 1.70] 95% CI). Long term survival rate of males also increased significantly with the length of their elytra (β = 0.45, [0.08, 0.81] 95% CI) whereas relationship between long term survival rate of females and their body condition was not significant (β = 1.47, [-0.03, 2.98] 95% CI, Δ *QAIC* = 1.94). By contrast heavy males were less captured than light males (β = -0.68, [-0.96, -0.39] 95% CI).

All *QAIC* of models with second order relationship differed by more than 2 from the best model.

Table 9: First 6 best models including covariates on sex specific survival and probability of capture. The three models testing effect of each covariate on male and female survival rates and probability of capture and the model without covariate are presented at the bottom of the table.

Models	*QAIC*	*Δ QAIC*	Np
Φ_{a1*W}, ΦM_{a2*LE}, ΦF_{a2*BCI}, pM_{c*W}, $pF_{a1,2}$, $r_{a1,2}$, F_c	1062,40		12
Φ_{a1*W}, ΦM_{a2*LE}, ΦF_{a2}, pM_{c*W}, $pF_{a1,2}$, $r_{a1,2}$, F_c	1064,35	1,94	11
Φ_{a1*W}, ΦM_{a2*LE}, ΦF_{a2*W}, pM_{c*W}, $pF_{a1,2}$, $r_{a1,2}$, Fc	1064,76	2,36	12
Φ_{a1*W}, ΦM_{a2*LE}, ΦF_{a2*LE}, pM_{c*W}, $pF_{a1,2}$, $r_{a1,2}$, Fc	1066,37	3,97	12
Φ_{a1*W}, ΦM_{a2*W}, ΦF_{a2*W}, pM_{c*W}, $pF_{a1,2}$, $r_{a1,2}$, Fc	1067,44	5,04	12
Φ_{a1*W}, ΦM_{a2*LE}, ΦF_{a2*BCI}, pM_{c*BCI}, $pF_{a1,2}$, $r_{a1,2}$, F_c	1067,75	5,35	12
Φ_{a1*W}, ΦM_{a2*W}, ΦF_{a2*W}, pM_{c*W}, $pF_{a1,2*W}$, $r_{a1,2}$, F_c	1071,09	8,69	14
Φ_{a1*LE}, ΦM_{a2*LE}, ΦF_{a2*LE}, pM_{c*LE}, $pF_{a1,2*LE}$, $r_{a1,2}$, Fc	1080,58	18,18	14
Φ_{a1*BCI}, ΦM_{a2*BCI}, ΦF_{a2*BCI}, pM_{c*BCI}, $pF_{a1,2*BCI}$, $r_{a1,2}$, F_c	1089,15	26,75	14
Φ_{a1}, ΦM_{a2}, ΦF_{a2}, pM_c, $pF_{a1,2}$, $r_{a1,2}$, F_c	1092,14	29,74	8

Structure of model follow the structure of best model selected when testing for sex effect (see table 2). c: constant, a1,2: time since first capture effect with one estimate for after the first capture a1 and one estimate from after first capture to the end of monitoring a2, W: weight of individuals (g), LE: length of elytra (mm), BCI: body condition index, M: parameters for males, F: parameters for females, Np : number of parameters.

Table 10: Mean estimates for trees and groups.

		M	F	M + F
Trees	n°1, *Malus domestica*, Orne	7	5	12
	n°2, *Malus domestica*, Orne	6	17	23
	n°3, *Quercus robur*, Orne	7	5	13
	n°4, *Quercus robur*, Orne	9	12	22
	n°5, *Quercus robur*, Orne	5	18	23
	n°6, *Quercus robur*, Orne	5	6	11
	n°7, *Quercus robur*, Sarthe	7	4	11
Groups	*Castanea sativa*	2	2	4
	Malus domestica	2	4	6
	Quercus robur	4	6	9
	Orne	3	5	8
	Sarthe	2	2	4

M + F = sum of the mean population size estimates of males and females).

4 Discussion

4.1 Recapture probability and survival rate estimates

We found sex effect on both recapture probability and survival rate estimates.

4.1.1 Recapture probability

With the dataset combining both sexes, recapture probability was 28 – 39% higher for males than for females. This is consistent with an independent study on this species in which catchability was the highest for males (Ranius 2001). With the same dataset, females were more reencountered just after the first capture than at other occasions. This may be due to a change of their behaviour: after mating which would occur mainly at emergence and at mould surface, they would behave in a more cryptic way by frequenting the bottom of the mould for egg laying (Hedin et al. 2008). An alternative explanation would be that the majority of dispersing females would leave the hollow after their first apparition at mould surface, but that would not be in accordance with the fact that dispersing females would be the oldest (Chap. III). On the contrary we did not find the same effect of time since first capture with the dataset with females only, and we found this effect with the dataset with males only. Such variability may be imputable to dataset composition varying in number of occasions. The study site effect we found in both sexes may be ascribable to differences of trap efficiency between study sites or to microclimatic differences. The year effect observed in females could be linked to climatic differences between years. Microclimatic and climatic variability may affect activity.

4.1.2 Survival rate

With the dataset combining both sexes, survival rate was lower for both sexes after first capture than after other occasions, and there were no differences between sexes. However, with analyses on each sex separately, we found this time since first capture effect only for males and in Orne, and we found a year effect with survival rate diminishing from 2006 to 2008 only for females. The latter effect for females was difficult to interpret. However for males, lowest survival rate after first capture may be linked to several factors. It may be caused by desertions from tree hollows after manipulation, but we observed that individuals usually dug down into the mould immediately after we released them. It may be not caused by

mortality owing to marking methods since previous studies suggested that elytron piercing and potential resulting abdomen piercing have little or no effect on survival (Ranius 2001). It may finally reveal that maximum dispersal activity occurs not far from emergence in the species. That would be in accordance with observations made on males in an independent laboratory study with flight mills, that flying males are the ones with the best body condition and probably the youngest (Chap. III).

The adult life-span calculated for males (2 months) was consistent with some previous observations made in laboratory on the contrary to the upper limit of the adult life span calculated for females (1.5 – 6 months). Adult life span was reported to reach 1.5 months in males (Luce 1995) and even up to 3 months (Schaffrath 2003), and 2 – 3 months in females (Luce 1995, Tauzin 2005), these durations measured on reared and fed individuals. However mated males were reported to have a shorter adult life-span (10-20 days) than unmated ones (Tauzin 1994). Adult life-span was reported to be shorter in nature where (Ranius 2001) measured that adult life-span lasts 1 month as a maximum and is not different between sexes. Such a difference between our two studies may come from geographic variability or to differences in estimating methods. Our value of six months is probably mistaken even if hibernation was reported to occur very rarely in the species (Ranius et al. 2005). Such an overestimation may come from the start and end dates of the survey that would not correspond to the period of activity, for practical reasons or owing to more cryptic behaviour at start or end of the survey. Survival rate may change at a peculiar moment, owing for instance to a senescence process or to unfavourable climatic conditions. If survey is finished at this moment, the overestimation may occur as a result.

4.2 Population size and sex ratio fluctuations

4.2.1 Population size

Using Burhnam-Jolly-Seber model, with fixed recapture probabilities and survival rates that we estimated before on the whole dataset, enabled us to conduct population size estimates on separated sexes even with some trees with low capture numbers. Our average population size estimates per tree or group of trees and per year are consistent with those made in an independent study on the species (Ranius 2001). In particular, our mean population size estimate for *Q. robur* (9 adults tree^{-1} year^{-1}; Table 10) is very similar to the one of Ranius

(2001) measured in *Q. robur* from Sweden (11 adults tree^{-1} year^{-1}) using Jolly-Seber's and Craig's methods. Thus there would exist a constancy of population sizes at the continental scale. The individual number fluctuations we observed on groups of populations were not constant contrary to observation made in Sweden (Ranius 2001). This may originate in sampling differences, e.g. in the range of the two study sites and the number of populations sampled in each site, leading to observations on several populations or metapopulations. We would not have studied well delimited functional metapopulations as a result.

4.2.2 Sex ratio

Population size estimate for each sex enabled us to point out that unbalanced sex ratios occur in the species, contrary to an independent study (Ranius 2000, Ranius 2001). Furthermore, we found that the sex ratio varied in a non systematic way between populations or groups of populations and years. For instance, unbalanced sex ratios occurred more often for populations from *Castanea sativa* trees, and may be linked to lowest quality microhabitats that may occur in this tree species. Moreover, population size fluctuations of each sex were synchronic in Orne, where they were also larger than in Sarthe. On the contrary, population size fluctuations of each sex were asynchronic in Sarthe. These patterns reveal the complexity of the relation between the population sizes of each sex. The difference between Orne and Sarthe may originate in sampling differences leading to observations on several populations or metapopulations, and we would not have studied well delimited functional metapopulations as above.

Several authors related field observations suggesting the existence of a female biased sex ratio in *O. eremita* (Paulian and Baraud 1982, Tauzin 1994, Vignon et al. 2005). On the contrary, we observed in the laboratory a male biased sex ratio at the scale of the clutch of one female (12 males and 1 female, which grew in the same conditions, were obtained from a single clutch; G.F.D. pers. obs.). These observations would corroborate our estimates.

Unbalanced sex ratio may have an adaptive value in *O. eremita* and the observation we made is in accordance with the theory that predicts highly biased sex ratios in rare and poor habitats, and when habitats are highly discrete and heterogeneous but rather persistent. Biased sex ratio should be linked with metapopulation viability and dispersal. For instance, if dispersal rate is sex biased and reproductive success varies between habitat patches, it may be adaptive to produce more offspring of the more dispersing (vs. the most philopatric) sex in

low-quality (vs. in high-quality) habitats (Julliard 2000). It may be important to test this link between biased sex ratio and sex biased dispersal, since dispersal capacity was proved to be sex biased in the species (Chap. III). Biased sex ratio may also involve a sex biased dispersal rate. It may also be linked to tree hollow quality that influences individual size (Hedin and Smith 2003) and population size in the species (Ranius et al. 2009b).

4.3 Improving abundance estimation with covariates

Conn et al. (2006) showed that MRR methods employing individual covariates to model probability of capture yielded satisfactory estimates of population size. Non exhaustive biometrical measurement on marked individuals prevented us to use this information in our study. Effects of biometrical measurement on both recapture probability and survival rates for males would induce more accurate population size estimates for this sex. Only survival rate after first capture seems affected by biometrical measurement for females, yet taking into account this effect could reduce uncertainty in abundance estimate of this sex. Behavioural cues may be involved in the role of biometrics in parameter estimates. For instance, body size was proved to influence mate choice and agonistic behaviour and subsequent dispersal behaviour in several species (Kim 2000, Danielson-François et al. 2002, Bonacci et al. 2006). Body condition was proved to influence flight capacity pre-dispersal behaviour, in interaction with sex in *O. eremita* (Chap. III) and it could also influence dispersal rate.

4.4 Sampling bias in radio-tracking survey and conclusion on methods to estimate demographic parameters in an elusive species

One should use a combination of different methods to estimate demographic parameters (Ranius 2006). Some spectacular methods, such as radio-tracking, are used whereas most cryptic methods may be more appropriate. Within the frame of conservation and societal expectations, a cost-profit trade-off of the methodology should be found, taking into account data robustness, financial and time costs and complexity of the used methodology.

On the one hand we demonstrated as in Hedin and Ranius (2002) that radio-tracking survey was operator biased towards largest and heaviest individuals in the species, for size and load reasons. On the other hand we revealed that the largest and heaviest individuals survived

better after the first capture for both sexes and for "long-term" survival rate for males. In addition, an independent study with flight mill experiments revealed that body condition influences flight capacity in interaction with sex (Chap. III). As a result, a radio-tracking survey with 450-mg transmitters may not be expected to reveal accurate dispersal rate and range patterns in *O. eremita*, even if some individuals of the species can be equipped without apparent impact on dispersal efficiency in comparison with concurrent MRR studies (Hedin and Ranius 2002). Such biases may also occur for other endangered and large species such as *Lucanus cervus* or *Cerambyx cerdo* even if they are studied with this method (Rink and Sinsch 2007), and the only species that may be studied with the radio-tracking should be those whose all individuals can be transmitter-equipped. Small transmitters may be used in the future on all adults of *O. eremita* but diminishing transmitter size leads to shorter nominal life time of batteries and as a result to shorter monitoring time per individual. Diodes used with harmonic radar radio-tracking are smaller than transmitters but their localisation is less efficient in dense vegetation than for transmitters (Hedin and Ranius 2002). Moreover Coleoptera species have a wide body size range and only a small number are the largest (Ulrich 2007) so that interspecific comparative studies with radio-tracking can be done only with a small number of species. To study dispersal, flight mill experiments could be less expensive and may provide more data than radio-tracking in a same period and comparative data since all flying species can be used with flight mills. Controlling dispersal factors with flight mill experiments may help to measure dispersal capacities of a species (Chap. III) and to discuss on the scale at which it uses its environment (Dubois et al. 2009b). Nevertheless, the dispersal ranges we obtained with MRR and radio-tracking are consistent with those observed in previous independent studies with the same methods (Hedin et al. 2008), suggesting that geographical variability in dispersal range may be small.

A problem we probably encountered in our MRR study was the dilution of the traps in landscapes that were very rich of microhabitats. That pattern diminished the chances of recapture of dispersers. Nevertheless, the method helped us to point out that to improve parameter estimates in the species: (*i*) long-term studies and the choice of an adequate spatial scale are needed owing to inter-site and temporal variability; (*ii*) to separate sexes and to use auxiliary variables are important factors.

We should stress the interest on larvae in the future to improve estimates of demographic parameters of species like *O. eremita*. On the contrary to adults, we can be sure that larvae are

born in the hollows where they are observed. Acoustic methods could be used to detect larvae since they possess a stridulating apparatus. Such a non invasive method may be used to distinct species, larval instars and to quantify larval density. Third instar larvae can be sexed on the basis of an external morphological criterion in *O. eremita* and larval sexing may improve sex ratio knowledge in the species either in the field or with laboratory experiments.

At last, population and landscape genetics could also greatly improve estimates of demographic parameters and more particularly the study of dispersal at a broader temporal scale (Ranius 2006, Matern et al. 2009). Such genetical study would also enable to analyse the role of each sex in dispersal. Genetic samples could be made on adults or larvae, but a non invasive method is preferred in an endangered species. Thus we propose to test the potential abundant genetic source of larval faecal pellets as it was already used in some Lepidoptera (Feinstein 2004).

References

1. Anthony, L. L., Blumstein, D. T., *Biological Conservation* **95**, 303 (2000).
2. Audisio, P. *et al.*, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **47**, 88–95 (2008).
3. Barker, R. J., *Biometrics* **53** (1997).
4. Boiteau, G., Colpitts, B., *Entomologia Experimentalis et Applicata* **100**, 187 (2001).
5. Bonacci, T. *et al.*, *Entomologica Fennica* **17**, 340 (2006).
6. Bouget, C., Brustel, H., Nageleisen, L.-M., *Comptes Rendus Biologies* **328**, 936 (2005).
7. Burnham, K. P., in *Proceedings of 1990 Taipei Symposium in Statistics* M. T. Chao, P. E. Cheng, Eds. (Institute of Statistical Science, Academia Sinica, Taipei, Taiwan., 1991) pp. 11-36.
8. Burnham, K. P., in *Marked individuals in the study of bird population* J.-D. Lebreton, P. M. North, Eds. (Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland, 1993) pp. 199-213.
9. Burnham, K. P., Anderson, D. R., *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach* (Springer-Verlag, New York, 1998), pp.
10. Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C., Pollock, K. I. I., *Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. Monograph 5*. (American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 1987), pp.
11. Choquet, R., Reboulet, A. M., Pradel, R., Gimenez, O., Lebreton, J.-D., *User's manual for U-CARE* (Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, 2003), pp.
12. Conn, P. B., Bailey, L. L., Sauer, J. R., in *Sampling rare and elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters* W. L. Thompson, Ed. (Island Press, Washington, D.C., USA, 2004) pp. 59-74.
13. Conn, P. B., Arthur, A. D., Bailey, L. L., Singleton , G. R., *Ecological Applications* **16**, 829 (2006).
14. Danielson-François, A., Fetterer, C. A., Smallwood, P. D., *Journal of Arachnology* **30**, 20 (2002).
15. Dubois, G., Vignon, V., paper presented at the Proceedings of the 4th symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles, Vivoin / France, 27th-29th June 2006 2008.
16. Dubois, G. F. *et al.*, *Landscape and Urban Planning* **91**, 152 (2009).
17. Emlen, S. T., Oring, L. W., *Science* **197**, 215 (1977).
18. Engen, S., Lande, R., Sæther, B. E., *Ecology* **84**, 2378 (2003).
19. Feinstein, J., *Conservation Genetics* **5**, 103 (2004).
20. Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., Côté, S. D., *Journal of Animal Ecology* **72**, 640 (2003).
21. Hedin, J., Ranius, T., *Computers and Electronics in Agriculture* **35**, 171 (2002/8, 2002).
22. Hedin, J., Smith, H. G., in *Department of Ecology* J. Hedin, Ed. (Lund University, Lund, 2003), vol. Metapopulation ecology of *Osmoderma eremita* - dispersal, habitat quality and habitat history, pp. 115-122.
23. Hedin, J., Ranius, T., Nilsson, S., Smith, H., *Biodiversity and Conservation* **17**, 675–684 (2008).
24. Julliard, R., *Behavioral Ecology* **11**, 421 (2000).
25. Kendall, W. L., Conn, P. B., Hines, J. E., *Ecology* **87**, 169 (2006).
26. Kim, K. W., *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**, 182 (2000).
27. Kvarnemo, C., Ahnesjö, I., *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 404 (1996).
28. Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., Anderson, D. R., *Ecological Monographs* **62**, 67 (1992).
29. Legendre, S., Clobert, J., Møller, A. P., Sorci, G., *American Naturalist* **153**, 449 (1999).
30. Luce, J.-M., Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (1995).
31. Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Sutton, N., Kawanishi, K., Bailey, L. L., *Ecology* **86**, 1101 (2005).
32. Matern, A. *et al.*, *Conservation Genetics* **10**, 391 (2009).
33. Paulian, R., Baraud, J., *Lucanoidea et Scarabaeoidea*, Faune des Coléoptères de France (Lechevalier, Paris, 1982), pp. 478.
34. Pollock, K. H. *et al.*, in *Sampling rare and elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters* W. L. Thompson, Ed. (Island Press, Washington, D.C., USA, 2004) pp. 43-58.
35. Ranius, T., *Animal Conservation* **3**, 37 (2000).
36. Ranius, T., *Oecologia* **126**, 208 (2001/01//, 2001).
37. Ranius, T., *Population Ecology* **48**, 177 (2006).
38. Ranius, T., *Ecography* **30**, 716 (2007).
39. Ranius, T., Hedin, J., *Oecologia* **126**, 363 (2001/02//, 2001).
40. Ranius, T., Svensson, G. P., Berg, N., Niklasson, M., Larsson, M. C., *Annales Zoologici Fennici* **46**, 205 (2009).
41. Ranius, T. *et al.*, *Animal Biodiversity and Conservation* **28**, 1 (2005).
42. Rink, M., Sinsch, U., *Journal of Zoology* **272**, 235–243 (2007).
43. Schaffrath, U., *Philippia* **10**, 157 (2003).
44. Schtickzelle, N., Choutt, J., Goffart, P., Fichefet, V., Baguette, M., *Biological Conservation* **126**, 569 (2005/12, 2005).
45. Seger, J., Stubblefield, J. W., in *Sex ratios - concepts and research methods* I. C. W. Hardy, I. Hardy, Eds. (Cambridge university press, 2002) pp. 2-25.
46. Stephens, P. A., Sutherland, W., in *Vertebrate Mating Systems* M. Apollonio, M. Festa-Bianchet, D. Mainardi, Eds. (World Scientific Publishing, London, UK, 2000) pp. 186-213.
47. Tauzin, P., in *L'Entomologiste*. (1994), vol. 50, pp. 217-242.
48. Tauzin, P., *Cetoniimania* **4**, 131 (2005).
49. Ulrich, W., *European Journal of Entomology* **104**, 769–776 (2007).
50. Vignon, V., Asmodé, J.-F., Rapaport, P., paper presented at the Proceedings of the 3rd symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles, Riga / Latvia, 07th-11th July 2004 2005.
51. White, G. C., *Wildlife Research* **32**, 211 (2005).
52. White, G. C., Burnham, K. P., *Bird Study* **46**, 120 (1999).

Discussion générale

En utilisant une approche pluridisciplinaire de différents niveaux d'organisation du vivant (écologie du paysage, dynamique des populations, écophysiologie), nos études ont apporté des éléments complémentaires pour la compréhension de l'écologie d'*O. eremita*. Ces éléments autorisent des pistes de réflexion pour de futures recherches appliquées à la mise en place de programmes de gestion de la biodiversité liée à la nécromasse ligneuse.

1 Distribution d'*O. eremita* dans un contexte de perturbations anthropiques

L'étude de l'occurrence des populations d'*O. eremita* à l'échelle d'un paysage complexe et soumis à des perturbations d'origine anthropique tel que le bocage nous a permis en particulier d'apporter des enseignements sur l'écologie d'*O. eremita* et d'une manière plus générale de mettre en avant plusieurs aspects pouvant expliquer l'existence d'espèces saproxyliques présentant des exigences strictes dans ces paysages.

Nos analyses paysagères ont apporté la preuve de la préférence de l'espèce pour les secteurs les plus ouverts des paysages qu'elle fréquente. Cette préférence avait été mise en évidence dans d'autres contextes paysagers et à l'aide d'autres méthodes de mesure (Ranius et Nilsson 1997, Ranius et Jansson 2000). Le rôle de l'ouverture du milieu semble donc bien avéré chez l'espèce. Cette préférence pour les milieux ouverts pourrait révéler de manière indirecte le caractère thermophile probable d'*O. eremita*, les espèces thermophiles fréquentant davantage les milieux ouverts dans le nord de l'Europe (Niklasson et Drakenberg 2001). Ranius et al. (2005) ont émis l'hypothèse que cette préférence pour les milieux ouverts observée dans le nord de l'Europe pourrait s'estomper en Europe méditerranéenne où les populations se trouveraient dans des contextes davantage forestiers en réponse aux températures plus élevées. L'ouverture du milieu est également un facteur d'occurrence prépondérant chez d'autres espèces saproxyliques (Lindhe et al. 2005) et doit être un paramètre incontournable de la gestion des milieux anthropisés structurés par la strate arborée, en vue de la préservation de la biodiversité (New 2007).

Les analyses spatiales de la disponibilité en microhabitats ont également été utiles pour expliquer l'occurrence des populations, celles-ci étant situées dans les zones de plus forte densité de microhabitat. Nous avons obtenu des résultats significatifs pour l'ouverture du milieu et la densité de microhabitat à un instant *t*. Cependant, les valeurs de ces paramètres sont à utiliser avec précaution dans le cadre de préconisations de restauration du milieu car la

dynamique des populations repérées n'est peut-être pas en équilibre avec celle de leurs habitats à l'échelle du paysage. Nous pourrions alors être en présence d'un phénomène de dette à l'extinction, c'est-à-dire d'un décalage temporel entre une perte d'habitat atteignant la viabilité d'une métapopulation et le début du processus d'extinction qui en résulte (Hanski et Ovaskainen 2002). De plus, la rémanence des indices de présence utilisés dans la présente étude ne permet de statuer au minimum que sur la présence passée d'individus et la présence d'individus vivant au moment de l'inventaire n'a pas pu être attestée pour l'ensemble des populations repérées. En outre, il est envisageable qu'une population vivante et isolée dans un habitat non favorable à l'échelle du paysage puisse subsister durant une longue période avant de s'éteindre, à la suite de processus stochastiques démographiques, génétiques ou environnementaux (Barrett et Kohn 1991, Casagrandi et Gatto 2002), de capacités de dispersion trop faibles (Tilman et al. 1997) ou d'une dépression de consanguinité s'étant produite sans une purge d'allèles délétères qui aurait permis la survie de la population (Glémin 2003).

L'analyse spatio-temporelle des structures paysagères clefs contenant les microhabitats de l'espèce ne nous a pas permis de mettre en évidence un tel phénomène de dette à l'extinction sur la zone d'étude, certainement parce que les dettes à l'extinction sont très courtes chez cette espèce, donc difficiles à détecter et que *O. eremita* est très sensible à la fragmentation de son habitat. Cette analyse spatio-temporelle a en effet mis en avant la sensibilité de l'espèce à la fragmentation de son habitat à l'échelle du paysage, les populations se trouvant préférentiellement dans les secteurs où la diminution du linéaire de haies avait été la moins importante sur une durée d'environ 60 ans. L'étude indirecte de la densité d'habitat par la quantification de structures paysagères linéaires d'origine anthropique telles que les haies d'arbres têtards nous a permis d'expliquer l'occurrence des populations d'*O. eremita*. Cette méthode a permis une approche pragmatique qui paraît adaptée dans un contexte paysager où la dynamique des microhabitats dépend elle-même de la dynamique des différentes structures paysagères dans lesquelles elles sont incluses (Burel et Baudry 1999), ces structures étant susceptibles d'être gérées différemment par les acteurs locaux (Javelle 2007). D'autre part, la quantification de ces structures paysagères pourrait être le moyen d'établir un indice de connectivité du paysage, dans l'hypothèse où les haies par exemple auraient un rôle de corridor pour *O. eremita* dont les adultes voleraient préférentiellement le long de ces structures arborées.

