tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

UNIVERSITÉ D'ORLÉANS

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET TECHNOLOGIES

Equipe biodiversité, Cemagref Nogent-sur-Vernisson

THÈSE

présentée par

Aurore Lassauce

soutenue le : **16 décembre 2011**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline : Biologie forestière

DEVELOPPEMENT D'UNE SYLVICULTURE A VOCATION ENERGETIQUE ET CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE SAPROXYLIQUE

THÈSE dirigée par :

François Lieutier	Professeur, Université d'Orléans, directeur
Christophe Bouget	Ingénieur-chercheur, Cemagref, co-directeur

RAPPORTEURS :

Marc Deconchat	Directeur de recherche, INRA Toulouse
Philippe Vernon	Directeur de recherche CNRS, Université de Rennes I

Composition de Jury:

Marc Deconchat	Directeur de recherche, INRA Toulouse
Philippe Vernon	Directeur de recherche CNRS, Université de Rennes I
Antoine Brin	Enseignant-chercheur, Ecole d'Ingénieurs de Purpan
Thomas Cordonnier	Ingénieur-chercheur, Cemagref Grenoble
François Lieutier	Professeur, Université d'Orléans, directeur
Christophe Bouget	Ingénieur-chercheur, Cemagref, co-directeur

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Aurore Lassauce

Développement d'une sylviculture à vocation énergétique et conservation de la biodiversité saproxylique

Pour répondre aux enjeux énergétiques et écologiques actuels, les pouvoirs publics prévoient une forte augmentation des prélèvements de bois à l'horizon 2020. Cependant, très peu d'études en milieu tempéré établissent clairement un lien entre les changements sylvicoles associés et la préservation de la biodiversité. L'enjeu de cette thèse est d'améliorer les connaissances sur lesquelles fonder des outils de conservation pertinents et favorables à la biodiversité, en adoptant les coléoptères saproxyliques comme modèle biologique. Le volume de bois mort a souvent été retenu comme un indicateur de gestion durable des forêts. Au travers d'une méta-analyse, nous avons cherché à appréhender son importance et ses limites en tant qu'indicateur de biodiversité. Nous montrons que toute augmentation du volume de bois mort est favorable à la biodiversité. Nous avons ensuite testé l'effet de la qualité de différents types de rémanents (essence, diamètre et stade de décomposition) sur la biodiversité afin d'identifier les principaux facteurs déterminant la composition des assemblages. Nos résultats montrent que les variables à l'échelle de la pièce de bois mort jouent un rôle important pour la biodiversité. Enfin, nous avons étudié la valeur écologique de zones abandonnées par la sylviculture (taillis-sous-futaie abandonnés depuis plus de 60 ans), et l'impact du raccourcissement ou de l'allongement de la durée de rotation en futaie régulière de chêne. Nous avons ainsi montré que les zones vieillies hébergent une plus grande biodiversité et que la diminution des rotations sylvicoles pourrait avoir un impact négatif. Par conséquent, la préservation des zones vieillissantes permettrait de favoriser la conservation de la biodiversité saproxylique.
Cette étude est la première du genre en milieu tempéré. Malgré les résultats obtenus, de multiples questions se posent encore et de nombreux facteurs sont encore à étudier.

Mots clés : gestion durable, biomasse, coléoptère saproxylique, bois mort, indicateur

Forestry development for energy and conservation of saproxylic biodiversity

Facing current energetic and ecological issues, public authorities forecast a strong increase in wood harvesting by 2020. Nevertheless, in the temperate biome, very few studies clearly link sylviculture changes associated with such an increase and conservation of biodiversity. The main issue of this Phd thesis was to improve the knowledge on which managers could build relevant conservation tools to preserve biodiversity. For this purpose, we used saproxylic beetles as biological model. Deadwood volume has often been used as an indicator for sustainable forest management. Using meta-analysis, we tested the relevance of deadwood volume as biodiversity indicator. We showed that an increase in deadwood volume favours biodiversity, but this relationship remains weak for temperate forests. We then tested the effect of different logging residues qualities (tree species, diameter and decay class) on biodiversity in order to identify the main drivers of assemblages' composition. Our results showed that piece of wood characteristics play an important role on biodiversity. Finally, we studied the ecological value of areas where management had been abandoned (coppices-with-standard where coppice had not been harvested for more than 60 years) and the influence of shortened or increased rotation lengths in oak high forest (160-300 years). We thus showed that overmature areas have higher levels of biodiversity and that shortened rotations lengths may have a negative impact on biodiversity. As a consequence, maintaining such overmature zones may help preserve saproxylic biodiversity.
This study is the first to be conducted in the temperate biome. Despite the results obtained, many questions lay ahead and many factors remain to be studied.

Keywords: sustainable forest management, biomass, saproxylic beetles, deadwood, indicator

ADEME, 20 avenue du Grésillé
BP 90406, 49004 ANGERS Cedex 1

IRSTEA, domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Remerciements

Au terme de ce doctorat, je tiens tout d'abord à remercier Christophe Bouget pour avoir proposé et co-encadré cette thèse. Ce travail n'aurait pas été possible sans son soutien et ses conseils.
Je remercie également François Lieutier pour avoir accepté d'être le directeur officiel de cette thèse.