La catégorisation des microhabitats basée sur leurs structures paysagères d'origine trouve également une autre légitimité grâce à notre analyse de l'occurrence des populations en fonction de la qualité du microhabitat, sur la base du paramètre « espèce de l'arbre hôte ». Effectivement, bien que les populations puissent se trouver dans une grande partie des espèces d'arbres existant dans la zone d'étude échantillonnée, nous avons pu mettre en évidence une préférence pour les pommiers qui constituent les structures paysagères de type « verger » et pour les chênes têtards qui se trouvent dans les structures paysagères de type « haie ». Cette préférence pour certaines essences avait déjà été observée en Pologne (Oleksa et al. 2007) et pourrait s'expliquer par la qualité des cavités et leur dynamique qui a été décrite par Ranius en Suède pour le chêne (Ranius et al. 2009a et b), cette description devant être généralisée à l'ensemble des essences fréquentées par l'espèce dans le cadre d'une étude comparative.

La survie des populations est liée à la dynamique locale des microhabitats et au maintien d'une densité suffisante de ces microhabitats. Nous avons pu démontrer une plus forte agrégation des populations dans les structures paysagères de type verger, en donnant une explication physique possible selon laquelle la structuration bidimensionnelle, en taches, des vergers favorise une plus forte densité d'habitats que la structuration linéaire des haies, à une même échelle d'observation d'un rayon de plusieurs dizaines de mètres. Dans un milieu fortement anthropisé tel que celui que nous avons étudié, la disponibilité en microhabitats (les cavités d'arbres) peut donc être d'une part liée a des paramètres d'origine « naturelle » (l'espèce d'arbre), mais également à des paramètres d'origine anthropique tels que des pratiques favorisant l'apparition des microhabitats (choix des essences, élagage des arbres têtards, maintien d'une certaine densité d'arbres porteurs de cavités) et une certaine gestion spatiale (plantations linéaires, en taches) ou temporelle (durée d'exploitation). Alors que les microhabitats apparaissent et disparaissent de manière asynchrone à une échelle donnée dans les forêts primaires, ces apparitions et disparitions peuvent se produire de manière synchrone à la même échelle dans les systèmes à gestion anthropique (plantation de haies, abattage de vergers). Cet aspect doit être pris en compte dans la gestion des systèmes anthropisés en vue de la conservation des espèces liées aux microhabitats considérés. Suite à la déforestation et aux pratiques de gestion des forêts ayant rendu celles-ci inappropriées à la survie d'*O. eremita*, les haies et les vergers semblent avoir eu une importance différente au cours du temps en tant qu'habitats de substitution pour *O. eremita*. L'histoire des vergers de pommiers traditionnels remonterait au 11ème siècle en France (Féret 1855) alors que la formation des premiers bocages remonterait au 16ème siècle avec un optimum d'occupation des sols à la fin

du 19ème siècle (Bardel et al. 2008). Depuis quelques décennies, la majorité des vergers traditionnels a disparu (80% en 60 ans sur notre zone d'étude ; Dubois et al. 2009b) et les réseaux bocagers ont également subi une forte érosion (Baudry et Burel 1984). De plus, les nouvelles pratiques d'arboriculture interdisent la formation de cavités dans les vergers et les pratiques d'émondage des arbres des haies évoluent ou même disparaissent. Si l'érosion des habitats et des paysages présentant encore des populations d'*O. eremita* se poursuit de la même manière que depuis les dernières décennies, la disparition de l'espèce est à prévoir. Il semble donc important de modéliser l'effet à long terme de ce bouleversement sur la dynamique des microhabitats d'*O. eremita* afin de définir les mesures de conservation de l'espèce dans la zone d'étude et d'autres zones bocagères où elle est encore présente et dans l'esprit de « trame verte » (MEEDDAT 2009), c'est-à-dire en préservant ou en rétablissant la connectivité entre les zones de présence de l'espèce à l'aide de corridors écologiques lui étant favorables (Benett 1999, Jordan 2000, Hess et Fischer 2001).

Afin de mettre en place de telles mesures, il est nécessaire de connaître la (les) échelle(s) d'application favorable(s) à leur efficacité. Elles pourraient par exemple se restreindre à la restauration des zones du paysage avoisinant directement les populations locales restantes (Huxel et Hastings 1999), mais il faut alors savoir sur quelle étendue cela est nécessaire. Dans le cadre de notre étude, nous avons choisi de ne pas désigner a priori une échelle d'analyse mais plutôt d'effectuer une analyse multi-échelle qui nous a permis de mettre en évidence a posteriori différents seuils d'échelles autorisant une caractérisation relativement fine des exigences spatiales de l'espèce. Jusqu'ici, la caractérisation des exigences spatiales d'*O. eremita* était basée sur une quantification dans des taches d'habitat isolées sans prendre en compte la surface de ces taches et la densité des microhabitats (Ranius 2000). Notre approche multi-échelle est plus appropriée dans un contexte où différents types de structures paysagères abritant des microhabitats sont imbriquées et ont une répartition relativement continue à une petite échelle. Cette méthode simple pourrait être révélatrice des capacités de dispersion de l'espèce : les seuils d'échelle pour lesquels nous avons pu expliquer l'occurrence des populations seraient alors une information indirecte des distances de dispersion de l'espèce dans une zone géographique et dans un contexte paysager donnés (Moilanen et Nieminen 2002). Ces échelles pourraient servir à la délimitation des espaces paysagers à restaurer autour des populations locales restantes pour rétablir des connexions entre elles afin d'obtenir des dynamiques de métapopulations à l'équilibre (Hanski et al. 1996).

2 Propriétés démographiques des populations d'*O. eremita*

2.1 Facteurs déterminants de la dispersion

La dispersion est un paramètre démographique majeur pour la viabilité des métapopulations d'espèces vivant aux dépens de microhabitats à distribution très discrète et présentant une dynamique spatio-temporelle complexe (Bullock et al. 2002). Ce paramètre est d'autant plus important à prendre en compte lorsque la dynamique des microhabitats est en partie liée à des perturbations d'origine environnementale (Casagrandi et Gatto 2002) et, par extension, d'origine anthropique.

Les données sur la dispersion que nous avons pu collecter par capture-marquage-recapture (CMR) et pistage-radio ne nous permettent pas encore de statuer sur une variabilité potentielle des capacités de dispersion liée au contexte environnemental ou à une variabilité d'ordre biogéographique entre les populations étudiées jusqu'à présent en Suède (Hedin et al. 2008) et en France (Chap. III). Cependant, il existe une correspondance notable entre l'ordre de grandeur des valeurs de dispersion que nous avons mesurées, celui des valeurs de dispersion mesurées en Suède, et celui des échelles d'observation ayant permis d'expliquer l'occurrence des populations. Cette correspondance s'établirait d'une part en faveur d'une relation directe entre les capacités de dispersion d'une espèce et l'échelle spatiale à laquelle il est possible d'étudier les facteurs influençant la distribution de cette espèce (Moilanen et Nieminen 2002), et d'autre part en faveur d'une faible variabilité biogéographique des capacités de dispersion de l'espèce.

L'étude menée en conditions contrôlées à l'aide d'un manège de vol nous a permis de mettre en évidence des distances totales de vol environ trois fois supérieures aux distances de dispersion qui ont pu être observées par CMR ou pistage-radio (Chap. III). L'observation ponctuelle d'un déplacement *in natura* d'une distance également trois fois plus importante que celle des mouvements de dispersion observés jusqu'ici chez l'espèce (Dubois et Vignon 2008) est aussi en faveur de capacités de dispersion plus importantes qu'attendues, dans certaines conditions. Le repositionnement de la performance de vol observée en laboratoire dans le contexte naturel dans lequel elle a lieu normalement devrait permettre de formuler des hypothèses sur les facteurs influençant cette performance. Des facteurs à tester seraient la qualité de la matrice paysagère (Lindenmayer et al. 2001), la densité de microhabitats (les

distances de dispersion observées dans la nature pourraient ne refléter que les distances entre microhabitats d'un site donné) et le repérage de conspécifiques à l'aide de phéromones (Larsson et al. 2003). Dans le cas présent, il est possible que les individus observés en conditions naturelles n'aient pas réalisé les performances mesurées en laboratoire à cause de tout ou partie de ces facteurs. Des biais techniques ne sont pas à exclure lors des manipulations par manège de vol (par exemple dans l'hypothèse d'une facilitation et d'un encouragement du vol) ou lors des manipulations de CMR et pistage-radio (par exemple en raison de la difficulté d'observer des dispersions sur des longues distances avec ces méthodes). Il semble cependant important de poursuivre notre exploration en laboratoire en modulant des paramètres liés à la matrice paysagère et aux corridors – telle que l'encombrement de l'environnement, ceux liés aux microhabitats – telle que la concentration de molécules organiques volatiles émises par les cavités, ou ceux liés aux conspécifiques – tel quel la concentration de phéromones. Une meilleure connaissance de ces influences et des performances maximales possibles permettrait de préciser les distances de dispersion maximales réalisées dans des conditions naturelles optimales ou défavorables.

En plus de ces facteurs extrinsèques, les facteurs intrinsèques influençant les potentialités de dispersion des individus sont à étudier. Nous avons mis en évidence le rôle de facteurs tels que le sexe et la condition corporelle lors de nos manipulations en laboratoire et d'observations en conditions naturelles. Nous avons relevé de meilleures potentialités de vol pour les femelles, chez lesquelles certains paramètres (vitesse de vol, réussite de l'envol) augmentaient alors que leur condition corporelle diminuait. Lors de l'observation de comportements qui précèdent potentiellement la dispersion (fréquentation de la surface du terreau dans la cavité, fréquentation de l'entrée de la cavité), nous avons observé une interaction entre le sexe et la condition corporelle, les femelles présentant de tels comportements ayant une plus faible condition corporelle que les mâles.

Nous avons utilisé une méthode simple de relevé biométrique pour caractériser à l'aide d'un indice de condition corporelle des individus dont l'une des originalités du mode de vie est le jeûne et une perte de poids commençant à l'émergence et s'achevant à leur mort (Dubois et Vignon 2008). Cet indice nous a permis de mettre en évidence le rôle de cette perte de poids dans la dispersion. Il pourrait être utilisé pour caractériser l'état physiologique des individus capturés dans le milieu et effectuer des profils qualitatifs des populations suivies. Il serait nécessaire d'étudier les mécanismes physiologiques pouvant expliquer l'interaction entre les

capacités de vol et la condition corporelle mais ce type d'étude est confronté au statut de l'espèce et devrait être effectué dans un premier temps chez d'autres espèces de cétoines non menacées car elle nécessite d'euthanasier les individus étudiés.

L'utilisation de la biométrie semble d'autant plus importante que lorsque nous l'avons intégrée dans les modèles CMR, elle a contribué à améliorer l'estimation des paramètres démographiques. Nous avons par exemple trouvé une relation positive entre les mesures biométriques et le taux de survie des mâles. Face à ces résultats, nous avons émis des doutes sur la pertinence d'utiliser le pistage-radio (avec le matériel que nous avons utilisé) pour des études de la dispersion d'espèces de la taille d'*O. eremita*. Pour ces espèces, une sélection des individus les plus lourds et les plus grands se produit en effet lors de l'échantillonnage des individus destinés à être équipés, et le profil de dispersion de ces individus pourrait ne pas être représentatif du profil de dispersion de leur population source.

2.2 Dynamique des populations et sex-ratio biaisée

Les analyses démographiques par modélisation CMR nous ont permis d'établir d'autres différences entre les sexes qui pourraient jouer également un rôle dans les processus de dispersion de l'espèce, hormis celles observées sur les potentialités de dispersion et leur interaction avec la condition corporelle. Nous avons observé, comme dans le cas de travaux antérieurs, une probabilité de capture plus faible chez les femelles (Ranius 2001, López-Pantoja et al. 2008). Nous avons mis en évidence dans le milieu naturel un taux de survie plus élevé chez les femelles d'*O. eremita*. Ce taux de survie plus élevé favoriserait la durée de la période de ponte et augmenterait les chances d'effectuer des colonisations de nouveaux milieux.

Un élément important de la dynamique des populations d'*O. eremita*, démontré ici avec des analyses CMR, est l'existence de sex-ratios déséquilibrées dans certaines populations et certaines années, avec des variations non systématiques entre populations et années. En particulier, le déséquilibre de sex-ratio a plus souvent été observé dans les populations se trouvant dans des cavités de châtaigniers. Ce déséquilibre pourrait être lié à une qualité suboptimale du microhabitat défavorisant le développement des juvéniles du sexe sous représenté, comme cela a été observé chez des Cerambycidae (Starzyk et Witkowski 1986) et un Scolytidae (Safranyik 1976). Si la qualité du microhabitat avait une telle influence sur la sex-ratio d'*O. eremita*, il serait intéressant de vérifier que le sexe alors surreprésenté soit le

plus efficace dans la dispersion, ce qui aurait une signification adaptative. D'autre part, la sex-ratio peut exercer une influence sur la dispersion chez certains coléoptères comme *Tetraopes ophtalmus* (Coleoptera : Cerambycidae) (Lawrence 1987) et la relation entre ces deux paramètres démographiques devrait être étudiée à l'avenir chez *O. eremita*. Il serait également intéressant de tester chez *O. eremita* l'existence d'un ajustement par les femelles de la sex-ratio de leur descendance en faveur des mâles lorsque ceux-ci ont davantage de chances de se reproduire après dispersion. Ce phénomène a en effet a été démontré pour la première fois chez un scolyte présentant une forte compétition locale pour la reproduction (Peer et Taborsky 2004), phénomène pouvant exister chez *O. eremita* comme le suggère l'observation de combats entre mâles dans les cavités.

Les différences des potentialités de dispersion des sexes, de leur durée de vie, de leur comportement et les déséquilibres de sex-ratio pourraient être considérés comme un ajustement de la stratégie de dispersion et de persistance d'*O. eremita* à la dynamique de son habitat. Il serait important d'évaluer à quel point cette stratégie pourrait être adaptée à des perturbations anthropiques telles que celles se produisant dans des paysages complexes comme le bocage.

3 Implications pour l'étude de la dynamique en métapopulation

Certains de nos résultats permettent de proposer des modifications des modèles spatialisés précédemment utilisés pour étudier la dynamique des métapopulations d'*O. eremita*.

Les modèles précédemment utilisés ont supposé une sex-ratio constamment équilibrée pour toutes les populations locales d'une métapopulation. Cependant, nos estimations démographiques ont révélé que la sex-ratio pouvait fluctuer de manière stochastique entre populations, zones d'étude et années, avec possibilité de fluctuations asynchrones entre les effectifs des sexes (Chap. IV). Or, à l'échelle d'une population locale, les fluctuations stochastiques de la sex-ratio peuvent avoir des effets négatifs sur sa persistance (Legendre et al. 1999). L'un de ces effets négatifs est l'induction d'un effet Allee, c'est-à-dire l'augmentation des risques d'extinction d'une population lorsque son effectif passe en dessous d'un effectif limite (Kuussaari et al. 1998, Courchamp et al. 1999), notamment à cause de la difficulté accrue de trouver un partenaire (Engen et al. 2003). Ce phénomène se produit en particulier dans le cas où les générations se chevauchent (Engen et al. 2007)

comme cela peut-être le cas chez *O. eremita* en raison d'une variabilité du temps de développement larvaire dans une même fratrie et de surcroît dans une même population locale (Chap. I). La viabilité des métapopulations est également influencée par l'effet Allee (Amarasekare 1998) et ceci d'autant plus fortement que les taux de dispersion sont faibles entre leurs populations locales (Brassil 2001). Ainsi, les faibles effectifs d'individus estimés dans les populations locales (Ranius 2001 ; Chap. IV), le faible taux de dispersion qui a été estimé (15% ; Ranius et Hedin 2001, Hedin et al. 2008) et de fortes fluctuations de la sex-ratio dans les populations locales pourraient induire un effet Allee accroissant les risques d'extinction des métapopulations d'*O. eremita*. A notre connaissance, les modèles spatialisés de dynamique des populations utilisés jusqu'à présent n'ont pas pris en compte les fluctuations de la sex-ratio et les effets Allee, et ils pourraient donc surestimer les conditions de viabilité de certaines métapopulations. Ranius (2007) ne semble pas avoir traité de la possibilité d'un effet Allee et a uniquement considéré la possibilité d'une corrélation négative entre la densité d'individus dans une cavité et le taux de croissance de la population locale. Cependant son approche peut être justifiée par la taille relativement restreinte des cavités, même des plus grandes dont le volume est de l'ordre du mètre cube, qui facilite la rencontre des individus de sexe opposé. De plus, l'émission d'une phéromone sexuelle par les mâles permettrait d'atténuer l'effet Allee en attirant activement les femelles. Par contre, seule la phéromone est susceptible d'agir sur la sex-ratio, et seulement en cas de biais en faveur des mâles, par attraction de femelles de populations locales voisines (Larsson et al. 2003). En cas de biais en faveur des femelles, il faudrait que chaque mâle puisse féconder plusieurs femelles, ce qui semble possible d'après des observations en captivité (GFD pers. obs.).

4 Implications pour la conservation d'*O. eremita*

4.1 Conservation d'*O. eremita* dans les bocages

O. eremita est aujourd'hui présent principalement dans des habitats façonnés par l'Homme. L'espèce subsiste aussi dans des forêts en Espagne, en France, dans le sud de l'Italie, dans les Balkans, en Slovaquie et en Allemagne. Néanmoins, la plupart des habitats où subsiste l'espèce est menacée par les changements d'usages ou de pratiques (Ranius et al. 2005). En Suède, par exemple, les bois pâturés ont tendance à se fermer suite à l'abandon des pratiques d'entretien traditionnelles et cela pourrait être néfaste à la survie des populations d'*O. eremita* en raison de ses préférences pour les milieux ouverts (Ranius et Nilsson 1997). Le problème

de fermeture du milieu peut également s'observer dans les vergers traditionnels de châtaigniers abandonnés dans la Sarthe (Dubois et Vignon 2008). De même, l'abandon de l'émondage des arbres têtards est une des causes de la disparition de microhabitats favorables à *O. eremita* en France (Ranius et al. 2005).

Selon Ranius et al. (2005), la conservation d'*O. eremita* implique trois axes d'action d'importance générale pour la conservation de la nature en Europe aujourd'hui : (*i*) la conservation des fragments de forêts primaires et subnaturelles qui subsistent ; (*ii*) la préservation et la restauration des habitats en relation avec un paysage agricole historique ; (*iii*) la préservation de toutes les parcelles de nature dans les paysages urbains. La démarche de conservation d'*O. eremita* s'intègre dans la démarche plus générale de la conservation des insectes (Samways 2007). Elle contribuerait à résoudre un certain nombre de problèmes de conservation de la nature en Europe, en remplissant ses rôles d'espèce étendard (Walpole et Leader-Williams 2002) et parapluie (Ranius 2002) et en servant notamment d'outil à la gestion des invertébrés saproxyliques (Davies et al. 2008).

Si l'objectif est de conserver *O. eremita* dans les bocages, l'échelle d'action doit concerner au minimum l'espace nécessaire à la viabilité d'une métapopulation de cette espèce. Nous avons démontré l'importance de l'échelle spatio-temporelle d'analyse nécessaire à la mise en évidence de facteurs influençant l'occurrence des populations d'*O. eremita* dans un bocage (Dubois et al. 2009b). Cette échelle d'analyse est un indice pouvant aider à définir l'échelle d'action adaptée à la conservation de l'espèce dans ce contexte paysager donné. Ranius et Hedin (2004) ont développé un modèle de métapopulation prenant en compte des données sur la dynamique des populations et les traits d'histoire de vie d'*O. eremita*. Leur modèle, complété avec nos données sur la dispersion (Chap. III et IV), sur la sex-ratio et les taux de survie (Chap. IV) pourrait servir de base à la conception de modèles spatialisés de dynamique des populations destinés à définir les actions de conservation dans différents contextes paysagers de bocage.

Dans le cas d'espèces telles que *O. eremita*, dont la dynamique des métapopulations est étroitement liée à celle de leur habitat (« habitat-tracking metapopulation » ; Ranius 2007), il est nécessaire de considérer la dynamique spatio-temporelle des microhabitats, les cavités d'arbres favorables à *O. eremita* dans le cas présent, afin de définir les actions de conservation adaptées aux modèles spatialisés de dynamique des populations. Dans le bocage, la disparition des cavités est influencée par des processus de succession prévisibles mais

variables (trajectoires et durées différentes), c'est-à-dire formation puis évidement des cavités remplies de terreau sur un laps de temps pouvant être quantifié par analyse synchronique (Ranius et al. 2009a et b) et par des perturbations d'origine naturelle et de nature stochastique (e.g. chute d'arbre suite à une tempête) ou d'origine anthropique et de nature prévisible (e.g. abattage d'arbres, brûlage des cavités). Si la connectivité des derniers microhabitats favorables était compromise par cette dynamique spatio-temporelle, la viabilité de l'espèce pourrait alors être menacée à terme (James et al. 2005). Cette menace pourrait être contrecarrée par la création de nouveaux microhabitats dans l'espace d'action (e.g. plantation d'arbres destinés à la formation de nouvelles cavités, élagage d'arbres favorisant l'apparition de cavités). Ces actions pourraient s'organiser dans le cadre de la mise en place de corridors aux propriétés favorisant la dispersion de l'espèce concernée entre ses microhabitats déconnectés (Bennett 1999) dans l'esprit du concept de « trame verte » du Grenelle de l'Environnement (MEEDDAT 2009).

Les préconisations devraient être intégrées dans une démarche de type « écologie de la réconciliation » qui réintègre les activités anthropiques dans les stratégies de conservation (Rosenzweig 2003). Les agents de la conservation doivent alors prendre en compte la faisabilité de leurs actions face à des contraintes socio-économiques du bocage telles que les activités liées à l'exploitation de la ressource bois, à l'agriculture et à l'urbanisation. Si les agents de la conservation et les agents socio-économiques sont distincts, l'intégration des points de vue des différents acteurs peut s'effectuer au travers de la modélisation spatialement explicite de type multi-agents (Mermet 1992). L'originalité des modèles multi-agents réside dans la formalisation de la coordination entre les agents (mécanismes de décision, relations de contrôle, communication). A partir d'une situation présente, les agents peuvent alors discuter de scénarios sur le long terme qui permettraient d'atteindre l'objectif de viabilité des métapopulations d'*O. eremita*. Dans cette optique, *O. eremita* doit être modélisé comme agent du système et les autres agents du modèle intervenant dans le bocage doivent être identifiés : exploitants agricoles ; propriétaires terriens ; promoteurs immobiliers ; administrateurs territoriaux et législateurs à différentes échelles (locale, nationale, européenne) ; opinion publique sur le rôle esthétique du bocage (Burel et Baudry 1995) ; etc..

Dans le contexte d'une crise de l'énergie, la filière bois-énergie pourrait-être vue comme le fil conducteur d'un modèle spatialement explicite multi-agents dont l'objectif serait la viabilité des métapopulations d'*O. eremita*. Le taillis sur futaie (exploitation de la ressource bois de

chauffage par création d'arbres têtards) est une pratique permettant de produire rapidement une grande quantité de bois en minimisant l'occupation au sol. Cette pratique peut permettre également la formation de cavités favorables à *O. eremita* plus rapidement que dans des conditions naturelles. Il serait alors possible de concevoir un système d'exploitation du bois de chauffage rentable pour les exploitants agricoles (ou à surcoût raisonnable pour être pris en compte par les collectivités) et favorables à *O. eremita*. Un tel système nécessiterait d'être rationnalisé à l'aide de plans de gestion du même type que ceux utilisés en sylviculture afin d'optimiser la rentabilité sur le long terme. Cela devrait s'effectuer dans le cadre d'un compromis respectant les modèles de dynamique spatialisés des populations à conserver, et notamment en prenant en compte les phénomènes de succession des habitats à l'échelle des paysages (Webb 1995) et des microhabitats (Ranius et al. 2009a et b).

Si l'objectif est de conserver un ensemble d'espèces, certains auteurs proposent des outils de sélection d'aires prioritaires dynamiques à l'échelle spatio-temporelle, en intégrant à la fois les exigences des espèces et les contraintes socio-économiques de la même manière que les modèles multi-agents (Kingsland 2002, Costello et Polasky 2004, Snyder et al. 2004). Les actions de conservation propres à *O. eremita* sont susceptibles d'être bénéfiques à d'autres espèces en raison de son rôle d'espèce parapluie, même si ce rôle semble limité (Ranius 2002) et serait à discuter dans différents contextes d'anthropisation.

Un exemple de mise en pratique des connaissances acquises sur la biologie des populations des insectes saproxyliques : entretien avec un responsable d'une DDAF

Nous reportons ici un échange (avec adaptations) faisant suite à une sollicitation du responsable de la Cellule Forêt – Chasse – Milieux Naturels & Urbanisme du Service Aménagement & Environnement d'une Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt (DDAF). Cet échange date de novembre 2008 et a eu lieu dans le cadre d'une réflexion sur les mesures à proposer pour compenser des destructions localisées d'habitats potentiels d'*O. eremita* et d'autres organismes saproxyliques dans un paysage bocager du nord-ouest de la France. Nous apportons des éléments de réponse ou de réflexion aux questions (en italiques) émises par le responsable.

Concernant les replantations, quels types de haies ou d'alignements bocagers doit-on privilégier (structures de la haie, essences, mode d'éducation des végétaux, positionnement des haies par rapport à la matrice "bocagère" existante...) ?

Il faudrait favoriser l'apparition et le maintien dans le temps, dans des zones de plusieurs centaines de mètres de rayon et peu éloignées d'autres zones similaires (quelques centaines de mètres au maximum), d'une densité élevée d'arbres émondés et de diamètre suffisant pour qu'ils présentent des cavités de volume important. En cas d'exploitation des fûts, des abattages cycliques (par exemple tous les 50 ans, mais cela devrait dépendre de la vitesse de croissance des essences sélectionnées et de la densité nécessaire d'arbres à cavités pour soutenir des métapopulations viables) et non intensifs (par exemple un fût sur cinq en suivant l'alignement des arbres) des gros fûts pourraient permettre à la fois de pérenniser en un même endroit la ressource bois mort et cavités et d'autoriser une exploitation rentable de la ressource bois de grand diamètre. Pour cela, il serait nécessaire de concevoir des modèles statistiques. Ainsi, le bocage breton, où subsistent par endroits des populations d'*O. eremita*, présentait à son apogée (avant remembrement) des haies pouvant atteindre une densité de une « ragosse » (ou « ragolle ») tous les mètres linéaires. Une telle densité, combinée avec des valeurs sur les densités de linéaire de haie et sur les pratiques d'abattage des arbres avant le remembrement, pourraient être des données de base pour les modèles statistiques à construire.

L'entretien de la strate arborescente devrait permettre à la fois de favoriser la biodiversité et une exploitation économique rentable. Il faudrait choisir le type d'entretien en fonction de la physiologie des essences sélectionnées et du rendement souhaité. Les formes traditionnelles « têtard » et « ragolle » pourraient être réutilisées ou améliorées pour favoriser davantage encore la formation de cavités et augmenter les rendements de branches coupées. Il faudrait par exemple trouver un compromis entre la hauteur de fût et le coût des moyens techniques à mettre en œuvre pour la coupe. La coupe des branches devrait s'effectuer au ras des troncs et dès lors que le diamètre de la blessure serait suffisant pour permettre l'apparition de cavités. Cependant, à partir d'un certain diamètre de branche, le risque de dépérissement voire de mort des arbres émondés s'accroît avec le diamètre des branches coupées. L'émondage favorise l'ouverture du milieu et influence les conditions microclimatiques. Cet aspect doit être pris en compte pour les choix de la période d'émondage, du diamètre des branches atteint avant exploitation, choix qui devraient être effectués en fonction du climat régional. Cependant, les préférences microclimatiques d'*O. eremita* sont peu documentées et il est difficile de définir des pratiques appropriées.

Pour former la strate arbustive et lorsqu'elle ne peut pas se générer naturellement, il faudrait planter des arbustes d'essences endogènes les plus diverses possibles afin de favoriser le maintien d'une biodiversité importante. Ceci participerait de plus à la régulation naturelle des ravageurs de cultures. La strate arbustive, de même que les branches issues de l'émondage, pourraient servir à alimenter la filière bois-énergie ou dans le cadre du développement des méthodes de culture basées sur l'utilisation de bois raméal fragmenté (BRF). La strate arbustive influence le microclimat des cavités d'arbre en représentant un obstacle à l'ensoleillement. Elle influence aussi probablement l'efficacité de la dispersion de certains insectes et notamment elle semble freiner la dispersion d'*O. eremita*. Il faudrait alors limiter la croissance de la strate arbustive à l'abord des arbres à cavités sans toutefois faire disparaître cette strate de la haie.

Le choix des essences devrait s'orienter vers les essences endogènes et, parmi ces essences, il faudrait choisir les essences adaptées aux conditions édaphiques. Il semble qu'*O. eremita* préfère certaines essences (par exemple le pommier et le chêne dans un bocage que nous avons étudié dans l'Orne) mais les raisons ne sont pas connues et ces préférences pourraient être variables d'une région à l'autre. La vitesse de croissance et la valeur économique des essences joueront un rôle dans le choix et la stratégie de plantation. Les essences à croissance rapide telles que les saules présentent des cavités favorables à *O. eremita* en quelques décennies et permettraient une restauration rapide des microhabitats. Les cavités de saule sont cependant moins durables que les cavités de chênes d'où la nécessité de peuplements mixtes. On peut imaginer la mise en œuvre de plantations mixtes d'essences à croissance rapide et lente mais il faudrait déterminer les essences qui se tolèrent.

Les arbres morts et en général toute forme de bois mort (de tout diamètre, debout ou au sol etc.) devraient être conservés dans les haies en respectant la sécurité des exploitants et la diversité des microhabitats. Dans le cas de broyage sur place des branches d'émondage, une partie du BRF devrait être épandue sur le sol de la haie afin de limiter l'appauvrissement lié à l'exportation de bois et afin de favoriser la biodiversité du sol.

La position des haies nouvelles devrait répondre à des critères pratiques (exploitation des parcelles), physiques (effets de coupe-vent, d'anti-érosion des sols, d'ombrage, de bien-être du bétail), tout en rétablissant la connectivité du réseau bocager pour favoriser la viabilité des métapopulations d'insectes (dans l'esprit de trame verte du Grenelle de l'Environnement). Il faudrait renforcer en priorité les zones où les métapopulations semblent les plus fragilisées. Une haie orientée nord-sud sera moins ensoleillée (l'ensoleillement étant un paramètre potentiellement important pour la survie de populations d'*O. eremita*) qu'une haie orientée est-ouest, mais la seconde ne remplira pas forcément selon le contexte son rôle de coupe vent ou hydraulique.

À travers la compensation, peut-on par ailleurs imaginer d'autres alternatives techniques que la replantation de haies bocagères? Si oui, lesquelles? Ont-elles été éprouvées?

Des substrats artificiels sont à l'étude dans plusieurs pays dans le but d'établir un lieu de refuge temporaire dans l'attente de la formation des microhabitats liés à l'émondage des arbres. Ces substrats consistent par exemple en des arbres morts aménagés ou en des sortes de nichoirs. Les résultats obtenus en Suède avec des nichoirs mimant des cavités sont assez probants mais n'ont pas encore été publiés. Ce type de méthode devrait de toute façon être utilisé de manière transitoire et ne doit pas faire perdre de vue l'objectif de restauration du milieu.

*Au regard de la biologie de ces espèces en général et d'*O. eremita *en particulier, quelle est la taille « critique » (espacement entre arbres à habitat potentiel ou densité/ha) en-deçà de laquelle le risque d'atteinte notable à une population devient important. Y-a-t-il un « effet de seuil »?*

La densité d'habitats et leur étendue sont des paramètres importants de la viabilité des métapopulations, notamment pour faire face aux extinctions locales qui interviennent de manière aléatoire (ou non aléatoire quand il s'agit d'abattage planifié d'arbres). Plusieurs études menées dans différents sites en Suède et en France tendent à montrer chez *O. eremita* qu'une densité d'arbres favorables et de populations sur des étendues d'une taille minimale sont nécessaires pour la survie de l'espèce. Il semble exister des seuils d'extinction qui ne sont pas encore bien connus et qui seraient à manier avec précaution dans le cadre de restaurations d'habitats à l'échelle des paysages ; il est en effet possible que les traits d'histoire de vie (taux et distances de dispersion par exemple) varient notablement d'un secteur géographique à un autre, ce qui engendrerait des dispositions différentes à prendre pour ces restaurations d'habitat. A minima, et dans l'hypothèse où les métapopulations d'*O. eremita* se trouvaient à l'équilibre à l'apogée de l'existence du bocage en un lieu donné, les caractéristiques (étendue et densité d'arbres par exemple) du paysage restauré favorable au maintien de métapopulations viables seraient à déduire des caractéristiques de ce bocage dit à l'apogée.

Doit-on intégrer d'autres éléments « environnementaux » pour appréhender l'intérêt potentiel d'un habitat constitué par des arbres têtards (environnement « végétal » immédiat de l'arbre têtard, pratiques agricoles riveraines, expositions...)?

Les facteurs phytosociologiques et anthropiques (pratiques agricoles riveraines) doivent être pris en compte de manière circonspecte dans le diagnostic de l'intérêt potentiel des arbres en terme d'habitat car d'une part ces facteurs peuvent évoluer de manière indépendante des habitats, par exemple sur un pas de temps différent. Il est envisageable qu'un arbre à cavité fondu depuis plusieurs décennies dans une strate arbustive dense ait moins de probabilité d'abriter une population d'*O. eremita* que le même arbre fondu dans une strate arbustive dense mais depuis seulement quelques années. Le premier arbre (fondu depuis longtemps dans une strate arbustive) pourrait redevenir plus favorable que le second si le milieu s'ouvre de nouveau autour du premier alors qu'il reste fermé autour du second.

Est-ce que d'autres milieux associés aux espaces agricoles peuvent constituer des habitats intéressants pour ces cortèges (vieux pré-vergers, arbres isolés à port libre...) ?

Les pré-vergers extensifs traditionnels sont une source importante mais en déclin dramatique d'arbres à cavités pouvant abriter des cortèges saproxyliques. En effet, l'âge à l'arrachage et les méthodes de taille y permettaient l'apparition de tels microhabitats. Ainsi, des populations d'*O. eremita* sont encore présentes dans certains vergers de châtaigniers greffés ou de pommiers. Un retour à des pratiques moins intensives dans les vergers actuels, notamment en laissant se développer les arbres fruitiers plusieurs décennies, permettrait un retour de certains organismes saproxyliques dans les vergers. Pour cela, il serait intéressant de comparer les productivités des arbres fruitiers d'âges différents, de variétés différentes, et aussi de tester la productivité des arbres fruitiers à cavité. Il pourrait-être envisageable de créer des labels certifiant des pratiques favorables à la survie de la faune cavicole.

Les arbres isolés à port libre doivent être pris en compte comme inclus dans la trame bocagère car ils ne permettent pas seuls le maintien de métapopulations viables de par leur isolement. Bien qu'ils ne présentent des cavités que tardivement par rapport à des arbres émondés, ils peuvent porter des cavités importantes et sont souvent des arbres patrimoniaux conservés sur de longues périodes ce qui peut en faire des hôtes sources plus durables que des arbres de haie ou de verger. Cependant, leurs propriétaires croient souvent bon de prévenir l'apparition de cavités sur ces arbres (afin d'éviter des accidents ou dans un but phytosanitaire) par des pratiques qui ne permettent pas toujours d'allonger leur vie et qui sont contraires au but de préservation de la biodiversité liée aux cavités d'arbres. Il faudrait donc prévoir des mesures de sensibilisation des propriétaires d'arbres à cavités.

D'une manière générale, les plantations d'arbres aux abords des bâtiments agricoles, en alignements de bords de routes ou dans les espaces urbains pourraient faire partie de la prise en compte de la préservation de la faune saproxylique.

Le rôle des exploitations forestières en termes de gestion de la biodiversité pourrait être intégré au raisonnement mené dans les espaces agricoles (au moins en lisière de boisement, zone connectée avec le bocage), par exemple par le maintien d'une certaine densité d'arbres qui seraient laissés sur pied jusqu'à la fin de leur cycle de vie.

4.2 Restauration d'*O. eremita* en cas d'extinction locale

Dans toute l'aire de distribution d'*O. eremita*, il semble que de nombreuses extinctions locales d'*O. eremita* risquent d'avoir lieu (Ranius et al. 2005) dans un futur d'autant plus proche que la fragmentation de l'habitat a eu lieu précocement dans l'histoire des localités (Ranius 2000). L'espèce est même considérée comme éteinte dans des régions entières où sa présence ancienne est connue (Norvège, Pays-Bas; Ranius et al. 2005). Dans le cadre d'une collaboration avec le CSCF (Centre Suisse de Cartographie de la Faune ; Sylvie Barbalat) et la Société Isatis Environnement (Olivier Martin), nous avons considéré l'espèce comme probablement éteinte dans une ancienne localité près de Bâle (Sprecher 2008). Nous n'avons pu trouver des indices de présence et une population vivante de l'espèce que dans une seule localité parmi six anciennement citées pour l'espèce, ce qui suggère un processus d'extinction dans l'aire de distribution suisse également.

Lorsque dans certaines localités *O. eremita* a disparu ou subsiste en métapopulations non viables et très éloignées d'autres métapopulations viables, le retour à un état non dégradé des habitats est à envisager comme étape préalable à des programmes de réintroduction ou de renforcement des populations. Les programmes de réintroduction sont des actions de conservation largement utilisées (Fischer et Lindenmayer 2000, van Wieren 2006) dont l'objectif principal est de rétablir, après résolution des menaces d'extinction, une population viable à long terme et sans intervention de l'homme (Seddon 1999). Plusieurs états de référence pour la restauration des populations peuvent être envisagés (Harris et van Diggelen 2006). Dans l'optique de la restauration des processus évolutifs, l'état de référence le plus souvent évoqué est celui des métapopulations natives n'ayant pas subi de perturbations (Schaub et al. 2004). Dans le cas d'*O. eremita*, l'état référence des métapopulations natives n'est pas définissable directement car l'ensemble des habitats où elle persiste actuellement a subi des perturbations anthropiques (favorables ou non) et la recherche des caractéristiques de l'état d'équilibre de ces métapopulations pourrait être biaisé par ces perturbations. Cependant, dans le contexte de l'écologie de la réconciliation (Rosenzweig 2003), l'état de référence pourrait être celui d'une métapopulation viable subordonnée à certaines activités anthropiques.

Un ensemble de recommandations ont été publiées dans le but d'optimiser les chances de succès des programmes de réintroduction (IUCN 1998). La méconnaissance de la biologie de

l'espèce et le manque de préparation des projets de réintroduction sont les causes majeures de leurs échecs. A notre connaissance il n'a pas encore été documenté de programmes de réintroduction d'espèces saproxyliques, même si certains auteurs ont pu en discuter, par exemple au sujet de *Limoniscus violaceus* (Coleoptera : Elateridae) (Whitehead 2003). Par contre, des réintroductions ont été expérimentées sur des espèces de coléoptères ayant d'autres exigences biologiques, par exemple chez des représentants de la famille des Cicindelidae (Brust 2002 , Knisley et al. 2005) ou des Necrophoridae (Amaral et al. 1997). Ces programmes ont pu mettre par exemple l'accent sur la pertinence de réintroduire des larves (Brust 2002) ou des adultes (Knisley et al. 2005) selon le type de mouvement des adultes et la taille du patch d'habitat de réintroduction. Effectivement, les adultes de Cicindelidae réintroduits risqueraient davantage de disperser et de ne pas se reproduire avec leurs congénères dans un patch de grande taille, à nombre égal d'individus lâchés. Dans le cas d'*O. eremita*, les analyses phylogénétiques et phylogéographiques (Audisio et al. 2008) devraient être approfondies pour définir les populations sources et prévenir les problèmes potentiels d'adaptation aux conditions locales. L'élevage, facile à mettre en œuvre chez l'espèce, permettrait de limiter l'impact des prélèvements mais devrait prendre en compte les risques liés aux dépressions de consanguinité. Nos résultats sur les préférences en terme de densité de microhabitat, d'ouverture du milieu et de l'essence d'arbre (Dubois et al. 2009b) ainsi que sur le rôle de la qualité des cavités (Ranius et al. 2009b) pourraient servir à optimiser le choix du site de lâcher. Les estimations des tailles des populations naturelles obtenues en Suède (Ranius 2001) et dans le cadre de nos études (Chap. IV), ainsi que les estimations sur la taille des métapopulations viables (Ranius 2000) serviraient à renseigner le nombre d'individus à réintroduire par cavité et le nombre de cavités à peupler à des distances définies par les connaissances sur la dispersion (Ranius et Hedin 2001, Hedin et al. 2008; Chap. III et IV). Si les individus étaient réintroduits au stade adulte, cela impliquerait également la prise en compte des stratégies de dispersion potentiellement influencées par le sexe et la condition corporelle (Chap. III), des taux de survie pouvant être influencés par la biométrie (Chap. IV), et de la sex-ratio qui est susceptible d'influencer la viabilité des populations locales (Chap. IV). Cependant, en raison de la dispersion se produisant à l'état adulte, il peut sembler plus pertinent de réintroduire l'espèce à l'état larvaire afin de ne pas perturber le déroulement de la dispersion pouvant avoir lieu dès l'émergence. Dans ce cas la biologie larvaire devrait alors être prise en compte pour la définition du nombre d'individus à réintroduire (e.g. durée de développement pluriannuelle et variable ; Chap. I). La reproduction

et l'élevage en captivité est relativement facile chez *O. eremita* et il serait envisageable de réintroduire des larves et des adultes chez cette espèce afin de multiplier les chances d'installation des populations dans les cavités de réintroduction et de colonisation d'autres cavités. Insistons enfin sur l'idée que réintroduire une espèce sans rendre favorable au préalable le contexte global de la réintroduction n'as pas de sens. Par ailleurs il ne faudrait pas qu'un programme de réintroduction détourne l'attention des décideurs de la nécessité de sauvegarder les populations restantes et de restaurer les habitats et leur dynamique. Dans notre cas, il est nécessaire de « réintroduire » une dynamique viable et à long terme des cavités d'arbres, pour ne pas se retrouver dans des situations critiques de risque d'extinction de l'habitat et donc de l'espèce à l'image de celle de certains marsupiaux arboricoles (Lindenmayer et al. 1997). Dans des cas d'extrême érosion de l'habitat et de lacune de celui-ci sur une étendue et un laps de temps donnés, il est envisageable de « réintroduire » l'habitat de manière artificielle pendant que l'habitat « naturel » se reconstitue. Des expérimentations utilisant des substrats artificiels de recolonisation de type nichoir commencent ainsi à faire leurs preuves pour certaines espèces de coléoptères cavicoles (Jansson et al. 2009).

Nous espérons avoir ainsi apporté des éléments fondamentaux pour la compréhension du fonctionnement des populations d'une espèce devenue rare et des éléments appliqués à la définition de mesures de gestion de cette espèce (cf. encadré). Cette démarche pourrait être étendue à d'autres espèces menacées, dans le cadre d'une démarche comparative intégrant une grande diversité de sites d'étude et d'espèces, à l'échelle européenne. La conception d'un tel réseau semble aujourd'hui réaliste au regard du dynamisme des nombreuses équipes de recherche impliquées dans la biologie des populations d'insectes saproxyliques. La multiplication des programmes de conservation basés sur l'expérimentation, leur évaluation et la réalisation de revues systématiques à partir de ces programmes comme le propose le CEBC (Center for Evidence Based Conservation ; http://www.cebc.bangor.ac.uk/) devraient permettre de proposer à terme des méthodes de conservation efficaces (Ferraro et Pattanayak 2006).

Perspectives

Nous avons décidé de présenter les résultats obtenus lors de cette thèse en abordant des questions de recherche liées à l'habitat, la dispersion et la dynamique des populations d'*O. eremita*. Les résultats obtenus soulèvent de nouveaux questionnements sur la biologie de l'espèce, le fonctionnement de ces populations et le positionnement de l'espèce dans la guilde des saproxyliques cavicoles. Ces questions ouvrent la voie pour la mise en place d'axes de recherche parfois innovants, dont nous avons pour certains pu commencer l'exploration.

1 Impacts des changements climatiques sur la distribution d'*O. eremita* à différentes échelles

Les changements globaux sont le résultat de perturbations anthropiques directes sur les habitats mais aussi indirecte par le biais des changements climatiques. Il semble important d'étudier le rôle potentiel de ces changements climatiques sur la survie d'espèces menacées telles qu'*O. eremita*. Dans le cadre de nos travaux, nous avons mis en évidence de manière indirecte le caractère thermophile probable de l'espèce (Dubois et al. 2009b). Nous nous demandons si l'adaptation d'*O. eremita* à des cavités de grand volume ne pourrait pas être un facteur explicatif de la grande étendue de son aire de répartition, notamment dans des contextes climatiques très variés. *Liocola lugubris* présente le même cas de figure, ce qui renforce la plausibilité de notre hypothèse. *Cetonischema aeruginosa*, qui fréquente des cavités de plus petite taille qu'*O. eremita* et *L. lugubris*, présente par contre une aire de répartition plus restreinte qui semble assez bien corrélée avec des facteurs climatiques. Elle semble notamment être présente uniquement dans des régions où la moyenne des températures maximales de juillet est supérieure à 18°C (Luce 1995). Une analyse chorologique fine à l'échelle de la guilde entière et prenant en compte la taille moyenne des cavités fréquentées devrait permettre de tester cette hypothèse. Pawlowski (1961) a rapporté une température minimale de développement de 13°C pour *O. eremita*. Il serait intéressant de tester l'hypothèse selon laquelle cette température serait dépassée un plus grand nombre de jours par an dans les cavités exposées et de grand volume. Les températures moyennes sont importantes à prendre en compte, de même que les températures extrêmes, surtout dans un contexte de changements climatiques dans lequel des évènements de type catastrophique tels que des canicules peuvent subvenir. Le premier stade larvaire d'*O. eremita*, qui est fragile, peu mobile et qui se déroule en période estivale, semble moins résistant aux fortes chaleurs que celui d'autres espèces de cétoines cavicoles strictes (Renault et al. 2005). Cependant cette fragilité pourrait être contournée en pratique grâce à l'effet tampon des grandes cavités. Ces

hypothèses demandent à être testées en conditions naturelles ou semi-naturelles avec l'aide par exemple de cavités artificielles dont les différents paramètres (forme, volume, superficie, type de terreau, humidité etc.) seraient contrôlés. Les conditions climatiques et microclimatiques sont importantes pour les stades juvéniles mais également pour les adultes, notamment dans le cadre de la dispersion. Oleksa et Gawronski (2008) ont relevé les températures des cavités où des adultes actifs étaient observés. Nous disposons également de relevés ponctuels de températures mesurées lors de captures d'adultes en dehors des pièges dans les cavités (mesure de la température de l'air extérieur à l'ombre, de l'air à l'intérieur de la cavité et du terreau au centre de la cavité à 20cm de profondeur). Ces données pourraient être utilisées dans le cadre d'une estimation des préférences de température d'activité des adultes. Nous avons également effectué des enregistrements continus de température dans des cavités abritant des adultes actifs afin d'évaluer l'impact potentiel des variations de température sur l'activité et la condition corporelle des adultes. Nous avons présenté de premières analyses à ce sujet lors d'une session orale de colloque (Dubois et al. 2008). Cette étude pourrait être couplée avec une expérimentation en laboratoire (manège de vol) testant l'influence de la température sur les potentialités de vol. Dès lors il serait envisageable de prédire l'impact de différents scénarii climatiques sur la viabilité des métapopulations.

2 Intérêt d'une approche par la génétique du paysage pour l'étude d'*O. eremita*

La génétique du paysage est un champ interdisciplinaire par essence qui a émergé récemment et qui combine les méthodes et les concepts de la génétique des populations, de l'écologie du paysage et des statistiques spatiales (Manel et al. 2003). L'intérêt porté à la génétique du paysage est grandissant et cette discipline évolue rapidement (Balkenhol et al. 2009). Grâce au développement des outils en génétique des populations, il est possible d'étudier les rôles respectifs des sexes dans la dispersion (en comparant par exemple les patrons issus de l'étude de marqueurs mitochondriaux de la lignée maternelle et ceux issus de l'étude des marqueurs nucléaires hérités des deux parents ; Prugnolle et de Meeus 2002, Sundström et al. 2003), d'étudier les flux de gènes à différentes échelles de temps (Guillemaud et al. 2003), de tester l'effet de la structure et de la dynamique du paysage sur les flux de gènes (Broquet et al. 2006). Pour cela il est nécessaire de : (*i*) ne pas confondre variations génétiques neutres et adaptatives ; (*ii*) choisir des paysages et organismes d'études adaptés pour tester les hypothèses de recherche ; (*iii*) vérifier l'existence de marqueurs génétiques adaptés ou bien la

facilité avec laquelle ils pourraient être développés ; (*iv*) prendre en compte l'isolement par la distance mais aussi tester les effets qualitatifs et quantitatif de la matrice paysagère ; (*v*) prendre en compte la variabilité spatio-temporelle des conditions locales ; (*vi*) utiliser des simulations dans le cas de réplications impossibles à l'échelle du paysage (Holderegger et Wagner 2006).

Nous avons effectué une réflexion préliminaire dans le but d'étudier la possibilité d'utiliser *O. eremita* comme modèle d'étude de génétique du paysage, en collaboration avec Eric Petit (UMR BiO3P INRA), Dominique Vallet (UMR 6553 Ecobio Rennes 1/CNRS), Carlos Lopez-Vaamonde et Jérôme Rousselet (UR Zoologie Forestière INRA Orléans). Une des difficultés liées à ce modèle est son statut de protection ; la vulnérabilité et la petite taille des populations limitent en effet d'un point de vue légal et pratique la possibilité de prélèvements génétiques. Il serait envisageable de ne pas tuer les individus capturés et de ne prélever par exemple qu'un segment de patte, ce qui permettrait malgré tout de disposer de suffisamment de matériel génétique par individu vu leur grande taille. Cependant, cela risquerait d'interférer avec des études démographiques menées sur les populations échantillonnées (perturbation possible du comportement, de la survie et des capacités de dispersion en raison de l'amputation) et ne résout pas les problèmes liés à la petite taille des populations et à la nécessité de trouver sur un laps de temps réduit un maximum de matériel génétique. C'est pourquoi nous avons eu l'idée d'analyser une source potentielle d'ADN plus abondante et plus facile à prélever, et de surcroît non destructrice : les fèces larvaires. Deux arguments sont en faveur de l'utilisation possible d'une telle source d'ADN : (*i*) le fait que Feinstein (2004) ait réussi l'extraction d'ADN à partir de fèces larvaires de papillons ; (*ii*) la plus grande taille des fèces d'*O. eremita* par rapport à celles des papillons étudiés par Feinstein (2004). Nous avons tenté l'extraction d'ADN sur une dizaine de fèces fraiches et une dizaine de fèces âgées de plusieurs années à l'aide du protocole Qiagen utilisé sur les fèces de chauve-souris (Puechmaille et Petit 2007). Cependant nous n'avons par encore réussi à extraire d'ADN des fèces d'*O. eremita*, peut-être en raison de la présence d'inhibiteurs de réactions liés au régime alimentaire ligneux de l'espèce (terpènes, phénols, tanins). Il serait alors envisageable de tenter l'extraction à l'aide de protocoles prévus pour contrer ce type d'inhibition et utilisés pour l'extraction d'ADN à partir de fèces de primates (Vallet et al. 2008). Si cette extraction s'avère possible, il faudra par la suite développer des marqueurs génétiques adaptés aux questions de recherche. Le développement d'un tel outil pourrait ouvrir des perspectives de recherche importantes sur *O. eremita* et d'autres espèces de cétoines cavicoles en raison des

caractéristiques spatio-temporelles de ces fèces. En effet, les fèces larvaires d'*O. eremita* peuvent persister durant de nombreuses années dans les cavités dans certaines conditions, tout en restant bien individualisées : cette caractéristique permettrait à la fois de distinguer les individus et d'étudier l'histoire des populations (liens de parenté, variabilité génétique au cours du temps etc.). D'autre part, les fèces s'accumulent en un même endroit – une cavité habitée par une population – en raison du sédentarisme des larves : cette caractéristique permettrait plus particulièrement d'effectuer des analyses de génétique du paysage et d'étudier les taux et distances de dispersion, et de tester par exemple l'hypothèse, soulevée par notre étude préliminaire des potentialités de vol en laboratoire, d'une dispersion davantage effectuée par les femelles.

3 Étude comparative du rôle adaptatif des stratégies de dispersion au sein de la guilde des cétoines cavicoles

Notre étude des potentialités de vol d'*O. eremita* a apporté des résultats préliminaires (performances potentielles différentes des performances réalisées, rôle du sexe et de la condition corporelle) prouvant d'une part la pertinence de la méthode utilisée et pouvant d'autre part alimenter une réflexion sur les stratégies de dispersion de l'espèce. Un moyen de mieux appréhender ces stratégies de dispersion et leur rôle adaptatif serait de mener une étude comparative des différentes espèces de la guilde des cétoines cavicoles à laquelle elle appartient. Une telle étude comparative permettrait par ailleurs de discuter de la pertinence de rassembler toutes les cétoines cavicoles dans une même guilde. Il serait possible de baser la réflexion dans le contexte classique des stratégies d'adaptation de type K ou r (Pianka 1970), mais aussi sur le lien à établir entre rareté et faible pouvoir de dispersion (Gaston 1994) et entre sténoecie et distribution actuelle observée. L'étude comparative serait d'autant mieux interprétée qu'elle pourrait être exhaustive au sein de la guilde, car le nombre d'espèces qu'elle rassemble dans la zone d'étude concernée est faible (n = 7 ; Chap. I). Il serait possible de tester l'influence sur les performances de vol des facteurs suivants : (*i*) la durabilité du microhabitat ; (*ii*) la densité supposée du microhabitat dans l'écosystème primaire ; (*iii*) la durée du cycle de développement ; (*iv*) la durée de vie à l'état adulte ; (*v*) la taille adulte ; (*vi*) le nombre d'œufs par ponte ; (*vii*) le nombre de pontes (itéroparité/semelparité) ; (*viii*) l'alimentation au stade adulte. D'un point de vue pratique, il semble plus pertinent de mener ces analyses en vol contraint dans des conditions contrôlées à cause des variabilités inter-sites créant du bruit sur les données collectées d'espèces vivant dans des paysages différents. Par

ailleurs, les plus petites espèces et les plus petits individus des espèces les plus grandes ne peuvent être équipés d'émetteurs ce qui diminue les possibilités d'observer des dispersions dans la nature autrement que par la méthode limitée de capture-marquage-recapture. Cette étude serait possible grâce au dispositif expérimental que nous avons mis au point (Chap. III.A). Nous avons testé ce dispositif sur *Liocola lugubris* et *Cetonia aurata* et il est donc fonctionnel avec ces espèces de plus petite taille qu'*O. eremita*. L'étude comparative de Jonsson (2003) sur deux espèces de Tenebrionidae (une espèce « rare » et une espèce « commune ») fournit une hypothèse de travail intéressante qui pourrait être testée sur la guilde des cétoines cavicoles. Cet auteur montre que les espèces rares effectueraient des vols plus longs et moins fréquents que les espèces communes. D'un point de vue fonctionnel cette hypothèse pourrait s'expliquer de la manière suivante : (*i*) les microhabitats d'une espèce rare seraient plus disséminés dans l'espace que ceux des espèces communes ; (*ii*) la dispersion des individus s'effectuerait selon un compromis. Ce compromis serait d'une part d'augmenter les distances parcourues en un vol afin d'améliorer les chances de coloniser un nouveau microhabitat ou de rejoindre les individus d'une population déjà en place, et, d'autre part, de minimiser les risques liés à la dispersion (prédation etc.) en réalisant un faible nombre de tentatives. Ce faible nombre de tentatives de dissémination nécessiterait une recherche non aléatoire. Les espèces rares devraient donc être capables de localiser facilement des habitats favorables, par exemple par perception de phéromones ou de kairomones, et il s'agit là d'une piste intéressante à explorer suite à la mise en évidence d'une phéromone chez *O. eremita* (Larsson 2003).

4 Caractérisation des communautés de coléoptères saproxyliques associées à *O. eremita* le long d'un gradient de perturbations anthropiques

Lors de nos analyses de l'occurrence des populations d'*O. eremita* à l'échelle d'un paysage soumis à perturbations anthropiques, nous avons pu mettre en évidence une préférence de l'espèce pour les plus fortes densités de microhabitat, les zones les plus ouvertes du paysage et les zones ayant subi le moins de modifications de certaines structures paysagères sur une période de plusieurs décennies. Nous avons étudié ces patrons sur une zone d'étude relativement restreinte (16 km²), incluse dans un paysage ayant une histoire particulière en termes de régressions/progressions de la disponibilité en microhabitats favorables à la viabilité des métapopulations de l'espèce. *O. eremita* existe aujourd'hui dans différentes

zones géographiques qui ont pu être soumises au cours de l'histoire à des perturbations d'origine anthropique d'intensité et de durée variables. Si ces perturbations n'ont pas atteint la viabilité des métapopulations de l'espèce, elles ont pu cependant jouer un rôle filtrant d'importance variable sur le cortège d'espèces fréquentant le même type de microhabitats qu'*O. eremita*. Il est couramment admis qu'*O. eremita* joue le rôle d'espèce parapluie pour la plupart des espèces cavicoles, sur la base d'une étude publiée par Ranius (2002). Cette étude repose sur l'analyse de l'occurrence des espèces sur une seule zone d'étude de 210 km² dont l'histoire des perturbations anthropiques est probablement homogène à l'échelle de la zone. C'est pourquoi nous avons décidé de tester le rôle d'espèce indicatrice d'*O. eremita* par une étude synchronique à une plus grande échelle le long d'un gradient de perturbations anthropiques afin de discuter de son rôle de parapluie. Si les cortèges subissaient une dégradation le long de ce gradient, ce rôle serait à remettre en cause. Nous testerons ainsi l'hypothèse d'une dégradation du cortège d'espèces de coléoptères cavicoles associées à *O. eremita* corrélée à l'évolution spatio-temporelle de la densité d'habitat sur quatre sites (situés dans l'Orne, la Sarthe, l'Aveyron et les Pyrénées-Atlantiques). Pour cela nous devrons prendre en compte la variabilité liée à l'éloignement biogéographique des sites. Sur le plan pratique, nous avons effectué un échantillonnage des coléoptères saproxyliques associés aux arbres hôtes d'*O. eremita* par piège à vitre (un total 50 pièges de type Polytrap relevés une fois par mois sur une période de six mois, 10 pièges par site) sur les quatre sites, en collaboration avec le réseau entomologie de l'ONF (Office National des Forêts ; Thierry Noblecourt, Cyrille van Meer) et l'EIP (Ecole d'Ingénieurs de Purpan ; Hervé Brustel, Lionel Valladares, Nicolas Gouix, Antoine Brin). Les identifications sont en cours, ne nous permettant pas encore à ce jour d'apporter des résultats. Le test de notre hypothèse de recherche devrait permettre d'ouvrir des perspectives pour la mise en place d'action de conservation à l'échelle des communautés cavicoles.

Bibliographie

A

1. **Akçakaya, H. R., et P. Sjögren-Gulve. 2000.** Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48: 9-21.

2. **Amaral, M., A. Kozol, et T. French. 1997.** Conservation status and reintroduction of the endangered American burying beetle. *Northeastern Naturalist* 4: 121-132.

3. **Amarasekare, P. 1998.** Allee Effects in Metapopulation Dynamics. *The American Naturalist* 152: 298-302.

4. **Anthony, L. L., et D. T. Blumstein. 2000.** Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce Ne. *Biological Conservation* 95: 303-315.

5. **Antonsson, K. 1998.** Zoom projet - Le doux parfum du succès pour un obscur coléoptère. *Natura 2000, Lettre d'information nature, commission européenne (DG XI)*: 4 - 6.

6. **Arnaud, P. H. J. 1978.** A Host-Parasite Catalogue of North American Tachinidae (Diptera). USDA, Science and Education Administration, Washington, D.C.

7. **Arnett, A. E., et N. J. Gotelli. 2003.** Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. *Ecological Entomology* 28: 645-650.

8. **Audisio, P., H. Brustel, G. M. Carpaneto, G. Coletti, E. Mancini, M. Trizzino, G. Antonini, et A. De Biase. 2008.** Data on molecular taxonomy and genetic diversification of the European Hermit beetles, a species-complex of endangered insects (Coleoptera: Scarabaeidae, Cetoniinae, genus Osmoderma). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47: 88–95.

9. **Audisio, P., H. Brustel, G. M. Carpaneto, G. Coletti, E. Mancini, E. Piattella, M. Trizzino, M. Dutto, G. Antonini, et D. B. A. 2007.** Updating the taxonomy and distribution of the European *Osmoderma*, and strategies for their conservation (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae). *Fragmenta entomologica* 39: 273-290.

10. **Auerswald, L., P. Schneider, et G. Gäde. 1998.** Proline powers pre-flight warm-up in the African fruit beetle *Pachnoda sinuata* (Cetoniinae). *The Journal of Experimental Biology* 201: 1651-1657.

B

11. **Balkenhol, N., F. Gugerli, S. A. Cushman, L. P. Waits, A. Coulon, J. W. Arntzen, R. Holderegger, et B. Wagner. 2009.** Identifying future research needs in landscape genetics: where to from here? *Landscape Ecology* 24: 455–463.

12. **Balmford, A., P. Crane, A. Dobson, R. E. Green, et G. M. Mace. 2005a.** The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London (Series B)* 360: 221-228.

13. **Balmford, A., L. Bennun, B. ten Brink, D. Cooper, I. M. Côté, P. Crane, A. Dobson, N. Dudley, I. Dutton, R. E. Green, R. D. Gregory, J. Harrison, E. T. Kennedy, C. Kremen, N. Leader-Williams, T. E. Lovejoy, G. Mace, R. May, P. Mayaux, P. Morling, J. Phillips, K. Redford, T. H. Ricketts, J. P. Rodríguez, M. Sanjayan, P. J. Schei, A. S. van Jaarsveld, et B. A. Walther. 2005b.** The Convention on Biological Diversity's 2010 Target. *Science* 307: 212-213.

14. **Band, L. E., P. Patterson, R. Nemani, et S. W. Running. 1993.** Forest ecosystem processes at the watershed scale: incorporating hillslope hydrology. *Agricultural and Forest Meteorology* 63: 93-126.

15. **Barber, H. S. 1931.** Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of the Elisha Michell scientific Society* 46: 259-266.

16. **Bardel, P., J.-L. Maillard, et G. Pichard. 2008.** L'arbre et la haie - mémoire et avenir du bocage. Presses Universitaires de Rennes - Ecomusée du Pays de Rennes.

17. **Barker, R. J. 1997.** Joint modeling of live-recapture, tag-resight, and tag-recovery data. *Biometrics* 53.

18. **Barrett, C. H., et J. R. Kohn. 1991.** Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implication for conservation, pp. 3-30. *In* D. A. Falk et K. E. Holsinger [eds.], Genetics and conservation of rare plants. Oxford University, Oxford, UK.

19. **Bascompte, J., et R. V. Sole. 1996.** Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65: 465-473.

20. **Baudry, J., et F. Burel. 1984.** "Remembrement": Landscape consolidation in France. *Landscape and Planning* 11: 235-241.

21. **Baudry, J., et A. Jouin. 2003.** De la haie aux bocages - Organisation, dynamique et gestion. INRA Editions, Paris.

22. **Baudry, J., R. G. H. Bunce, et F. Burel. 2000.** Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60: 7-22.

23. **Baudry, J., F. Burel, S. Aviron, M. Martin, A. Ouin, G. Pain, et C. Thenail. 2003.** Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? *Landscape Ecology* 18: 303-314.

24. **Becker, P. 1975.** Island colonization by carnivorous and herbivorous Coleoptera. *Journal of Animal Ecology* 44: 893-906.

25. **Bennett, A. F. 1999.** Linkages in the landscape. The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN, Gland, Switzerland.

26. **Blandin, P., J.-M. Luce, et V. Vignon. 1999.** L'impact de l'autoroute A28 sur les populations sarthoises de trois espèces de coléoptères protégées au titre de la Directive "Habitats" (*Osmoderma eremita*, Lucanus cervus et Cerambyx cerdo). Diagnostic et préconisations, Rapport final, pp. 98. Muséum National d'Histoire Naturelle.

27. **Blondel, J. 2003.** Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.

28. **Bobiec, A., J. M. Gutowski, K. Zub, P. Pawlaczyk, et W. F. Laudenslayer. 2005.** The afterlife of a tree. WWF Poland, Warszawa-Hajnowka.

29. **Boiteau, G. 2002.** Flight takeoff behavior of Colorado potato beetle. *Canadian Entomologist* 134: 229-240.

30. **Boiteau, G., et B. Colpitts. 2001.** Electronic tags for the tracking of insects in flight: effect of weight on flight performance of adult Colorado potato beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100: 187-193.

31. **Bonacci, T., P. Brandmayr, A. Giglio, A. Massolo, A. Mazzei, R. Odoguardi, M. Romeo, F. F. Talarico, et T. Z. Brandmayr. 2006.** Agonistic behaviour of *Scarites buparius* (Forster, 1771) (Coleoptera: Carabidae) in relation to body size. *Entomologica Fennica* 17: 340-344.

32. **Bonsignore, C. P., et C. Bellamy. 2007.** Daily activity and flight behaviour of adults of *Capnodis tenebrionis* (Coleoptera: Buprestidae). *European Journal of Entomology* 104: 425-431.

33. **Bouget, C. 2005.** Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests: Part II. Effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management* 216: 15-27.

34. **Bouget, C., et F. Gosselin. 2005.** Windthrow gaps as dead wood islands for saproxylic beetles in managed deciduous French forests, pp. 16-25. *In* M. V. L. Barclay et D. Telnov [eds.], Proceedings of the 3rd symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles. Latvijas entomologs, Supplementum VI, Riga / Latvia.

35. **Bouget, C., H. Brustel, et L.-M. Nageleisen. 2005.** Nomenclature of wood-inhabiting groups in forest entomology: Synthesis and semantic adjustments. *Comptes Rendus Biologies* 328: 936-948.

36. **Bowler, D. E., et T. G. Benton. 2005.** Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Review* 80: 205-225.

37. **Brassil, C. E. 2001.** Mean time to extinction of a metapopulation with an Allee effect. *Ecological Modelling* 143: 9-16.

38. **Brin, A. 1999.** Comment préserver le grand capricorne et le pique-prune dans un réseau bocager traversé par l'A28, pp. 59. Mémoire d'ingénieur, O.G.E., Ecole Supérieure d'Agriculure de Purpan, Toulouse.

39. **Broquet, T., N. Ray, E. Petit, J. M. Fryxell, et F. Burel. 2006.** Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* 21: 877-889.

40. **Broto, A. 2003.** L'*Osmoderma eremita*, un insecte sauvé par l' autoroute? [*Osmoderma eremita*, an insect saved by the motorway?]. *Revue Générale des Routes* 823: 24-27.

41. **Brownie, C., J. E. Hines, J. D. Nichols, K. I. I. Pollock, et J. B. Hestbeck. 1993.** Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics* 49: 1173-1187.

42. **Brust, M. L. 2002.** Reintroduction study on *Cicindela formosa generosa* in Marinette County, Wisconsin. *Cicindela* 34: 5–7.

43. **Brustel, H. 2001.** Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. Perspectives pour la conservation du patrimoine naturel., Institut National Polytechnique de Toulouse, Toulouse.

44. **Bullock, J. M., R. E. Kenward, et R. S. Hails 2002.** Dispersal ecology. Blackwell science, Malden, Massachusetts, USA.

45. **Burdeau, M. 2003.** Les grandes infrastructures linéaires et leur insertion dans les écosystèmes sensibles : Quand une petite bête (le Pique Prune) vient jouer les trouble-fête [The great linear infrastructures and their insertion in the sensitive ecosystems : When a small animal (the Hermit beetle) comes to play the killjoys]. *TEC Paris*: 3-8.

46. **Burdeau, M., L. Blaise, Y. Fournier, et M. Taillier. 2001.** L'impact de l'autoroute A 28 et de ses opérations connexes sur les habitats et les populations d'*Osmoderma eremita*, du Mans à Tours, pp. 40. Inspection Générale de l'Environnement.

47. **Burel, F. 1993.** Time lags between spatial pattern changes and species distribution changes in dynamic landscapes. *Landscape and Urban Planning* 24: 161-166.

48. **Burel, F., et J. Baudry. 1990.** Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany France. *Landscape Ecology* 4: 197-210.

49. **Burel, F., et J. Baudry. 1995.** Social, aesthetic and ecological aspects of hedgerows in rural landscapes as a framework for greenways. *Landscape and Urban Planning* 33: 327-340.

50. **Burel, F., et J. Baudry. 1999.** Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications. Lavoisier - Editions Tec & Doc, Paris.

51. **Burnham, K. P. 1991.** On a unified theory for release-resampling of animal populations, pp. 11-36. *In* M. T. Chao et P. E. Cheng [eds.], Proceedings of 1990 Taipei Symposium in Statistics. Institute of Statistical Science, Academia Sinica, Taipei, Taiwan.

52. **Burnham, K. P. 1993.** A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data, pp. 199-213. *In* J.-D. Lebreton et P. M. North [eds.], Marked individuals in the study of bird population. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland.

53. **Burnham, K. P., et D. R. Anderson. 1998.** Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.

54. **Burnham, K. P., D. R. Anderson, G. C. White, C. Brownie, et K. I. I. Pollock. 1987.** Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. Monograph 5. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

55. **Buse, J., B. Schröder, et T. Assmann. 2007.** Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle - A case study for saproxylic insect conservation. *Biological Conservation* 137: 372-381.

56. **Byers, J. A. 2001.** Correlated random walk equations of animal dispersal resolved by simulation. *Ecology* 82: 1680-1690.

C

57. **Carey, A. B. 2003.** Biocomplexity and restoration of biodiversity in temperate coniferous forest: inducing spatial heterogeneity with variable-density thinning. *Forestry* 76: 127-136.

58. **Casagrandi, R., et M. Gatto. 2002.** Habitat Destruction, Environmental Catastrophes, and Metapopulation Extinction. *Theoretical Population Biology* 61: 127-140.

59. **CBD. 1992.** The Convention on Biological Diversity, United Nations Conference on Environment and Development, Rio de Janeiro. The Convention on Biological Diversity, http://www.biodiv.org.

60. **CCE. 1992.** Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvage. Journal Officiel des Communautés Européennes, L206 (22-VII-1992) : 7 - 49.

61. **CE. 1988.** Recommandation R (88) 10 du comité des ministres aux états membres pour la conservation des organismes saproxyliques et leurs biotopes. Conseil De L'Europe.

62. **Ceballos, G., et P. R. Ehrlich. 2009.** Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 3841-3846.

63. **CEE. 1982.** 82/72/CEE: Décision du Conseil, du 3 décembre 1981, concernant la conclusion de la convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe. http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CELEX:31982D0072:FR:HTML.

64. **Chen, J., S. C. Saunders, T. R. Crow, R. J. Naiman, K. D. Brosofske, G. D. Mroz, B. L. Brookshire, et J. F. Franklin. 1999.** Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology - Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49: 288-297.

65. **Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, et J.-D. Lebreton. 2003.** User's manual for U-CARE. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier.

66. **Chown, S. L., et S. W. Nicolson. 2004.** Insect Physiological Ecology - Mechanisms and Patterns. Oxford University Press, Oxford.

67. **Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, et J. D. Nichols. 2001.** Dispersal. Oxford Univ. Press., Oxford.

68. **Cohen, J. E. 1995.** Population growth and earth's human carrying capacity. *Science* 269: 341-346.

69. **Collins, N. M., et S. M. Wells. 1987.** Invertébrés ayant besoin d'une protection spéciale en Europe. Council of Europe, Strasbourg.

70. **Conn, P. B., L. L. Bailey, et J. R. Sauer. 2004a.** Indexes as surrogates to abundance for low abundance species, pp. 59-74. *In* W. L. Thompson [ed.], Sampling rare and elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters. Island Press, Washington, D.C., USA.

71. **Conn, P. B., W. L. Kendall, et M. D. Samuel. 2004b.** A general model for the analysis of mark-resight, mark-recapture, and band-recovery data under tag loss. *Biometrics* 60: 900-909.

72. **Conn, P. B., A. D. Arthur, L. L. Bailey, et G. R. Singleton 2006.** Estimating the abundance of mouse populations of known size: promises and pitfalls of new methods. *Ecological Applications* 16: 829-837.

73. **Cooch, E., et G. C. White. 2001.** An electronic handbook for program MARK. Colorado State University, Fort Collins, USA.

74. **Courchamp, F., T. Clutton-Brock, et B. Grenfell. 1999.** Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 405-410.

75. **Cullis, N. A., et J. W. Hargrove. 1972.** An automatic device for the study of tethered flight insects. *Bulletin of Entomological Research* 61: 533-537.

D

76. **Dajoz, R. 2007.** Les insectes et la forêt. Rôle et diversité dans le milieu forestier. 2ème édition. Lavoisier, Paris.

77. **Danielson-François, A., C. A. Fetterer, et P. D. Smallwood. 2002.** Body condition and mate choice in *Tetragnatha elongata* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology* 30: 20-30.

78. **Davies, Z. G., C. Tyler, G. B. Stewart, et A. S. Pullin. 2008.** Are current management recommendations for saproxylic invertebrates effective? A systematic review. *Biodiversity and Conservation* 17: 209-234.

79. **Davis, M. A. 1984.** The flight and migration ecology of the red milkweed beetle (*Tetraopes tetraophtalmus*). *Ecology* 65: 230-234.

80. **Davis, M. A. 1986.** Geographic patterns in the flight ability of a monophagous beetle. *Oecologia* 69: 407-412.

81. **Deffontaines, J. P., C. Thenail, et J. Baudry. 1995.** Agricultural systems and landscape patterns: how can we build a relationship? *Landscape and Urban Planning* 31: 3-10.

82. **den Boer, P. J. 1990.** The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. *Biological Conservation* 54: 175-192.

83. **Döhring, E. 1955.** Zur Biologie des Großen Eichenbockkäfers (*Cerambyx cerdo* L) unter besonderer Berücksichtigung der Populationsbewegungen im Areal. *Zeitschrift für angewandte Zoologie* 42: 251-373.

84. **Dubois, G. et V. Vignon 2008.** First results of radio-tracking of *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae) in French chestnut orchards. In: Vignon, V., Asmodé, J.-F. (Eds.), Proceedings of the 4th Symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles, Vivoin, Sarthe Department, France, June 27–29, 2006. *Revue d'Ecologie .–Terre Vie*, suppl. 10, pp. 131–138.

85. **Dubois, G., V. Vignon, H. Brustel, et P. Vernon. 2008.** Tree cavities quality may be of importance for the dispersal of straving adults of the Hermit Beetle, *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Scarabaeidae) - Oral session, 5th Conference on Saproxylic Beetles - Bridging the gap: Towards Landscape Conservation, June 14-16, 2008, Lüneburg, Germany.

86. **Dubois, G. F., P. Vernon, et H. Brustel. 2009a.** A Flight Mill for Large Beetles such as *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Cetoniidae), pp. 219-224. *In* J. Buse, K. N. A. Alexander, T. Ranius et T. Assman [eds.],

Saproxylic Beetles. Their Role and Diversity in European Woodland and Tree Habitats. Proceedings of the 5th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.

87. **Dubois, G. F., V. Vignon, Y. R. Delettre, Y. Rantier, P. Vernon, et F. Burel. 2009b.** Factors affecting the occurrence of the endangered saproxylic beetle *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Coleoptera: Cetoniidae) in an agricultural landscape. *Landscape and Urban Planning* 91: 152-159.

88. **Dunning, J. B., B. J. Danielson, et H. R. Pulliam. 1992.** Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175.

E

89. **Egert, M., B. Wagner, T. Lemke, A. Brune, et M. W. Friedrich. 2003.** Microbial Community Structure in Midgut and Hindgut of the Humus-Feeding Larva of *Pachnoda ephippiata* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Applied and Environmental Microbiology* 69: 6659-6668.

90. **Eigenbrod, F., S. J. Hecnar, et L. Fahrig. 2008.** Accessible habitat: an improved measure of the effects of habitat loss and roads on wildlife populations. *Landscape Ecology* 23: 159-168.

91. **Eisenach, H. 1883.** Verzeichnis der Fauna und Flora des Kreises Rotenburg a. d. F. 5. Klasse:Insecta. Kerbtiere. I. Ordnung: Coleoptera L. Käfer. Bericht det Wetterauischen Gesellschaft für die gesammte Naturkunde zu Hanau über den Zeitraum vom Januar 1879 bis 31. December 1882. *Naturgeschichtliche Mittheilungen aus dem Kreise Rotenburg* 1: 73-104.

92. **Emlen, S. T., et L. W. Oring. 1977.** Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.

93. **Engen, S., R. Lande, et B. E. Sæther. 2003.** Demographic stochasticity and Allee effect in populations with two sexes. *Ecology* 84: 2378-2386.

94. **Engen, S., T. H. Ringsby, B.-E. Sæther, R. Lande, H. Jensen, M. Lillegård, et H. Ellegren. 2007.** Effective size of fluctuating populations with two sexes and overlapping generations. *Evolution* 61: 1873-1885.

95. **European Red List. 2009.** The European Red List assessment of saproxylic beetles, http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/saproxylic_beetles.htm, 20/05/2009.

F

96. **Fabre, J.-H. 1925.** Souvenirs Entomologiques. Librairie Delagrave, Paris.

97. **Fadamiro, H. Y., et T. D. Wyatt. 1995.** Flight initiation by *Prostephanus truncatus* in relation to time of day, temperature, relative humidity and starvation. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75: 273-277.

98. **Fadamiro, H. Y., T. D. Wyatt, et M. C. Birch. 1996.** Flight activity of *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae) in relation to population density, resource quality, age, and sex. *Journal of Insect Behavior* 9: 339-351.

99. **Fahrig, L. 2007.** Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21: 1003-1015.

100. **Farr, I. J., E. D. Chesmore, D. Harvey, C. Hawes, et A. Gange. 2005.** Bioacoustic Detection and Recognition of Stag Beetle (Lucanus cervus) larvae underground using vibration sensors, Ento'05 Royal Entomological Society Annual Conference, University of Sussex.

101. **Feinstein, J. 2004.** DNA sequence from butterfly frass and exuviae. *Conservation Genetics* 5: 103-104.

102.**Féret, L. 1855.** Histoire du pommier et du cidre. Imprimeries Delos, Caen, cour de la monnaie.

103.**Ferraro, P. J., et S. K. Pattanayak. 2006.** Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. *PLoS Biol* 4: e105.

104.**Festa-Bianchet, M., J. M. Gaillard, et S. D. Côté. 2003.** Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology* 72: 640-649.

105.**Fischer, J., et D. B. Lindenmayer. 2000.** An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation* 96: 1-11.

106.**Fontaine, B., P. Bouchet, K. Van Achterberg, M. A. Alonso-Zarazaga, R. Araujo, M. Asche, U. Aspock, P. Audisio, B. Aukema, N. Bailly, M. Balsamo, R. A. Bank, P. Barnard, C. Belfiore, W. Bogdanowicz, T. Bongers, G. Boxshall, D. Burckhardt, J.-L. Camicas, P. Chylarecki, P. Crucitti, L. Deharveng, A. Dubois, H. Enghoff, A. Faubel, R. Fochetti, O. Gargominy, D. Gibson, R. Gibson, M. S. Gomez Lopez, D. Goujet, M. S. Harvey, K.-G. Heller, P. Van Helsdingen, H. Hoch, H. De Jong, Y. De Jong, O. Karsholt, W. Los, L. Lundqvist, W. Magowski, R. Manconi, J. Martens, J. A. Massard, G. Massard-Geimer, S. J. Mcinnes, L. F. Mendes, E. Mey, V. Michelsen, A. Minelli, C. Nielsen, J. M. Nieto Nafria, E. J. Van Nieukerken, J. Noyes, T. Pape, H. Pohl, W. De Prins, M. Ramos, C. Ricci, C. Roselaar, E. Rota, A. Schmidt-Rhaesa, H. Segers, R. Z. Strassen, A. Szeptycki, J.-M. Thibaud, A. Thomas, T. Timm, J. Van Tol, W. Vervoort, et R. Willmann. 2007.** The European union's 2010 target: Putting rare species in focus. *Biological Conservation* 139: 167-185.

G

107.**Gärdenfors, U. 2000.** Population Viability Analysis in the Classification of Threatened Species: Problems and Potentials. *Ecological Bulletins* 48: 181-190.

108.**Gaston, K. J. 1994.** Rarity. Chapman and Hall, London, UK.

109.**Gaston, K. J. 2000.** Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.

110.**Gaston, K. J., et W. E. Kunin. 1997.** Rare-common differences: an overview, pp. 12–29. *In* W. E. Kunin et K. J. Gaston [eds.], The biology of rarity: causes and consequences of rare-common differences. Chapman & Hall, London, U.K.

111.**Gibb, H., J. Hjältén, J. P. Ball, R. B. Pettersson, J. Landin, O. Alvini, et K. Danell. 2006a.** Wing loading and habitat selection in forest beetles: Are red-listed species poorer dispersers or more habitat-specific than common congenerics? *Biological Conservation* 132.

112.**Gibb, H., J. Hjalten, J. P. Ball, O. Atlegrim, R. B. Pettersson, J. Hilszczanski, T. Johansson, et K. Danell. 2006b.** Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography* 29: 191-204.

113.**Glaser, J. D. 1976.** The biology of *Dynastes tityus* (Linn.) in Maryland (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 30: 133-138.

114.**Glémin, S. 2003.** How are deleterious mutations purged? Drift versus nonrandom mating. *Evolution* 57: 2678-2687.

115.**Götmark, F., et M. Thorell. 2003.** Size of nature reserves: densities of large trees and dead wood indicate high value of small conservation forests in southern Sweden. *Biodiversity and Conservation* 12: 1271-1285.

116.**Grove, S. J. 2002a.** The influence of forest management history on the integrity of the saproxylic beetle fauna in an Australian lowland tropical rainforest. *Biological Conservation* 104: 149-171.

117.**Grove, S. J. 2002b.** Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 1-23.

118.**Guillemaud, T., L. Mieuzet, et J.-C. Simon. 2003.** Spatial and temporal genetic variability in French populations of the peach–potato aphid, *Myzus persicae*. *Heredity* 91: 143-152.

119.**Gutowski, J., et B. Jaroszwicz. 2001.** Catalogue of the fauna of Bialowieza primeval forest. Institut Badawczy Lesnictwa, Warsawa.

H

120.**Haddad, N. M., D. R. Bowne, A. Cunningham, B. J. Danielson, D. J. Levey, S. Sargent, et T. Spira. 2003.** Corridor use by diverse taxa. *Ecology* 84: 609-615.

121.**Halkka, A., et L. Lappalainen. 2001.** La protection des forêts en Europe, pp. 36, Rapport WWF, Paris.

122.**Hanski, I. 1999.** Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209-219.

123.**Hanski, I., et M. Gilpin. 1991.** Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.

124.**Hanski, I., et O. Ovaskainen. 2002.** Extinction Debt at Extinction Threshold. *Conservation Biology* 16: 666-673.

125.**Hanski, I., et O. Ovaskainen. 2003.** Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* 64: 119-127.

126.**Hanski, I., A. Moilanen, et M. Gyllenberg. 1996.** Minimum viable metapopulation size. *The American Naturalist* 147: 527-541.

127.**Hansson, L. 1991.** Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 89-103.

128.**Harris, J. A., et R. van Diggelen. 2006.** Ecological restoration as a project for global society. *In* J. van Andel et J. Aronson [eds.], Restoration Ecology. Blackwell publishing, Oxford, UK.

129.**He, F., et R. Condit. 2007.** The distribution of species: occupancy, scale, and rarity, pp. 32-50. *In* D. Storch, P. A. Marquet et J. H. Brown [eds.], Scaling Biodiversity. Cambridge University Press, Cambridge.

130.**Hedin, J. 2003a.** Metapopulation ecology of *Osmoderma eremita* - dispersal, habitat quality and habitat history, pp. 131, Department of Ecology. Lund University, Lund.

131.**Hedin, J. 2003b.** Verifying an extinction debt in *Osmoderma eremita*, pp. 125-131. *In* J. Hedin [ed.], Department of Ecology. Lund University, Lund.

132.**Hedin, J., et T. Ranius. 2002.** Using radio telemetry to study dispersal of the beetle *Osmoderma eremita*, an inhabitant of tree hollows. *Computers and Electronics in Agriculture* 35: 171-180.

133.**Hedin, J., et K. Mellbrand. 2003.** Population size of the threatened beetle *Osmoderma eremita* in relation to habitat quality, pp. 101-112. *In* J. Hedin [ed.], Department of Ecology. Lund University, Lund.

134.**Hedin, J., et H. G. Smith. 2003.** Spatial and temporal variation in body size of *Osmoderma eremita*, pp. 115-122. *In* J. Hedin [ed.], Department of Ecology. Lund University, Lund.

135.**Hedin, J., T. Ranius, S. Nilsson, et H. Smith. 2008.** Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodiversity and Conservation* 17: 675–684.

136.**Hellmann, J. J., S. B. Weiss, J. F. McLaughlin, C. L. Boggs, P. R. Ehrlich, A. E. Launer, et D. D. Murphy. 2003.** Do hypotheses from short-term studies hold in the long-term? An empirical test. *Ecological Entomology* 28: 74-84.

137.**Herzig, A. L. 1995.** Effects of population density on long-distance dispersal in the goldenrod beetle *Trirhabda virgata*. *Ecology* 76: 2044-2054.

138.**Hess, G. R., et R. A. Fischer. 2001.** Communicating clearly about conservation corridors. *Landscape and Urban Planning* 55: 195-208.

139.**Hoffmann, C. H. 1939.** The biology and taxonomy of the Nearctic species of *Osmoderma* (Col., Scarab.). *Annals of the Entomological Society of America* 32: 510-525.

140.**Holderegger, R., et H. H. Wagner. 2006.** A brief guide to Landscape Genetics. *Landscape Ecology* 21: 793–796.

141.**Holling, C. S. 1998.** Two cultures of ecology. *Conservation Ecology [online]* 2: 4. Available from the Internet. URL: http://www.consecol.org/vol2/iss2/art4/.

142.**Houck, M. A., et B. M. Oconnor. 1991.** Ecological and evolutionnary significance of phoresy in the astigmata. *Annual Review of Entomology* 36: 611-636.

143.**Hui, C., Z. Li, et D.-X. Yue. 2004.** Metapopulation dynamics and distribution, and environmental heterogeneity induced by niche construction. *Ecological Modelling* 177: 107-118.

144.**Humphry, S. J., et M. J. Linit. 1989.** Tethered flight of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) with respect to beetle age and sex. *Environmental Entomology* 18: 124-126.

145.**Huxel, g. R., et A. Hastings. 1999.** Habitat Loss, Fragmentation and Restoration. *Restoration Ecology* 7: 309-315.

I

146.**Ims, R. A., et D. O. Hjermann. 2001.** Condition-dependent dispersal, pp. 203-216. *In* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt et J. D. Nichols [eds.], Dispersal. Oxford University Press, Oxford, UK.

147.**IUCN. 1998.** IUCN guidelines for re-introductions. Prepared by the UICN/SSC Re-introduction Specialist Group, Gland, Suisse.

148.**IUCN. 2009.** IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. www.iucnredlist.org.

J

149.**Jakob, E. M., S. D. Marshall, et G. W. Uetz. 1996.** Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77: 61-67.

150.**James, P., B. Rayfield, A. Fall, M.-J. Fortin, et G. Farley. 2005.** Spatial graph algorithms to design reserve networks based on species' spatial requirements. *Geomatica* 59: 323-333.

151.**Jansson, N., T. Ranius, A. Larsson, et P. Milberg. 2009.** Boxes mimicking tree hollows can help conservation of saproxylic beetles, Habitat requirements and preservation of the beetle assemblages associated with hollow oaks. Doctoral thesis. Department of Physics, Chemistry and Biology, Division of Ecology, Linköping University, Linköping, Sweden.

152.**Javelle, A. 2007.** "Perceptions de la biodiversité par des agriculteurs sur une zone atelier du nord-est de la Bretagne et évaluation de leur rencontre avec des chercheurs en environnement" ou "La main et le stylo", pp. 354. Université de Rennes 1, Rennes.

153.**Jepson, P., et S. Canney. 2001.** Biodiversity hotspots: hot for what? *Global Ecology and Biogeography* 10: 225-227.

154.**Johnson, C. N. 2009.** Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276: 2509-2519.

155.**Jolly, G. M. 1965.** Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - Stochastic model. *Biometrika* 52: 225-247.

156.**Jonsell, M., et J. Weslien. 2003.** Felled or standing retained wood - it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 175: 425-435.

157.**Jonsson, B. G., N. Kruys, et T. Ranius. 2005.** Ecology of Species Living on Dead Wood – Lessons for Dead Wood Management. *Silva Fennica* 39: 289-309.

158.**Jonsson, M. 2003.** Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Ecological Entomology* 28: 159-167.

159.**Jönsson, N. 2003.** Situation and habitat preference of Hermit beetle, *Osmoderma eremita*, on the island Hallands Väderö. Dep. Entomologi, Swedish Univ. of Agricultural Sciences, Uppsala.

160.**Jönsson, N., M. Méndez, et T. Ranius. 2004.** Nutrient richness of wood mould in tree hollows with the Scarabaeid beetle *Osmoderma eremita*. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 79-82.

161.**Jordan, F. 2000.** A reliability-theory approach to corridor design. *Ecological Modelling* 128: 211-220.

162.**Juliano, S. A. 1986.** Food limitation of reproduction and survival for populations of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). *Ecology* 67: 1036-1045.

163.**Julliard, R. 2000.** Sex-specific dispersal in spatially varying environments leads to habitat-dependent evolutionarily stable offspring sex ratios. *Behavioral Ecology* 11: 421-428.

K

164.**Kelner-Pillault, S. 1967.** Etude écologique du peuplement entomologique des terreaux d'arbres creux. (Châtaigniers et saules). *Annales des Sciences Naturelles, Paris* 9: 1-228.

165.**Kendall, W. L., P. B. Conn, et J. E. Hines. 2006.** Combining multistate capture-recapture data with tag recoveries to estimate demographic parameters. *Ecology* 87: 169-177.

166.**Kim, K. W. 2000.** Dispersal behaviour in a subsocial spider: group conflict and the effect of food availability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 182-187.

167.**Kindlmann, P., S. Aviron, et F. Burel. 2005.** When is landscape matrix important for determining animal fluxes between resource patches? *Ecological Complexity* 2: 150-158.

168.**Kerth, G., et E. Petit. 2005.** Colonization and dispersal in a social species, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Molecular Ecology* 14: 3943-3950.

169.**Kingsland, S. E. 2002.** Creating a science of nature reserve design: perspectives from history. *Environnemental Modeling and Assessment* 7: 61-69.

170.**Kirby, K. J., et C. M. Drake. 1993.** Dead wood matters: the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain. English Nature Sciences.

171.**Klausnitzer, B. D., et F.-T. Krell. 1997.** 6. Überfamilie: Scarabaeoidea. Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 3. Band. Polyphaga Teil 2. Gustav Fischer Verlag, Jena - Stuttgart.

172.**Knisley, C. B., J. M. Hill, et A. M. Scherer. 2005.** Translocation of Threatened Tiger Beetle *Cicindela dorsalis dorsalis* (Coleoptera: Cicindelidae) to Sandy Hook, New Jersey;. *Annals of the Entomological Society of America* 98: 552-557.

173.**Kowalczyk, J. K., et C. Watala. 1988.** Interesujace chrzaszcze (Insecta, Coleoptera) na Wyzynie Lodzkiej [Interesting beetles (Insecta, Coleoptera) in Lodz Upland]. *Przeglad Zoologiczny* 32: 543-546.

174.**Krankina, O. N., et M. E. Harmon. 1995.** Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Water, Air & Soil Pollution* 82: 227-238.

175.**Kremen, C. 2005.** Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8: 468–479.

176.**Kunin, W. E., et K. J. Gaston. 1997.** The biology of rarity: causes and consequences of rare-common differences. Chapman & Hall, London.

177.**Kuussaari, M., I. Saccheri, M. Camara, et I. Hanski. 1998.** Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Oikos* 82: 384-392.

178.**Kvarnemo, C., et I. Ahnesjö. 1996.** The dynamics of operational sex ratio and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 404-408.

L

179.**Labandeira, C. 2006.** Silurian to triassic plant and hexapod clades and their Associations: new data, a review and interpretations. *Arthropods Systematics & Phylogeny* 64: 53-94.

180.**Lannér, J. 2003.** Landscape Openness: a Long-term Study of Historical Maps, Tree Densities, Tree Regeneration and Grazing Dynamics at Hallands Väderö, Department of Landscape planning. Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp.

181.**Larsen, T. H., N. M. Williams, et C. Kremen. 2005.** Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538–547.

182.**Larsson, M. C., J. Hedin, G. P. Svensson, T. Tolasch, et W. Francke. 2003.** Characteristic Odor of *Osmoderma eremita* Identified as a Male-Released Pheromone. *Journal of Chemical Ecology* 29: 575-587.

183.**Lawrence, W. S. 1987.** Effects of sex ratio on milkweed beetle emigration from host plant patches. *Ecology* 68: 539-546.

184.**Le Coeur, D., J. Baudry, F. Burel, et C. Thenail. 2002.** Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89: 23-40.

185.**Leather, S. R., K. F. A. Walters, et J. S. Bale. 1993.** The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, New York.

186.**Lebreton, J.-D., et R. Pradel. 2002.** Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29: 353-369.

187.**Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, et D. R. Anderson. 1992.** Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.

188.**Lee, P. C., S. Crites, M. Nietfeld, H. Van Nguyen, et J. B. Stelfox. 1997.** Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. *Ecological Applications* 7: 691-701.

189.**Legendre, S., J. Clobert, A. P. Møller, et G. Sorci. 1999.** Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations: the case of passerines introduced to New Zealand. *American Naturalist* 153: 449-463.

190.**Lemke, T., U. Stingl, M. Egert, M. W. Friedrich, et A. Brune. 2003.** Physicochemical conditions and microbial activities in the highly alkaline gut of the humus-feeding larva of *Pachnoda ephippiata* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Applied and Environmental Microbiology* 69: 6650-6658.

191.**Levins, R. 1969.** Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.

192.**Lindbladh, M., M. Niklasson, et S. G. Nilsson. 2003.** Long-time record of fire and open canopy in a high biodiversity forest in southeast Sweden. *Biological Conservation* 114: 231-243.

193.**Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, et C. F. Donnelly. 1997.** Decay and collapse of trees with hollows in eastern Australian forests: Impacts on arboreal marsupials. *Ecological Applications* 7: 625-641.

194.**Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, C. MacGregor, C. Tribolet, et C. F. Donnelly. 2001.** A prospective longitudinal study of landscape matrix effects on fauna in woodland remnants: experimental design and baseline data. *Biological Conservation* 101: 157-169.

195.**Lindhe, A., A. Lindelöw, et N. Asenblad. 2005.** Saproxylic beetles in standing dead wood - density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation* 14: 3033-3053.

196.**López-Pantoja, G., L. D. Nevado, et I. Sánchez-Osorio. 2008.** Mark-recapture estimates of the survival and recapture rates of *Cerambyx welensii* Küster (Coleoptera cerambycidae) in a cork oak dehesa in Huelva (Spain). *Central European Journal of Biology* 3: 431-441.

197.**Losey, J. E., et M. Vaughan. 2006.** The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience* 56: 311-323.

198.**Lu, Y., K. Wu, et Y. Guo. 2007.** Flight Potential of *Lygus lucorum* (Meyer-Dür) (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology* 36: 1007-1013.

199.**Luce, J.-M. 1995.** Écologie des cétoines (Insecta: Coleoptera) microcavernicoles de la forêt de Fontainebleau. Niches écologiques, relations interspécifiques et conditions de conservation des populations, 166 pp. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Paris.

200.**Luce, J.-M. 1996.** *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763), pp. 64-69. *In* P. J. van Helsdingen, L. Willemse et M. C. D. Speight [eds.], Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention. Part I: Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. Council of Europe, Strasbourg.

201.**Luce, J.-M. 1999.** Insectes saproxyliques et circulation routière: enjeux et perspectives, pp. 275-297, 3ème rencontre "Routes et Faune Sauvage". Ministère de l'Equipement, des transports et du Logement, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.

202.**Luce, J.-M. 2001.** La cétoine protégée *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) peut-elle être un outil de gestion de la biodiversité?, pp. 243-263. *In* J.-C. Robert, R. Guilbot, J.-L. Dommanget et H. Maurin [eds.], Inventaire et cartographie des invertébrés comme contribution à la gestion des milieux naturels français. Muséum National d'Histoire Naturelle, Besançon.

203.**Lumaret, J. P., et P. Tauzin. 1992.** Le genre *Propomacrus* Newman, 1837: données biologiques et morphologie larvaires. *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)* 19: 173-180.

M

204.**MA. 2005.** Millennium ecosystem assessment. Island Press.

205.**Mackenzie, D. I., J. D. Nichols, N. Sutton, K. Kawanishi, et L. L. Bailey. 2005.** Improving inferences in population studies of rare species that are detected imperfectly : The statistics of rarity. *Ecology* 86: 1101-1113.

206.**Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart, et P. Taberlet. 2003.** Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 189-197.

207.**Martin, O. 1993.** Fredede insekter i Danmark. Del 2: Biller knyttet til skov [Endangered insects in Denmark]. *Entomologiske Meddelselser* 61: 62-73.

208.**Martínez, M. I., et J. P. Lumaret. 2003.** Sexual dimorphism in the larvae of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Monografias S.E.A. Sociedad Entomólogica Aragonesa* 3.

209.**Matern, A., K. Desender, C. Drees, E. Gaublomme, W. Paill, et T. Assmann. 2009.** Genetic diversity and population structure of the endangered insect species *Carabus variolosus* in its western distribution range: Implications for conservation. *Conservation Genetics* 10: 391-405.

210.**Mattheck, C., K. Bethge, et P. W. West. 1994.** Breakage of hollow tree stems. *Trees - Structure and Function* 9: 47-50.

211.**McCarthy, M. A., S. J. Andelman, et H. P. Possingham. 2003.** Reliability of Relative Predictions in Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 17: 982-989.

212.**McKinney, M. L., et J. L. Lockwood. 1999.** Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 450-453.

213.**MEDD. 2007.** Arrêté du 23 avril 2007 fixant les listes des insectes protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection - NOR : DEVN0752762A. Journal Officiel De La République Française du 6 mai 2007.

214.**MEEDDAT. 2009.** Chapitre II (« Trame verte, trame bleue ») du projet de loi portant engagement national pour l'environnement, tel que soumis à délibération du conseil des ministres en 2009 après avis du Conseil d'État et examiné au Sénat le 12 janvier 2009.

215.**Mermet, L. 1992.** Stratégies pour la gestion de l'environnement. L'Harmattan, Paris, France.

216.**Mérot, P. 2006.** Les trois grandes fonctions de la haie champêtre sur le milieu physique - état des recherches, Premières Rencontres Nationales de la Haie Champêtre, Auch.

217.**Meyer-Berthaud, B., et A.-L. Decombeix. 2008.** L'évolution des permiers arbres : les stratégies dévoniennes. *Comptes Rendus Palevol* 8: 155-165.

218.**Mico, E., et E. Galante. 2003.** Larval morphology and biology of four Netocia and Potosia species (Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae: Cetoniinae). *European Journal of Entomology* 100: 131-142.

219.**Millán de la Peña, N., A. Butet, Y. Delettre, G. Paillat, P. Morant, L. Le Du, et F. Burel. 2003.** Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18: 265-278.

220.**Moe, B., et A. Botnen. 1997.** A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havra, Osteroy, western Norway. *Plant Ecology* 129: 157-177.

221.**Moilanen, A., et M. Nieminen. 2002.** Simple Connectivity Measures in Spatial Ecology. *Ecology* 83: 1131-1145.

222.**Müller, J., H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl, et P. Zabransky. 2005.** Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition [Urwaldrelikt-Arten - Xylobionte Käfer als Indikatoren für Strukturqualität und Habitattradition]. *Waldoekologie online* 2: 106-113.

N

223.**Nabuurs, G. J., R. Päivinen, R. Sikkema, et G. M. J. Mohren. 1997.** The role of European forests in the global carbon cycle—A review. *Biomass and Bioenergy* 13: 345-358.

224.**Nakashizuka, T. 1991.** Population dynamics of coniferous and broad-leaved trees in a Japanese temperate mixed forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 413-418.

225.**Nathan, R. 2001.** The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 481–483.

226.**Nathan, R., G. Perry, J. T. Cronin, A. E. Strand, et M. L. Cain. 2003.** Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103: 261-273.

227.**Nedved, O., et I. Hodek. 1995.** Confinement stimulates trivial flights in *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 92: 719-722.

228.**Nelder, J., et R. W. M. Wedderburn. 1972.** Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society Serie A* 135: 370-384.

229.**New, T. R. 2007.** Understanding the requirements of the insects we seek to conserve. *Journal of Insect Conservation* 11: 95-97.

230.**Nicolai, V. 1986.** The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia* 69: 148-160.

231.**Niklasson, M., et B. Drakenberg. 2001.** A 600-year tree-ring fire history from Norra Kvills National Park, southern Sweden: implications for conservation strategies in the hemiboreal zone. *Biological Conservation* 101: 63-71.

232.**Nilsson, S. G., et R. Baranowski. 1994.** Indicators of megatree continuity - Swedish distribution of click beetles (Coleoptera, Elateridae) dependent on hollow trees. *Entomologisk Tidskrift* 115: 81-97.

233.**Nilsson , S. G., U. Arup, R. Baranowski, et S. Ekman. 1994.** Tree-dependent lichens and beetles in old-fashioned agricultural landscapes. *Svensk Botanisk Tidskrift* 8: 1-12.

234.**Nordén, B., M. Ryberg, F. Gotmark, et B. Olausson. 2004.** Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation* 117: 1-10.

235.**Norton, R. A. 1973.** Phoretic Mites Associated with the Hermit Flower Beetle, *Osmoderma eremicola* Knoch (Coleoptera: Scarabaeidae). *American Midland Naturalist* 90: 447-449.

236.**Norton, T. 1996.** Conservation of biological diversity in temperate and boreal forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 85: 1-7.

O

237.**Oleksa, A., et R. Gawronski. 2008.** Influence of day time and weather conditions on the activity of the hermit beetle, *Osmoderma eremita* SCOP., and their consequences for monitoring. *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody* 27: 63-73.

238.**Oleksa, A., W. Ulrich, et R. Gawronski. 2007.** Host tree preferences of hermit beetles (*Osmoderma eremita* Scop., Coleoptera: Scarabaeidae) in a network of rural avenues in Poland. *Polish Journal of Ecology* 55: 315-323.

239.**ONF. 1993.** Instruction sur la prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière, Paris.

240.**Orlowski, G., et L. Nowak. 2007.** The importance of marginal habitats for the conservation of old trees in agricultural landscapes. *Landscape and Urban Planning* 79: 77-83.

$\mathcal{P}$

241.**Pageix, J. P. 1968.** Sur les Cétonides des Chênes creux à Fontainebleau, *L'Entomologiste* 24: 33-36.

242.**Paulian, R. 1988.** Biologie des Coléoptères. Editions Lechevalier, Paris.

243.**Paulian, R., et J. Baraud. 1982.** Lucanoidea et Scarabaeoidea. Lechevalier, Paris.

244.**Pawlowski, J. 1961.** Próchnojady blazkorozne w biocenozie lesnej Polski [Lamellicornes cariophages in forest biocenosis of Poland]. *Ekologia Polska Seria A* 9: 355-437.

245.**Peer, K., et M. Taborsky. 2004.** Female ambrosia beetles adjust their offspring sex ratio according to outbreeding opportunities for their sons. *Journal of Evolutionnary Biology* 17: 257-264.

246.**Pennington, R. T., Q. C. B. Cronk, et J. A. Richardson. 2004.** Introduction and synthesis: plant phylogeny and the origin of major biomes. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London (Series B)* 359: 1455-1464.

247.**Perrin, N., et V. Mazalov. 2000.** Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *American Naturalist* 155: 116-127.

248.**Petit, S., et F. Burel. 1998a.** Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 69: 243-252.

249.**Petit, S., et F. Burel. 1998b.** Connectivity in fragmented populations: Abax parallelepipedus in a hedgerow network landscape. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 321: 55-61.

250.**Pianka, E. R. 1970.** On r and K selection. *American Naturalist* 104: 592-597.

251.**Pimm, S. L., et J. H. Lawton. 1998.** Planning for biodiversity. *Science* 279: 2068-2069.

252.**Pointereau, P., et D. Bazile. 1995.** Arbres des champs - Haies, alignements, prés vergers ou l'art du bocage - Pour protéger, restaurer et gérer les arbres " hors la forêt ". Solagro. 131 pp.

253.**Pollock, K. H., H. Marsh, L. H. Bailey, G. L. Farnworth, T. R. Simons, et M. W. Alldredge. 2004.** Separating components of detection probability in abundance estimation: an overview with diverse examples, pp. 43-58. *In* W. L. Thompson [ed.], Sampling rare and elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters. Island Press, Washington, D.C., USA.

254.**Prugnolle, F., et T. de Meeus. 2002.** Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. *Heredity* 88: 161-165.

255.**Prunier, D. 1999.** Quelques observations sur la biologie d'*Osmoderma eremita* Scop.. *Le Coléoptériste* 35: 23-24.

256.**Puechmaille, S. J., et E. J. Petit. 2007.** Empirical evaluation of non-invasive capture–mark–recapture estimation of population size based on a single sampling session. *Journal of Applied Ecology* 44: 843-852.

257.**Purse, B. V., G. W. Hopkins, K. J. Day, et D. J. Thompson 2003.** Dispersal characteristics and management of a rare damselfly. *Journal of Applied Ecology* 40: 716-728.

258.**Pyle, R., M. Bentzien, et P. Opler. 1981.** Insect Conservation. *Annual Review of Entomology* 26: 233-258.

Q

259.**Quinn, J. F., et S. P. Harrison. 1988.** Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness - evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* 75: 132-140.

R

260.**Ranius, T. 2000.** Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Animal Conservation* 3: 37-43.

261.**Ranius, T. 2001.** Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia* 126: 208-215.

262.**Ranius, T. 2002a.** *Osmoderma eremita* as an indicator of species richness of beetles in tree hollows. *Biodiversity and Conservation* 11: 931-941.

263.**Ranius, T. 2002b.** Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biological Conservation* 103: 85-91.

264.**Ranius, T. 2002c.** Population ecology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. *Animal Biodiversity and Conservation* 25: 53-68.

265.**Ranius, T. 2006.** Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology* 48: 177-188.

266.**Ranius, T. 2007.** Extinction risks in metapopulations of a beetle inhabiting hollow trees predicted from time series. *Ecography* 30: 716-726.

267.**Ranius, T., et S. G. Nilsson. 1997.** Habitat of *Osmoderma eremita* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae), a beetle living in hollow trees. *Journal of Insect Conservation* 1: 193-204.

268.**Ranius, T., et N. Jansson. 2000.** The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation* 95: 85-94.

269.**Ranius, T., et J. Hedin. 2001.** The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia* 126: 363-370.

270.**Ranius, T., et N. Jansson. 2002.** A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks. *Biodiversity and Conservation* 11: 1759-1771.

271.**Ranius, T., et J. Hedin. 2004.** Hermit beetle (*Osmoderma eremita*) in a fragmented landscape: predicting occupancy patterns, pp. 162-170. *In* H. R. Akçakaya, M. A. Burgman, O. Kindvall, C. C. Wood, P. Sjögren–Gulve, J. S. Hatfield et M. A. McCarthy [eds.], Species conservation and management: case studies. Oxford University Press, New York.

272.**Ranius , T., et L. Fahrig. 2006.** Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21: 201-208.

273.**Ranius, T., M. Niklasson, et N. Berg. 2009a.** Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management* 257: 303-310.

274.**Ranius, T., G. P. Svensson, N. Berg, M. Niklasson, et M. C. Larsson. 2009b.** The successional change of hollow oaks affects their suitability for an inhabiting beetle, *Osmoderma eremita*. *Annales Zoologici Fennici* 46: 205-216.

275.**Ranius, T., L. O. Aguado, K. Antonsson, P. Audisio, A. Ballerio, G. M. Carpaneto, K. Chobot, B. Gjurašin, O. Hanssen, H. Huijbregts, F. Lakatos, O. Martin, Z. Neculiseanu, N. B. Nikitsky, W. Paill, A. Pirnat, V. Rizun, A. Ruicanescu, J. Stegner, I. Süda, P. Szwalko, V. Tamutis, D. Telnov, V. Tsinkevich, V. Versteirt, V. Vignon, M. Vögeli, et P. Zach. 2005.** *Osmoderma eremita* (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) in Europe. *Animal Biodiversity and Conservation* 28: 1-44.

276.**Raphael, M. G., R. Molina, et N. Molina. 2007.** Conservation of Rare or Little-Known Species - Biological, Social and Economic Considerations. Island Press.

277.**R-Development-Core-Team 2007.** R: A language and environment for statistical computing computer program, version By R-Development-Core-Team, Vienna, Austria.

278.**Read, H. J. 1991.** Pollard and veteran tree management. Corporation of London.

279.**Rebis, M. 1998.** Zmiany liczebnoœci i rozmieszczenie oraz elementy biologii rozrodu kraski (*Coracias garrulus*) w Puszczy Kozienickiej. *Kulon* 3: 67-75.

280.**Reich, P. B., B. D. Kloeppel, D. S. Ellsworth, et M. B. Walters. 1995.** Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104: 24-30.

281.**Remmert, H. 1991.** The mosaïc cycle concept of ecosystems. Springer, Berlin.

282.**Renault, D., P. Vernon, et G. Vannier. 2005.** Critical thermal maximum and body water loss in first instar larvae of three Cetoniidae species (Coleoptera). *Journal of Thermal Biology* 30: 611-617.

283.**Renault, D., T. Hance, G. Vannier, et P. Vernon. 2003.** Is body size an influential parameter in determining the duration of survival at low temperatures in *Alphitobius diaperinus* Panzer (Coleoptera: Tenebrionidae)? *Journal of Zoology* 259: 381-388.

284.**Riecken, U., et U. Raths. 1996.** Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici* 33: 109-106.

285.**Riley, J. R., M. C. A. Downham, et R. J. Cooter. 1997.** Comparison of the performance of *Cicadulina* leafhoppers on flight mills with that to be expected in free flight. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83: 317-322.

286.**Rink, M., et U. Sinsch. 2007.** Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles: implications for conservation. *Journal of Zoology* 272: 235–243.

287.**Roberge, J.-M., et P. Angelstam. 2004.** Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* 18: 76-85.

288.**Rodrigues, A. S. L., J. D. Pilgrim, J. F. Lamoreux, M. Hoffmann, et T. M. Brooks. 2006.** The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 71-76.

289.**Rosenzweig, M. L. 1995.** Species Diversity in Space and Time. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

290.**Rosenzweig, M. L. 2003.** Win-win ecology. How Earth's species can survive in the midst of human enterprise. Oxford University Press, Oxford, UK.

291.**Rosenzweig, M. L., et M. V. Lomolino. 1997.** Who gets the short bits of the broken stick?, pp. 63 – 90. *In* W. E. Kunin et K. J. Gaston [eds.], The biology of rarity: causes and consequences of rare-common differences. Chapman & Hall, London.

292.**Rowley, W. A., C. L. Graham, et R. E. Williams. 1968.** A flight mill system for the laboratory study of mosquito flight. *Annals of the Entomological Society of America* 61: 1507-1514.

293.**Rukke, B. A., et F. Mitgaard. 1998.** The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. *Ecography* 21: 561-572.

S

294.**Safranyik, L. 1976.** Size and sex related emergence and survival in cold storage of mountain pine beetle adults. *The Canadian Entomologist* 108: 209-212.

295.**Safranyik, L., Silversides, L. H. McMullen, et D. A. Linton. 1989.** An empirical approach to modeling the local dispersal of the mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae* Hopk) (Col, Scolytidae) in relation to sources of attraction, wind direction and speed. *Journal of Applied Entomology* 108: 498-511.

296.**Samways, M. J. 2006.** Insect Extinctions and Insect Survival. *Conservation Biology* 20: 245-246.

297.**Samways, M. J. 2007.** Insect Conservation: A Synthetic Management Approach. *Annual Review of Entomology* 52: 465-487.

298.**Sane, S. P., et N. P. Jacobson. 2006.** Induced airflow in flying insects II. Measurement of induced flow. *Journal of Experimental Biology* 209: 43-56.

299.**SAS-Institute-Inc. 2004.** SAS/STAT® Software: Version 9 computer program, version By SAS-Institute-Inc., Cary, NC.

300.**Schaffrath, U. 2003.** Zur Lebensweise, Verbreitung und Gefärdung von *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Coleoptera; Scarabaeoidea, Cetoniidae, Trichiinae), Teil 1 und 2. *Philippia* 10: 157-336.

301.**Schaub, M., R. Pradel, et J.-D. Lebreton. 2004.** Is the reintroduced white stork (*Ciconia ciconia*) population in Switzerland self-sustainable? *Biological Conservation* 119: 105-114.

302.**Schermann, N., et J. Baudry. 2002.** Analyse descriptive multi-échelle de la structure d'un paysage - Application à la mosaïque d'occupation du sol d'un territoire agricole dans le bocage breton. *Revue internationale de géomatique* 12: 1-18.

303.**Schroeder, L. M., T. Ranius, B. Ekbom, et S. Larsson. 2007.** Spatial occurrence of a habitat-tracking saproxylic beetle inhabiting a managed forest landscape. *Ecological Applications* 17: 900-909.

304.**Schtickzelle, N., J. Choutt, P. Goffart, V. Fichefet, et M. Baguette. 2005.** Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation* 126: 569-581.

305.**Schweiger, O., J. P. Maelfait, W. Wingerden, F. Hendrickx, R. Billeter, M. Speelmans, I. Augenstein, B. Aukema, S. Aviron, D. Bailey, R. Bukacek, F. Burel, T. Diekotter, J. Dirksen, M. Frenzel, F. Herzog, J. Liira, M. Roubalova, et R. Bugter. 2005.** Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42: 1129-1139.

306.**Seber, G. A. F. 1965.** A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249-259.

307.**Seddon, P. J. 1999.** Persistence without intervention: assessing success in wildlife reintroductions. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 503.

308.**Sedgeley, J. A. 2001.** Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 38: 425-438.

309.**Seger, J., et J. W. Stubblefield. 2002.** Models of sex-ratio evolution, pp. 2-25. *In* I. C. W. Hardy et I. Hardy [eds.], Sex ratios - concepts and research methods. Cambridge university press.

310.**Siitonen, J., et L. Saaristo. 2000.** Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation* 94: 211-220.

311.**Simberloff, D. 1998.** Flagships, umbrellas, and keystones: is single species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247–257.

312.**Slotte, H. 1993.** Pollards in Aaland, SW Finland. *Svensk Botanisk Tidskrift* 87: 283-304.

313.**Smith, H. W., et M. M. Furniss. 1966.** An automatically recording insect flight mill. *The Canadian Entomologist* 98: 249-252.

314.**Snyder, S., R. G. Haight, et C. S. ReVelle. 2004.** A scenario optimization model for dynamic reserve site selection. *Environnemental Modeling and Assessment.* 9: 179-187.

315.**Speight, M. C. D. 1989.** Les invertébrés saproxyliques et leur protection. Conseil de l'Europe, Strasbourg.

316.**Sprecher, E. 2008.** Der Juchtenkäfer oder Eremit *Osmoderma eremita* (Coleoptera Scarabaeidae, Cetoniinae) am Allschwiler Bachgraben bei Basel. *Entomo Helvetica* 1: 129-134.

317.**Starzyk, J. R., et Z. Witkowski. 1986.** Dependence of the sex ratio of cerambycid beetles (Col Cerambycidae) on the size of their host trees. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 101: 140-146.

318.**Steffen, W., A. Sanderson, P. Tyson, J. Jäger, P. Matson, B. I. Moore, F. Oldfield, K. Richardson, H.-J. Schellnhuber, B. I. Turner, et R. Wasson. 2004.** Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure. Springer, Berlin.

319.**Stegner, J. 2002.** Der Eremit, *Osmoderma eremita* (SCOPOLI, 1763) (Col., Scarabaeidae), in Sachsen: Anforderungen an Schutzmassnahmen für eine prioritäre Art des FFH-Richtlinie [The Hermit Beetle *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Col. Scarabaeidae) in Saxony: Required protective measures for a priority species in the sense of the habitats-directive]. *Entomologische Nachrichten und Berichte* 46: 213-238.

320.**Stegner, J. 2004.** Bewertungsschema für den Erhaltungszustand von Populationen des Eremiten (*Osmoderma eremita*) [The Hermit Beetle: Evaluation Scheme for a Priority Species of Annexes II and IV of the Habitats Directive]. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 36: 270-276.

321.**Stephens, P. A., et W. Sutherland. 2000.** Vertebrate mating systems, Allee effects and conservation, pp. 186-213. *In* M. Apollonio, M. Festa-Bianchet et D. Mainardi [eds.], Vertebrate Mating Systems. World Scientific Publishing, London, UK.

322.**Suárez-Seoane, S., et J. Baudry. 2002.** Scale dependence of spatial patterns and cartography on the detection of landscape change: relationships with species' perception. *Ecography* 25: 499-511.

323.**Sundström, L., L. Keller, et M. Chapuisat. 2003.** Inbreeding and sex-biased gene flow in the ant *Formica exsecta*. *Evolution* 57: 1552-1561.

324.**Sutcliffe, O. L., V. Bakkestuen, G. Fry, et O. E. Stabbetorp. 2003.** Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning* 63: 15-31.

325.**Sutherland, W. J., W. M. Adams, R. B. Aronson, R. Aveling, T. M. Blackburn, S. Broad, G. Ceballos, I. M. Côté, R. M. Cowling, G. A. B. Da Fonseca, E. Dinerstein, P. J. Ferraro, E. Fleishman, C. Gascon, M.**

Hunter Jr., J. Hutton, P. Kareiva, A. Kuria, D. W. Macdonald, K. Mackinnon, F. J. Madgwick, M. B. Mascia, J. McNeely, E. J. Milner-Gulland, S. Moon, C. G. Morley, S. Nelson, D. Osborn, M. Pai, E. C. M. Parsons, L. S. Peck, H. Possingham, S. V. Prior, A. S. Pullin, M. R. W. Rands, J. Ranganathan, K. H. Redford, J. P. Rodriguez, F. Seymour, J. Sobel, N. S. Sodhi, A. Stott, K. Vance-Borland, et A. R. Watkinson. 2009. One Hundred Questions of Importance to the Conservation of Global Biological Diversity. *Conservation Biology* 23: 557-567.

326.**Svensson, G. P., et M. C. Larsson. 2008.** Enantiomeric Specificity in a Pheromone–Kairomone System of Two Threatened Saproxylic Beetles, *Osmoderma eremita* and *Elater ferrugineus*. *Journal of Chemical Ecology* 34: 189-197.

327.**Svensson, G. P., M. C. Larsson, et J. Hedin. 2003.** Air sampling of its pheromone to monitor the occurrence of *Osmoderma eremita*, a threatened beetle inhabiting hollow trees. *Journal of Insect Conservation* 7: 189-198.

328.**Svensson, G. P., M. C. Larsson, et J. Hedin. 2004.** Attraction of the Larval Predator *Elater ferrugineus* to the Sex Pheromone of Its Prey, *Osmoderma eremita*, and Its Implication for Conservation Biology. *Journal of Chemical Ecology* 30: 353-363.

329.**Sweetman, H., et M. Hatch. 1927.** Biological note on *Osmoderma* with a new species of Ptiliidae from pupal case (Coleoptera). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 22: 264-265.

330.**Szanser, M. 2000.** Effect of macroarthropods patrolling soil surface on decomposition rate of grass litter (*Dactylis glomerata*) in a field experiment. *Polish Journal of Ecology* 48: 283-297.

$\mathcal{T}$

331.**Tauzin, P. 1994.** Le genre *Osmoderma* Le Peletier et Audinet-Serville 1828 (Coleopt., Cetoniidae, Trichiinae, Osmodermatini). Systématique, biologie et distribution. (Deuxième partie), pp. 217-242, L'Entomologiste.

332.**Tauzin, P. 2005.** Ethology and distribution of the “Hermit beetle” in France (Coleoptera, Cetoniidae, Trichiinae, Osmodermatini). *Cetoniimania* 4: 131-153.

333.**Taylor, B. L. 1995.** The Reliability of Using Population Viability Analysis for Risk Classification of Species. *Conservation Biology* 9: 551-558.

334.**Tenenbaum, S. 1913.** Chrzaszcze (Coleoptera) zebrane w Ordynacyi Zamojskiej w gub. [In Polish]. *Lubelskiej. Pam. Fizyogr.* 21: 1-72.

335.**Terrasson, F. 1987.** Le bocage Européen, Gestion du patrimoine naturel de l'Europe - Vingt-cinq années d'activité. Conseil de L'Europe - Division de la protection et de la gestion de l'envrionnement, Strasbourg.

336.**Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielborger, M. C. Wichmann, M. Schwager, et F. Jeltsch. 2004.** Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.

337.**The Council of the European Communities. 2004.** Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora, 1992L0043 - 01/ 05/2004. Office for Official Publications of the European Communities.

338.**Thenail, C. 2002.** Relationships between farm characteristics and the variation of the density of hedgerows at the level of a micro-region of bocage landscape. Study case in Brittany, France. *Agricultural Systems* 71: 207-230.

339.**Thomas, C. D. 1994.** Extinction, colonization, and metapopulations: environmental tracking by rare species. *Conservation Biology* 8: 373-378.

340.**Thomas, J. A., M. G. Telfer, D. B. Roy, C. D. Preston, J. J. D. Greenwood, J. Asher, R. Fox, R. T. Clarke, et J. H. Lawton. 2004.** Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and the Global Extinction Crisis. *Science* 303. no. 5665, pp. 1879 - 1881: 1879-1881.

341.**Tilman, D. 1999.** The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80: 1455–1474.

342.**Tilman, D., C. L. Lehman, et C. Yin. 1997.** Habitat Destruction, Dispersal, and Deterministic Extinction in Competitive Communities. *American Naturalist* 149: 407-435.

343.**Trakhtenbrot, A., R. Nathan, G. Perry, et D. M. Richardson. 2005.** The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11: 173-181.

344.**Turner, M. G., R. V. O'Neill, R. H. Gardner, et B. T. Milne. 1989.** Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology* 3: 153-162.

U

345.**Ulrich, W. 2007.** Body weight distributions of central European Coleoptera. *European Journal of Entomology* 104: 769–776.

346.**UNEP. 2002.** United Nations Environment Programme. The Hague Ministerial Declaration of the Conference of Parties to the Convention on Biological Diversity. (Convention on Biological Diversity, 2002).

V

347.**Vallauri, D., J. André, B. Dodelin, R. Eynart-Machet, et D. Rambaud. 2005.** Bois mort et à cavités - une clé pour des forêts vivantes. Lavoisier, Paris.

348.**Vallet, D., E. J. Petit, S. Gatti, F. Levréro, et N. Ménard. 2008.** A new 2CTAB/PCI method improves DNA amplification success from faeces of Mediterranean (Barbary macaques) and tropical (lowland gorillas) primates. *Conservation Genetics* 9: 677-680.

349.**Van Helsdingen, P. J., L. Willemse, et M. C. D. Speight. 1996.** Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention. Part 1 - Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera. Council of Europe Publishing.

350.**van Wieren, S. E. 2006.** Populations: re-introductions. *In* J. van Andel et J. Aronson [eds.], Restoration ecology, the new frontier. Blackwell publishing, Oxford, UK.

351.**Vera, F. W. M. 2000.** Grazing Ecology and Forest History. CABI, Wallingford.

352.**Verheyen, K., et M. Hermy. 2001.** The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. *Journal of Ecology* 89: 829-840.

353.**Vernon, P., et G. Vannier. 2001.** Freezing susceptibility and freezing tolerance in Palaearctic Cetoniidae (Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology* 79: 67-74.

354.**Vignon, V., et P. Orabi. 2003.** Exploring the hedgerows network in the west of France for the conservation of saproxylic beetles (*Osmoderma eremita, Gnorimus variabilis, Lucanus cervus, Cerambyx cerdo*), pp. 36-38. *In* C. P. Bowen [ed.], Proceedings of the second pan–European conference on saproxylic beetles. People's Trust for Endangered Species, Royal Holloway, University of London.

355.**Vignon, V., J.-F. Asmodé, et P. Rapaport. 2005.** Heterogeneity of the spatial distribution of *Osmoderma eremita* (Scopoli) populations in a hedgerow network (France, Normandy), pp. 109-115. *In* M. V. L. Barclay et

D. Telnov [eds.], Proceedings of the 3rd symposium and workshop on the conservation of saproxylic beetles. Latvijas entomologs, Supplementum VI, Riga / Latvia.

356.**Vögeli, M. 2003.** Der Eremit (*Osmoderma eremita*) in der Schweiz – eine naturschutzorientierte Analyse von Verbreitung und Habitat, pp. 53. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich.

357.**Vogt, J. T., A. G. Appel, et M. S. West. 2000.** Flight energetics and dispersal capability of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Journal of Insect Physiology* 46: 697-707.

358.**Vogt, K. A., C. C. Grier, et D. J. Vogt. 1986.** Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground deritus of world forests. *Advances in Ecological Research* 15: 303-317.

W

359.**Walpole, M. J., et N. Leader-Williams. 2002.** Tourism and flagship species in conservation. *Biodiversity and Conservation* 11: 543-547.

360.**Webb, N. R. 1995.** A study of biotopes and habitats losing wildlife interest as a result of ecological succession. Report No. T-PVS (95) 18. Council of Europe, Strasbourg.

361.**Weisdorf, J. L. 2005.** From Foraging to Farming: Explaining the Neolithic Revolution. *Journal of Economic Surveys* 19: 561-586.

362.**Weissling, T. J., R. M. Giblin-Davis, B. J. Center, et T. Hiyakawa. 1994.** Flight behavior and seasonal trapping of *Rhynchophorus cruentatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87: 641-647.

363.**White, G. C. 2005.** Correcting wildlife counts using detection probabilities. *Wildlife Research* 32: 211-216.

364.**White, G. C., et K. P. Burnham. 1999.** Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.

365.**White, J. A., P. Ganter, R. McFarland, N. Stanton, et M. Lloyd. 1983.** Spontaneous, field tested and tethered flight in healthy and infected *Magicicada septendecim* L. *Oecologia* 57: 281-286.

366.**Whitehead, P. F. 2003a.** The noble chafer *Aleurostictus nobilis* (L., 1758) (Col., Scarabaeidae) in Britain, pp. 17-31. *In* C. P. Bowen [ed.], Proceedings of the second pan–European conference on saproxylic beetles. People's Trust for Endangered Species, Royal Holloway, University of London.

367.**Whitehead, P. F. 2003b.** Current knowledge of the violet click beetle *Limoniscus violaceus* (P.W.J. Müller, 1821) (Col., Elateridae) in Britain, pp. 57-65. *In* C. P. Bowen [ed.], Proceedings of the second pan–European conference on saproxylic beetles. People's Trust for Endangered Species, Royal Holloway, University of London.

368.**Williams, B. K., J. D. Nichols, et M. J. Conroy. 2002.** Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making. Academic Press, New York.

369.**Williams, W. I., et I. C. Robertson. . 2008.** Using Automated Flight Mills to Manipulate Fat Reserves in Douglas-fir Beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental Entomology* 37: 850-856.

370.**Wu, H., K. Wu, D. Wang, et Y. Guo. 2006.** Flight Potential of Pink Bollworm, *Pectinophora gossypiella* Saunders (Lepidoptera: Gelechiidae). *Environmental Entomology* 35: 887-893.

371.**Wu, J., D. E. Jelinski, M. Luck, et P. T. Tueller. 2000.** Multiscale analysis of landscape heterogeneity: scale variance and pattern metrics. *Geographical Information Science* 6: 6-19.

X, Y, Z

372.**Ziv, Y. 1998.** The effect of habitat heterogeneity on species diversity patterns: a community-level approach using an object-oriented landscape simulation model (SHALOM). *Ecological Modelling* 111: 135-170.

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE 1

1 CONTEXTE GENERAL 3

1.1 La crise de la biodiversité chez les insectes 3

1.2 Une approche de la conservation de la biodiversité par la prise en compte des services écologiques 5

1.3 L'importance des espèces rares dans la conservation de la biodiversité 6
1.3.1 Les caractéristiques de l'habitat des espèces rares 7
1.3.2 Espèces rares et dynamique en métapopulation 7
1.3.3 Les caractéristiques de la dispersion des espèces rares 8

1.4 La hiérarchisation des priorités en conservation 9

2 LES FORETS TEMPEREES CADUCIFOLIEES ET LES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES 9

2.1 La forêt : un enjeu pour la conservation de la biodiversité 10
2.1.1 Hétérogénéité des forêts primaires et biodiversité 10
2.1.2 Facteurs déterminants de l'hétérogénéité des forêts 11
2.1.3 L'influence de ces facteurs sur le fonctionnement des populations d'insectes 12

2.2 Le bois mort : un compartiment essentiel des forêts 12
2.2.1 Formation et diversité des microhabitats liés au bois mort 12
2.2.2 La décomposition du bois mort par les espèces saproxyliques saproxylophages 14

3 LES PERTURBATIONS ANTHROPIQUES DES FORETS ET LEURS CONSEQUENCES SUR LES PEUPLEMENTS DE COLEOPTERES SAPROXYLIQUES 16

3.1 Bref historique de l'impact de l'homme sur les forêts primaires en Europe 16

3.2 Les principales conséquences des perturbations anthropiques sur les forêts et la persistance des espèces saproxyliques 17
3.2.1 Homogénéisation des forêts et diminution du compartiment « bois mort » 17
3.2.2 Fragmentation des forêts 18
3.2.3 Apparition de nouvelles structures paysagères liées aux forêts 18

3.3 Les enjeux de conservation des coléoptères saproxyliques 19

***4 OSMODERMA EREMITA* : UN EMBLEME POUR LA CONSERVATION DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES 20**

4.1 Contexte de l'étude 20

4.2 Brève présentation de l'espèce 21

4.3 Problématiques abordées 22

METHODOLOGIE GENERALE 25

1 COLLECTE DES DONNEES 27

1.1 Zones d'étude 27

1.2 Relevés spatialisés 27
1.2.1 Géolocalisation 27
1.2.2 Photo-interprétation 28

1.3 Recherche de populations pour les suivis démographiques 28
1.3.1 Demandes d'autorisations préfectorales et auprès des propriétaires 28
1.3.2 Méthodes de prospection 29
1.3.2.1 Techniques d'accès aux cavités d'arbres 29
1.3.2.2 Recherche d'indices de présence 30

2 SUIVI DEMOGRAPHIQUE 32

2.1 Capture-marquage-recapture 32
2.1.1 Méthodes de capture et de marquage 32
2.1.2 Organisation des suivis 33
2.1.2.1 Limitation du nombre de cavités suivies 33
2.1.2.2 Période de suivi 34
2.1.2.3 Suivi pluriannuel 34

2.2 Biométrie 34

2.3 Etude de la dispersion : suivi in natura et expérimentations contrôlées en laboratoire 35
2.3.1 Pistage-radio in natura 35
2.3.1.1 Intérêt de la méthode 35
2.3.1.2 Matériel utilisé 35
2.3.1.3 Choix des individus à équiper 37
2.3.1.4 Recherche des individus équipés 37
2.3.2 Expérimentations contrôlées en laboratoire à l'aide d'un manège de vol 38

3 ANALYSE DES DONNEES 38

3.1 Analyse paysagère multi-échelle 38

3.2 Indice de condition corporelle 38

3.3 Analyses statistiques 39
3.3.1 LM, GLM et GLMM 39
3.3.2 Modèles CMR 40

CHAPITRE I – SYNTHESE DES CONNAISSANCES SUR LE GENRE *OSMODERMA* EN EUROPE 43

1 TAXONOMY AND PHYLOGEOGRAPHY 47

2 PALAEODISTRIBUTION 47

3 CHOROLOGY 47

4 BIOLOGICAL CYCLE 48

4.1 Egg stage 48

4.2 Larval stage 48
4.2.1 Morphology 48
4.2.2 Development 51
4.2.2.1 Development time 51
4.2.2.2 Factors affecting development 51
4.2.3 Microhabitat 52
4.2.3.1 Host tree hollow 52
4.2.3.2 Host tree species 53
4.2.3.3 Host tree health 53
4.2.4 Behaviour 54
4.2.4.1 Locomotion 54
4.2.4.2 Movements 54
4.2.4.3 Pupation 54
4.2.5 Diet 55
4.2.6 Physiology 56
4.2.6.1 Extreme temperature resistance 56
4.2.6.2 Digestion 56

4.3 Adult stage 57
4.3.1 Morphology 57
4.3.1.1 Sexual dimorphism 57
4.3.1.2 Body size 57
4.3.1.3 Wing morphology and flight description 58
4.3.2 Emergence 59
4.3.3 Adult life-span 59
4.3.4 Adult diet 59
4.3.5 Nycthemeral rhythm of activity 60
4.3.6 Reproduction 60
4.3.6.1 Mating 60
4.3.6.2 Laying 60
4.3.6.3 Clutch size 61
4.3.7 Dispersal 61
4.3.8 Pheromone 61

5 LANDSCAPE SCALE HABITAT 62

5.1 Anthropic habitats 62

5.2 Landscape openness 62

6 POPULATION DYNAMICS 63

6.1 Population size per tree hollow 63

6.2 Larval population density 63

6.3 Tree hollows occupancy rate 63

6.4 Sex-ratio 63

6.5 Metapopulation structure 64

7 SYNECOLOGY 64

7.1 Predation 64

7.2 Interspecific competition 65

7.3 Intraspecific competition 65

7.4 Associated species 66
7.4.1 Associated beetles 66
7.4.2 Phoresy 66

7.5 Ecosystem engineer role 66

CHAPITRE II – FACTEURS INFLUENÇANT LA PRESENCE D'*OSMODERMA EREMITA* DANS UN PAYSAGE AGRICOLE 69

CHAPITRE III – CAPACITES DE DISPERSION D'*OSMODERMA EREMITA* 81

III.A UN MANEGE DE VOL POUR LES GRANDS COLEOPTERES TELS QU'*OSMODERMA EREMITA* (COLEOPTERA: CETONIIDAE) 85

III.B CAPACITES DE VOL ET COMPORTEMENT SEXE-BIAISE PRECEDANT LA DISPERSION D'*OSMODERMA EREMITA* 93

1 INTRODUCTION 98

2 MATERIALS AND METHODS 99

2.1 Study species 99

2.2 Body condition index 100

2.3 Tethered Flight Experiment 101
2.3.1 Individual collecting 101
2.3.2 Experiment 101
2.3.3 Flight parameters 102

2.4 Pre-dispersal behavior and body condition in nature 102

2.5 Statistical analyses 103
2.5.1 Tethered flight experiments 103
2.5.2 Field sampling experiments 103

3 RESULTS 104

3.1 Tethered flight experiment 104
3.1.1 Using the first trial only 104
3.1.2 Using the repeated trials 107

3.2 Pre-dispersal behavior 109

4 DISCUSSION 111

4.1 Flight capacity of *O. eremita* 111

4.2 Sex and body condition interaction on flight capacity and pre-dispersal behavior 112

CHAPITRE IV – PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DES SEXES D'UNE ESPECE D'INSECTE DISCRETE : IMPLICATIONS POUR LES METHODES DE SUIVI 117

1 INTRODUCTION 122

2 MATERIALS AND METHODS 124

2.1 Study species and study sites 124

2.2 Monitoring 124
2.2.1 Mark-release-recapture 124
2.2.2 Radio-tracking 125

2.3 Survival and recapture estimates 125
2.3.1 General notations 125
2.3.2 Model selection approach 126
2.3.3 Sex effect 126
2.3.4 Region and year effects 127
2.3.5 Goodness-of-fit testing 127

2.4 Population size estimate 127

2.5 Assessing sampling bias in radio-tracking survey 128

3 RESULTS 130

3.1 Survival and recapture 130
3.1.1 Goodness-of-fit testing and ĉ estimates 130
3.1.2 Model selection 131
3.1.2.1 Sex effect 131
3.1.2.2 Region and year effect 132

3.2 Population size estimates 135

3.3 Representativeness of radio-tracking 141

3.4 Comparison of biometrics of transmitter equipped and unequipped individuals 141

3.5 Mark-release-recapture models with covariates 143

4 DISCUSSION 146

4.1 Recapture probability and survival rate estimates 146
4.1.1 Recapture probability 146
4.1.2 Survival rate 146

4.2 Population size and sex ratio fluctuations 147
4.2.1 Population size 147
4.2.2 Sex ratio 148

4.3 Improving abundance estimation with covariates 149

4.4 Sampling bias in radio-tracking survey and conclusion on methods to estimate demographic parameters in an elusive species 149

DISCUSSION GENERALE 153

1 DISTRIBUTION D'*O. EREMITA* DANS UN CONTEXTE DE PERTURBATIONS ANTHROPIQUES 155

2 PROPRIETES DEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS D'*O. EREMITA* 159

2.1 Facteurs déterminants de la dispersion 159

2.2 Dynamique des populations et sex-ratio biaisée 161

3 IMPLICATIONS POUR L'ETUDE DE LA DYNAMIQUE EN METAPOPULATION 162

4 IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION D'*O. EREMITA* 163

4.1 Conservation d'*O. eremita* dans les bocages 163

4.2 Restauration d'*O. eremita* en cas d'extinction locale 171

PERSPECTIVES 175

1 IMPACTS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LA DISTRIBUTION D'*O. EREMITA* A DIFFERENTES ECHELLES 177

2 INTERET D'UNE APPROCHE PAR LA GENETIQUE DU PAYSAGE POUR L'ETUDE D'*O. EREMITA* 178

3 ÉTUDE COMPARATIVE DU ROLE ADAPTATIF DES STRATEGIES DE DISPERSION AU SEIN DE LA GUILDE DES CETOINES CAVICOLES 180

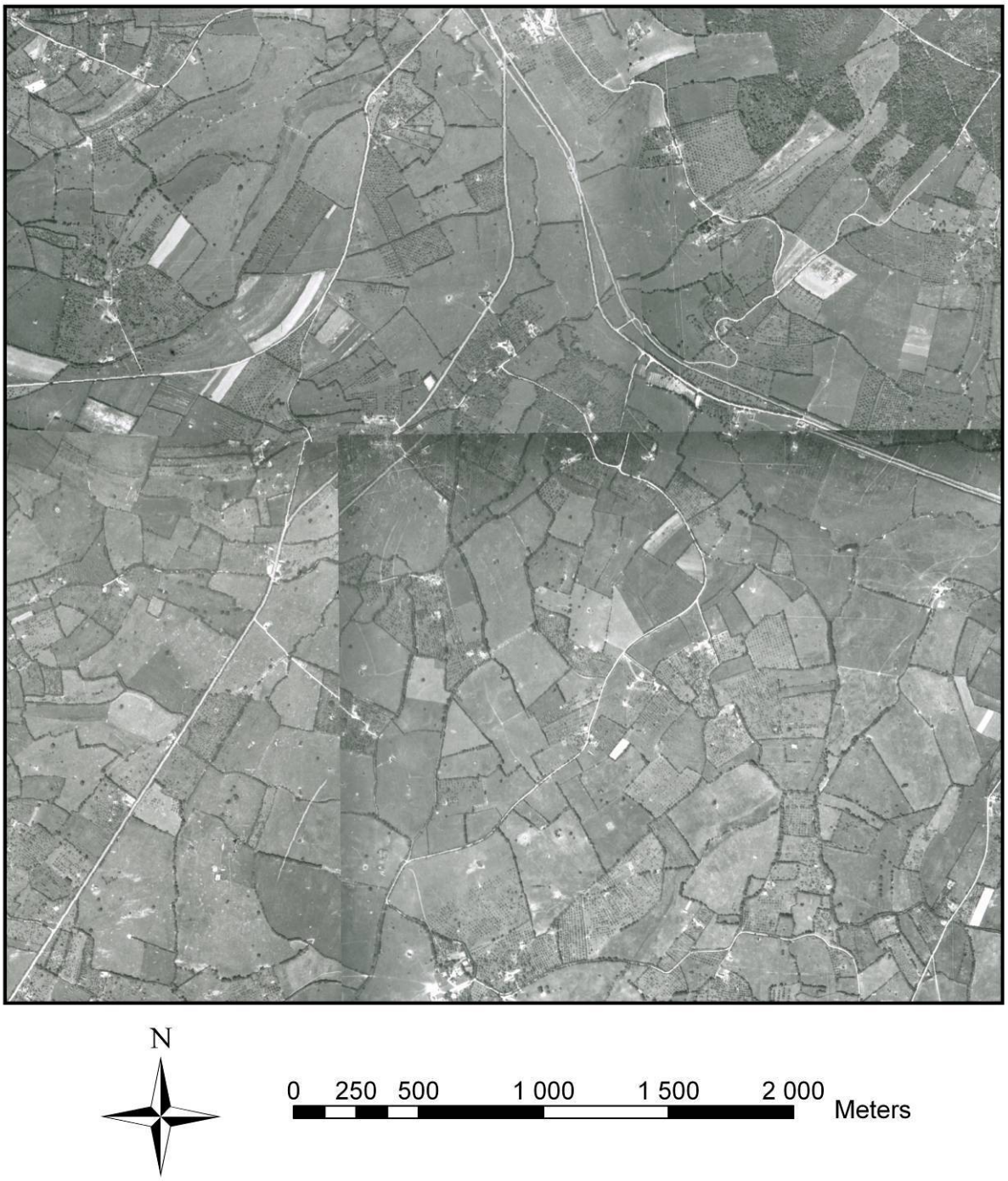
4 CARACTERISATION DES COMMUNAUTES DE COLEOPTERES SAPROXYLIQUES ASSOCIEES A *O. EREMITA* LE LONG D'UN GRADIENT DE PERTURBATIONS ANTHROPIQUES 181

BIBLIOGRAPHIE 183

TABLE DES MATIERES 209

ANNEXES 217

Annexes



Vue aérienne de la zone d'étude de l'Orne en 1947 (photographies IGN).



Vue aérienne de la zone d'étude de l'Orne en 2003 (photographie IGN).

Liberté • Egalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

PRÉFECTURE DE LA SARTHE

DIRECTION DES ACTIONS
INTERMINISTÉRIELLES ET EUROPÉENNES
Bureau de l'environnement
Dossier suivi par : Emilie POLFLIET
FB/EP
Tél : 02 43 39 70 42
emilie.polfliet@sarthe.pref.gouv.fr

Le Mans, le 7 juin 2007

Monsieur,

Je vous notifie ci-joint une copie de l'autorisation préfectorale du 6 juin 2007, que j'ai accordée pour la capture, le relâcher ou le transport de spécimens d'espèces animales protégées (*osmoderma eremita*).

Je vous prie d'agréer, Monsieur, l'assurance de ma considération distinguée.

LE PREFET,
Pour le Préfet,
L'Attachée, Adjointe au chef de Bureau

Emilie POLFLIET

Université de Rennes 1
UMR 6553 -CNRS
A l'attention de M. Glenn DUBOIS
Station biologieque de Paimpont
35 380 PAIMPONT

Préfecture de la Sarthe - Place Aristide Briand - 72041 LE MANS CEDEX 9
Standard téléphonique : 02 43 39 72 72 - Serveur vocal : 02 43 39 72 99 - Télécopie : 02 43 28 24 09
Site Internet : www.sarthe.pref.gouv.fr - E.mail : courrier@sarthe.pref.gouv.fr

Liberté · Égalité · Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

PRÉFECTURE DE LA SARTHE

DIRECTION DES ACTIONS
INTERMINISTERIELLES ET EUROPEENNES
BUREAU DE L'ENVIRONNEMENT

Arrêté n° 07-2891 du 6 août 2007

AUTORISATION PREFECTORALE RELATIVE A DES ESPECES
soumises au titre 1er du Livre IV du Code de l'Environnement
relatif à la protection de la faune et de la flore.
Arrêté ministériel du 22 décembre 1999 fixant les conditions de demande et d'instruction
des autorisations exceptionnelles (d'opérations) portant sur des spécimens d'espèces protégées.

Nom ou dénomination et forme juridique du bénéficiaire	**M. Glenn DUBOIS**
Nom du (ou des) mandataire(s)	
Adresse	**UMR 6553 – CNRS** **Université de Rennes 1** **Station biologique de Paimpont**
Code postal/Commune	**35380 PAIMPONT**

EST AUTORISE A : ***CAPTURER- RELACHER OU TRANSPORTER 2007 ET 2008***

	DE	A
NOM	/	
ADRESSE	/	REGION PAYS DE LA LOIRE SARTHE

LES SPECIMENS VIVANTS / MORTS:

DE L'ESPECE (NOM SCIENTIFIQUE)	NOM COMMUN	QUANTITE	DESCRIPTION
Osmoderma eremita	Pique-Prune		/

Préfecture de la Sarthe - Place Aristide Briand - 72041 LE MANS CEDEX 9
Standard téléphonique : 02 43 39 72 72 - Serveur vocal : 02 43 39 72 99 - Télécopie : 02 43 28 24 09
Site Internet : www.sarthe.pref.gouv.fr - E.mail : courrier@sarthe.pref.gouv.fr

CONDITIONS PARTICULIERES:

- Un rapport devra être adressé à la Direction Régionale de l'Environnement *(3 rue Menou-B.P. 61219-44012 NANTES CEDEX 1)* et au Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (*Direction de la Nature et des Paysages- -20 avenue de Ségur-75302 PARIS 07 SP)* en fin d'études.
- Le transport au laboratoire, pour détention définitive, ne concerne que les cadavres frais d'adultes.
- Capture avec relâcher immédiat ou différé pour les adultes vivants.

⇨ Original à la Préfecture **X** ⇨ Copie à la D.D.A.F **X** ⇨ Copie à la D.I.R.E.N **X** ⇨ Copie à la D.S.V **X** ⇨ Copie à l'O.N.C.F.S **X** ⇨ Copie à l'intéressé **X**	**FAIT au Mans, le 6 juin 2007** **Le Préfet,** **Pour le Préfet,** **Le Secrétaire général** **Martin JAEGER**	**AUTORISATION VALABLE** **JUSQU'AU 31 DECEMBRE 2008**

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

PRÉFECTURE DE L'ORNE

DIRECTION DE L'ANIMATION
INTERMINISTERIELLE

Bureau du Cadre de Vie

Affaire suivie par Françoise HUREAU
Téléphone : 02 33 80 60 72
Télécopie : 02 33 80 60 69
Mail : francoise.hureau@orne.pref.gouv.fr

ALENCON, le 9 juillet 2007

Monsieur,

Je vous adresse, sous ce pli, une copie certifiée conforme de mon arrêté du 6 juillet 2007 vous autorisant à effectuer des captures temporaires d'une espèce de coléoptère, le pique prune.

J'attire votre attention sur les termes de l'article 5 de l'arrêté qui dispose qu'un compte-rendu des opérations réalisées jusqu'au 31 décembre 2008 devra être remis à la Direction Régionale de l'Environnement de Basse-Normandie.

Je vous prie d'agréer, Monsieur, l'expression de ma considération distinguée.

LE PREFET,
Pour le Préfet,
Le Secrétaire Général

Daniel MATALON

M. Glenn DUBOIS
UMR 6553 CNRS
Université de Rennes 1
Station biologique de Paimpont
35380 PAIMPONT

fait le 16/07/07

TOUTE CORRESPONDANCE DOIT ÊTRE ADRESSÉE DE MANIÈRE IMPERSONNELLE À L'ADRESSE SUIVANTE :
MONSIEUR LE PRÉFET DE L'ORNE - B.P. 529 - 61018 ALENÇON CEDEX
Internet : http://www.orne.pref.gouv.fr

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

DIRECTION DE L'ANIMATION INTERMINISTERIELLE

Bureau du Cadre de Vie

NOR 1122-07-40120

PRÉFECTURE DE L'ORNE

Le Préfet de l'Orne,
Chevalier de la Légion d'honneur,

Vu les articles L 411-1 à L 411-4 du code de l'Environnement,

Vu l'article L 412-1 du code de l'Environnement,

Vu les articles R 211-1 à R 211-11 du code de l'Environnement,

Vu les articles R 212-1 à 10 du code de l'Environnement,

Vu l'arrêté ministériel du 22 juillet 1993 relatif à la liste des insectes protégés sur l'ensemble du territoire national, modifié par les arrêtés des 29 juillet 2005 et 24 juillet 2006,

Vu l'arrêté ministériel du 22 décembre 1999 fixant les conditions de demande et d'instruction des autorisations exceptionnelles portant sur des spécimens d'espèces protégées,

Vu la demande de capture d'espèce d'insecte protégée présentée par M. Glenn DUBOIS en date du 14 février 2007,

Vu l'avis du Conseil National de Protection de la Nature en date du 26 mars 2007,

Sur proposition du Directeur Régional de l'Environnement de Basse-Normandie,

ARRÊTE :

Article 1 : Monsieur Glenn DUBOIS est autorisé à réaliser sur l'espèce de coléoptère suivante, Pique prune (Osmoderma eremita), des activités de captures temporaires avec relachage immédiat et de transport pour des opérations d'inventaires ou d'autres études, ou pour des opérations de sauvetage.

TOUTE CORRESPONDANCE DOIT ÊTRE ADRESSÉE DE MANIÈRE IMPERSONNELLE À L'ADRESSE SUIVANTE :
MONSIEUR LE PRÉFET DE L'ORNE - B.P. 529 - 61018 ALENÇON CEDEX
Internet : http://www.orne.pref.gouv.fr

Article 2 : La technique de capture autorisée est la capture manuelle et la pose de pièges et de nasses à émergence.

Article 3 : La présente autorisation est valable sur l'ensemble du département de l'Orne.

Article 4: La présente autorisation est délivrée à compter de la notification du présent arrêté et est valable jusqu'au 31 décembre 2008.

Article 5 : Un rapport contenant un compte-rendu des opérations réalisées devra être remis en deux exemplaires à la Direction Régionale de l'Environnement de Basse-Normandie, dont un à des fins de transmission au Ministère de l'Ecologie, du Développement et de l'Aménagement Durables, Direction de la Nature et des Paysages pour le 31 mars 2009.

Article 6 : Le Secrétaire Général de la Préfecture de l'Orne et le Directeur Régional de l'Environnement sont chargés, chacun en ce qui les concerne, de l'exécution du présent arrêté qui sera publié au recueil des actes administratifs de la Préfecture de l'Orne.

Alençon, le 6 juillet 2007

COPIE CERTIFIÉE CONFORME
A L'ORIGINAL
L'Attachée, Chef de Bureau

Le Préfet
Pour le Préfet,
Le Secrétaire Général

Daniel MATALON

Principe de numérotation de la méthode de marquage

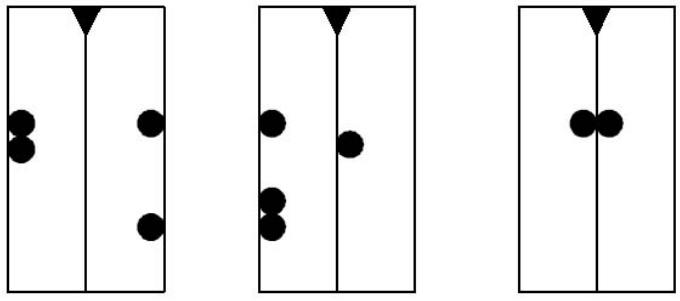
La numérotation utilise une combinaison de 6 perforations permettant de marquer jusqu'à 99 individus sur un même site.

Les marques sont réalisées sur les deux élytres. Les marques sont alignées longitudinalement. L'élytre droit porte les unités, l'élytre gauche les dizaines. Les marges externes portent les perforations indiquant les chiffres 1 à 5 tandis que les chiffres 6 à 9 sont indiqués le long de la suture élytrale.

Les chiffres de 1 à 5 sont marqués le long de la marge externe de la manière suivante :

- « 1 » correspond à une perforation antérieure (proche du calus humeral) ;
- « 2 » correspond à deux perforations antérieures et rapprochées l'une de l'autre ;
- « 3 » correspond à deux perforations espacées l'une de l'autre (une antérieure et une apicale) ;
- « 4 » correspond à trois perforations (une antérieure éloignée de deux apicales rapprochées l'une de l'autre) ;
- « 5 » correspond à trois perforations espacées (une antérieure, une médiane et une apicale).

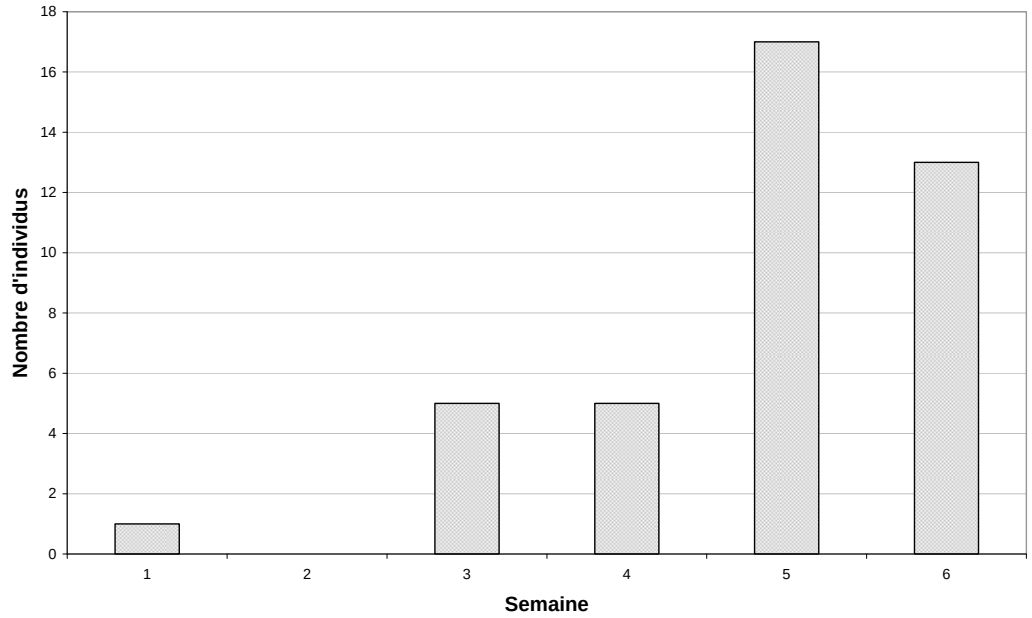
Les chiffres 6 à 9 sont marqués de la même manière que les chiffres 1 à 5 mais le long de la suture élytrale.



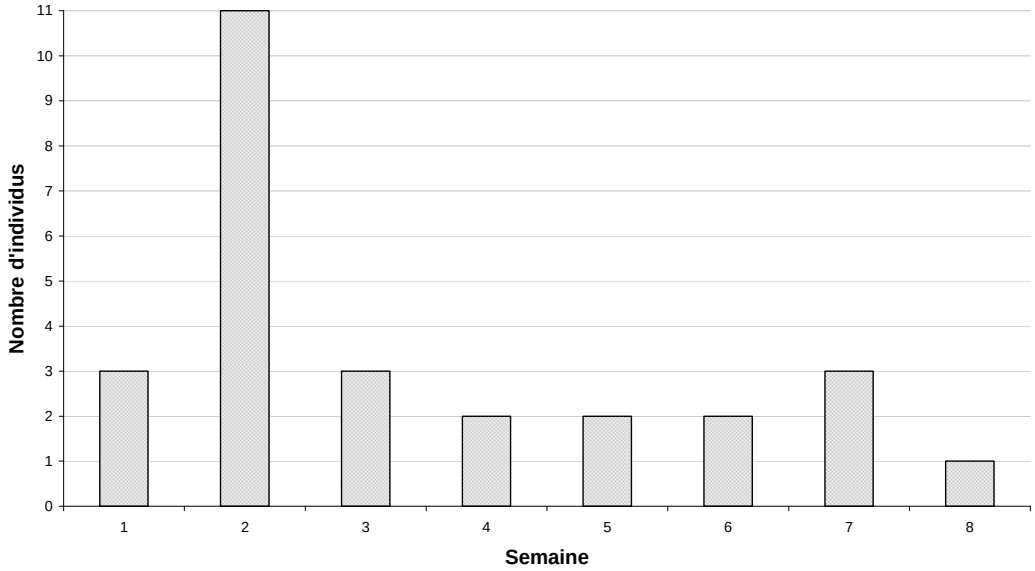
Trois exemples de numérotation. Les deux rectangles représentent les élytres, les points noirs les perforations et le triangle noir le scutellum (partie antérieure).

Évolution du nombre d'individus capturés par semaine dans la Sarthe

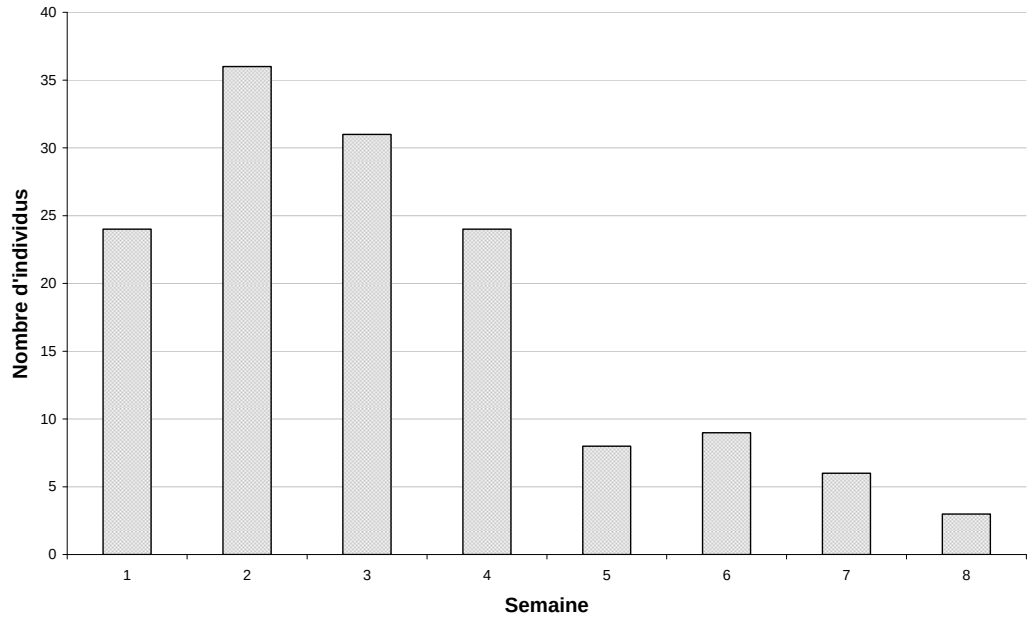
Remarque : les recaptures et individus morts sont comptabilisés.



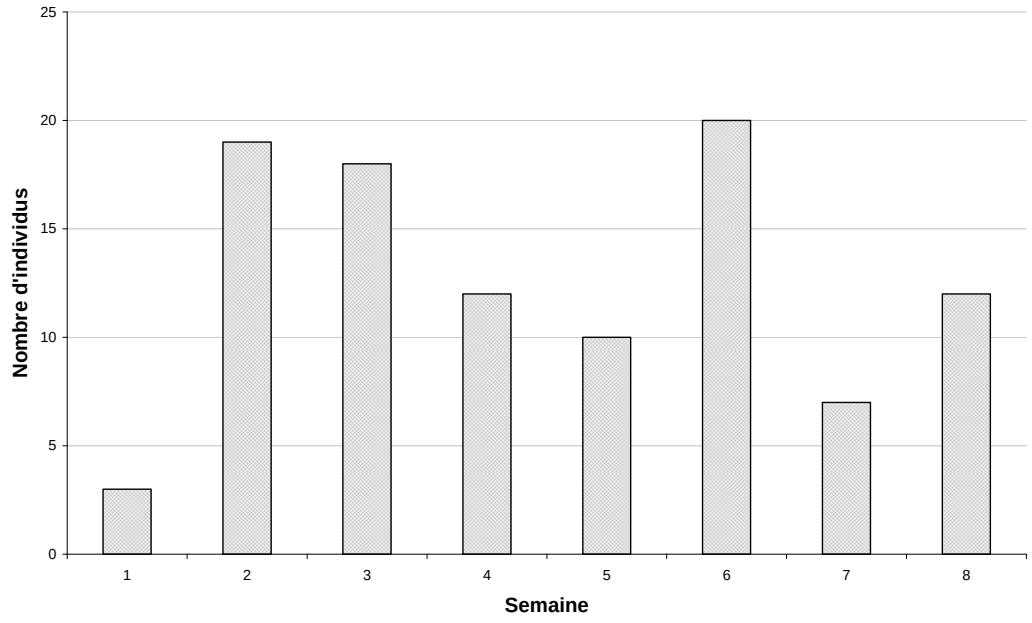
Année 2004.



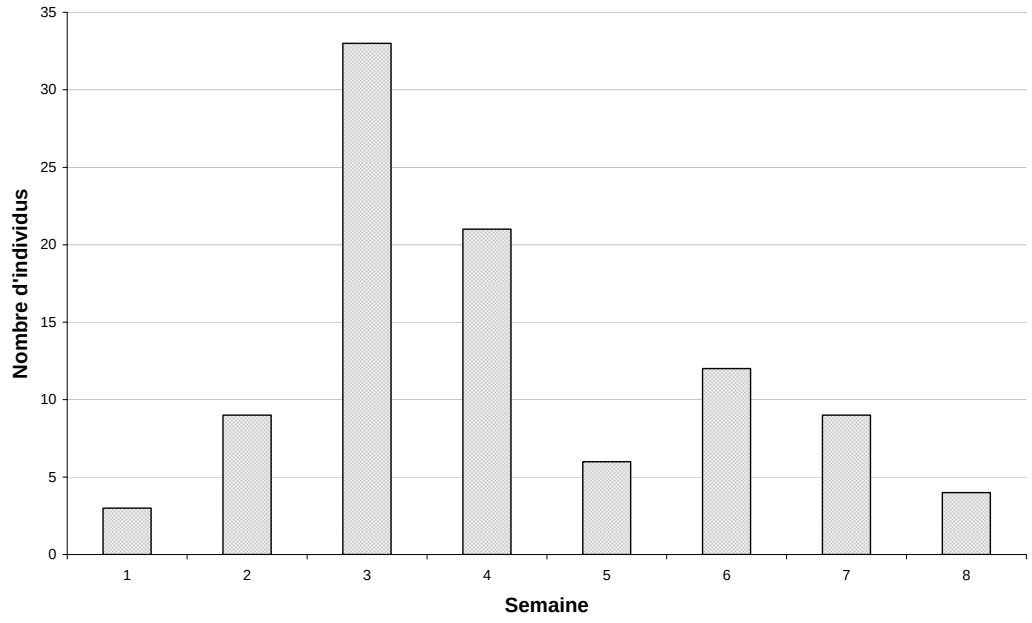
Année 2005.



Année 2006.



Année 2007.



Année 2008.

List of models with individual covariates

ely-length: linear relationship with individual length of the right elytra; weight: linear relationship with the weight of individuals; BCI: linear relationship with the individual body condition index (see materials and methods for calculation); c: no linear relationship with individual covariates, ² : second order relationship with individual covariates.

	Survival				Probability of capture	
model	**First occasion after first capture**	**Long term - female**	**Long term - male**	**Male**	**First occasion after first capture - female**	**Long term-female**
1	ely-length	c	c	c	c	c
2	c	ely-length	c	c	c	c
3	c	c	ely-length	c	c	c
4	c	c	c	ely-length	c	c
5	c	c	c	c	ely-length	c
6	c	c	c	c	c	ely-length
7	ely-length	ely-length	c	c	c	c
8	ely-length	c	ely-length	c	c	c
9	c	ely-length	ely-length	c	c	c
10	ely-length	ely-length	ely-length	c	c	c
11	c	c	c	ely-length	ely-length	c
12	c	c	c	ely-length	c	ely-length
13	c	c	c	c	ely-length	ely-length
14	c	c	c	ely-length	ely-length	ely-length
15	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length
16	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length	c	c
17	ely-length	ely-length	ely-length	c	ely-length	c
18	ely-length	ely-length	ely-length	c	c	ely-length
19	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length	c
20	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length	c	ely-length
21	ely-length	ely-length	ely-length	c	ely-length	ely-length
22	ely-length	c	c	ely-length	ely-length	ely-length
23	c	ely-length	c	ely-length	ely-length	ely-length
24	c	c	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length
25	ely-length	ely-length	c	ely-length	ely-length	ely-length
26	ely-length	c	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length
27	c	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length	ely-length

model	Survival				Probability of capture	
	First occasion after first capture	Long term - female	Long term - male	Male	First occasion after first capture - female	Long term- female
28	weight	c	c	c	c	c
29	c	weight	c	c	c	c
30	c	c	weight	c	c	c
31	c	c	c	weight	c	c
32	c	c	c	c	weight	c
33	c	c	c	c	c	weight
34	weight	weight	c	c	c	c
35	weight	c	weight	c	c	c
36	c	weight	weight	c	c	c
37	weight	weight	weight	c	c	c
38	c	c	c	weight	weight	c
39	c	c	c	weight	c	weight
40	c	c	c	c	weight	weight
41	c	c	c	weight	weight	weight
42	weight	weight	weight	weight	weight	weight
43	weight	weight	weight	weight	c	c
44	weight	weight	weight	c	weight	c
45	weight	weight	weight	c	c	weight
46	weight	weight	weight	weight	weight	c
47	weight	weight	weight	weight	c	weight
48	weight	weight	weight	c	weight	weight
49	weight	c	c	weight	weight	weight
50	c	weight	c	weight	weight	weight
51	c	c	weight	weight	weight	weight
52	weight	weight	c	weight	weight	weight
53	weight	c	weight	weight	weight	weight
54	c	weight	weight	weight	weight	weight
55	BCI	c	c	c	c	c
56	c	BCI	c	c	c	c
57	c	c	BCI	c	c	c
58	c	c	c	BCI	c	c
59	c	c	c	c	BCI	c
60	c	c	c	c	c	BCI
61	BCI	BCI	c	c	c	c
62	BCI	c	BCI	c	c	c
63	c	BCI	BCI	c	c	c

model	Survival				Probability of capture	
	First occasion after first capture	Long term - female	Long term - male	Male	First occasion after first capture - female	Long term- female
64	BCI	BCI	BCI	c	c	c
65	c	c	c	BCI	BCI	c
66	c	c	c	BCI	c	BCI
67	c	c	c	c	BCI	BCI
68	c	c	c	BCI	BCI	BCI
69	BCI	BCI	BCI	BCI	BCI	BCI
70	BCI	BCI	BCI	BCI	c	c
71	BCI	BCI	BCI	c	BCI	c
72	BCI	BCI	BCI	c	c	BCI
73	BCI	BCI	BCI	BCI	BCI	c
74	BCI	BCI	BCI	BCI	c	BCI
75	BCI	BCI	BCI	c	BCI	BCI
76	BCI	c	c	BCI	BCI	BCI
77	c	BCI	c	BCI	BCI	BCI
78	c	c	BCI	BCI	BCI	BCI
79	BCI	BCI	c	BCI	BCI	BCI
80	BCI	c	BCI	BCI	BCI	BCI
81	c	BCI	BCI	BCI	BCI	BCI
82	ely-length	weight	BCI	ely-length	weight	BCI
83	BCI	ely-length	weight	BCI	ely-length	weight
84	weight	BCI	ely-length	weight	BCI	ely-length
85	weight	ely-length	BCI	ely-length	weight	BCI
86	BCI	weight	ely-length	BCI	ely-length	weight
87	ely-length	BCI	weight	weight	BCI	ely-length
88	ely-length	weight	BCI	c	c	c
89	BCI	ely-length	weight	c	c	c
90	weight	BCI	ely-length	c	c	c
91	weight	ely-length	BCI	c	c	c
92	BCI	weight	ely-length	c	c	c
93	ely-length	BCI	weight	c	c	c
94	c	c	c	ely-length	weight	BCI
95	c	c	c	BCI	ely-length	weight
96	c	c	c	weight	BCI	ely-length
97	c	c	c	ely-length	weight	BCI
98	c	c	c	BCI	ely-length	weight
99	c	c	c	weight	BCI	ely-length

	Survival				Probability of capture	
model	**First occasion after first capture**	**Long term - female**	**Long term - male**	**Male**	**First occasion after first capture - female**	**Long term- female**
100	ely-length	weight	BCI	ely-length	c	c
101	BCI	ely-length	weight	BCI	c	c
102	weight	BCI	ely-length	weight	c	c
103	weight	ely-length	BCI	ely-length	c	c
104	BCI	weight	ely-length	BCI	c	c
105	ely-length	BCI	weight	weight	c	c
106	ely-length	weight	BCI	c	weight	BCI
107	BCI	ely-length	weight	c	ely-length	weight
108	weight	BCI	ely-length	c	BCI	ely-length
109	weight	ely-length	BCI	c	weight	BCI
110	BCI	weight	ely-length	c	ely-length	weight
111	ely-length	BCI	weight	c	BCI	ely-length
112	weight²	BCI	ely-length	weight	c	c
113	weight	BCI²	ely-length	weight	c	c
114	weight	BCI	ely-length²	weight	c	c
15	weight	BCI	ely-length	weight²	c	c

Résumé : les insectes saproxylophages forment une part importante de la biodiversité des forêts tempérées et jouent un rôle biogéochimique fondamental en participant à la dégradation du bois mort. Le complexe saproxylique européen est aujourd'hui perturbé par les modifications anthropiques des forêts. De nombreuses espèces de ce complexe sont menacées de disparition et leur conservation nécessite de connaître les causes de leur vulnérabilité. Nous avons étudié l'écologie d'un coléoptère saproxylophage cavicole, *Osmoderma eremita*, espèce qui se raréfie à l'échelle de son aire de distribution et présente de faibles capacités de dispersion. Nous avons suivi ses populations par capture-recapture et pistage-radio. Des mesures complémentaires ont été réalisées au laboratoire (manège de vol). Nos objectifs étaient d'expliquer la distribution de l'espèce dans un bocage, d'étudier ses capacités de dispersion et d'analyser ses autres caractéristiques démographiques. Nous avons révélé l'influence de l'ouverture du paysage et de la densité de microhabitats sur la présence de l'espèce, avec une préférence pour les zones ayant subi la plus faible perte d'habitat en 60 ans. Nous avons mesuré des capacités de dispersion trois fois supérieures à celles alors relevées *in natura*. Les capacités des femelles étaient liées à leur condition. Les analyses démographiques ont révélé des sex-ratios biaisées en fonction de la population et de l'année. Nous avons démontré le rôle du sexe dans la démographie de l'espèce, facteur qui devrait intervenir dans les analyses de viabilité. De telles analyses permettent de proposer des mesures de conservation d'*O. eremita* adaptables à d'autres espèces saproxylophages.

Mots-clefs : Capture-marquage-recapture, Condition corporelle, Conservation, Dispersion, Espèce "habitat-tracking", Ouverture du paysage, Pistage-radio, Vol contraint.

Abstract: Saproxylophagous insects are an important part of the biodiversity of temperate forests and play a fundamental biogeochemical role being involved in the degradation of dead wood. The European saproxylic complex is now disrupted by anthropogenic changes in forests. Many species of this complex are endangered and their conservation necessitates understanding the causes of their vulnerability. We studied the ecology of a cavity-dwelling saproxylophagous beetle, *Osmoderma eremita*, a species that is becoming scarce throughout its range and has low dispersal capacities. We monitored its populations by capture-recapture and radio-tracking. Additional measures were undertaken in the laboratory (flight-mill). Our objectives were to explain the distribution of the species in an agricultural landscape, to study its dispersal capacities and to analyze its other demographic characteristics. We have revealed the influence of openness and of the density of microhabitats on the presence of the species, with a preference for areas that have suffered the smallest loss of habitat within 60 years. We measured dispersal capacities that were three times greater than those observed in nature. The capacities of females were related to their condition. The demographic analysis revealed biased sex-ratios depending on population and year. We have demonstrated the role of sex in the demography of the species, a factor which should take place in viability analyses. Such analyses enable to propose conservation measures for *O. eremita* adaptable to other saproxylophagous species.

Key-words: Body condition, Conservation, Dispersal, Habitat-tracking species, Landscape openness, Mark-release-recapture, Radio-tracking, Tethered flight.