J'ai également l'immense plaisir d'adresser mes plus sincères remerciements :

à Philippe Vernon et Marc Deconchat pour avoir accepté d'être les rapporteurs de la thèse,
à Thomas Cordonnier et Antoine Brin pour avoir accepté d'en être les examinateurs,

aux membres du comité de thèse pour leurs conseils avisés tout au long de la thèse : Herve Brustel ; Hervé Jactel ; Marc Dufrêne; Emmanuel Cacot, Thibault Lachat; Laurent Tillon ; Caroline Rantien ; François Lieutier.
En particulier, merci à Hervé Jactel pour sa gentillesse, pour m'avoir consacré un peu de temps afin de m'initier à la méthode de la méta-analyse. Merci également à Caroline pour sa grande gentillesse, à Thibault qui m'a fait découvrir le temps d'un colloque l'humour Suisse. A Laurent, pour m'avoir secouru en forêt de Rambouillet !

aux autres membres de l'équipe et du Cemagref de Nogent pour leur soutien, leur bonne humeur permanente et la bonne ambiance qui règne par ici.

à Daniel, Gilles, Philippe, Françoise et Dominique pour leur aide au quotidien et leur grande gentillesse.

Je ne peux que dire un énorme merci à M. Carl Moliard pour m'avoir accompagné et soutenu durant nos innombrables et périlleuses sorties terrain, pour son immense gentillesse et galanterie, pour sa résistance physique (j'avoue que je t'ai bien usé et

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

que je me considère en partie responsable de la jolie plaque en titane qui a pris place dans ton dos), aux longues heures d'écoute d'nrj, fun radio, rires et chansons dans le camion qui ont enrichi ma culture !!! Pour ta bonne humeur inaltérable et communicative, pour tes phrases cultes ou "mots" cultes ("Gentil c'est pas un métier!!" je m'abstiendrai d'écrire le reste), pour certaines soirées terrain avec des lendemains beaucoup plus durs… pour toutes tes astuces et ton organisation terrain (il n'a jamais rien manqué) ! Merci également pour les longues heures de pré-tri des insectes que tu as passé au laboratoire.

Cette thèse n'aurait pas abouti sans l'aide que j'ai pu recevoir sur le terrain ou au labo.

Merci à Stéphane Matz pour m'avoir accompagné sur le terrain, et m'avoir initié à la dendrométrie. Un grand merci à Hilaire, un grand Monsieur plein de sagesse. Ces 15 jours en forêt de Tronçais m'ont beaucoup appris, professionnellement et humainement parlant. Et comment ne pas se souvenir de l'auberge….. un des rares endroits de France à être resté totalement authentique. Merci également à Laurent Larrieu pour sa participation au terrain, de m'avoir fait participer à l'IBP et sa bonne humeur pyrénéenne.

Merci à Benoit Nusillard pour les déterminations, sans qui les jeux de données n'existeraient pas. Merci également pour la formation accélérée à l'identification des coléoptères saproxyliques.

Aux autres personnes extérieures au Cemagref qui m'ont identifié des coléoptères saproxylique: Olivier Rose, Thierry Noblecourt, Jacques Chassain et Gianfranco Liberti.

Je remercie également le personnel de l'Office National des Forêts et du CRPF qui ont permis l'exploration scientifique de la forêt et qui ont fourni des informations précieuses sur les parcelles prospectées.

Un grand merci particulier à Yoan Paillet, collègue mais surtout ami qui m'a aidé à évoluer tout au long de ces 3 années : la rédaction d'un premier article, des heures passées ensemble sur les données : vive R !!!, d'avoir relu tous mes travaux et de

m'avoir conseillé de manière constructive. Mais aussi un grand merci pour toutes ces discussions enrichissantes et pour être venu également me donner un coup de main sur le terrain (notamment pour le plantage de jalons dans les nids de guêpes). Enfin je tiens à te faire un clin d'œil tout particulier sur nos défoulements réguliers mais nécessaires devant "Over Kill" !!!

Et à Pierre pour m'avoir rassuré, pour m'avoir encouragé, pour m'avoir supporté surtout lors des changements d'humeur occasionnés par la rédaction de ce travail, et pour tant d'autres choses encore…

Et puis merci à ma famille pour son soutien indéfectible, et à tous mes amis pour leurs encouragements.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Table
Des Matières

INTRODUCTION GENERALE 6

I. GESTION FORESTIERE DURABLE ET BIODIVERSITE 6
1. La gestion forestière durable : un enjeu international 6
2. Biomasse, biomasse forestière et bois énergie 8
3. Les enjeux européens et nationaux 9
4. Les perspectives pour les années à venir 10
5. La conservation de la biodiversité 11

II. LE BOIS MORT : UN ELEMENT INDISPENSABLE 12
1. Fertilité du sol et stockage du carbone 12
2. La biodiversité étroitement associée au bois mort 13

III. LA BIODIVERSITE DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES 14
1. Pool d'espèces et règles d'assemblage 14
2. La théorie des filtres illustrée pour les coléoptères saproxyliques 15
3. Coléoptères saproxyliques : Influence des caractéristiques de la ressource « bois mort ». 17
3.1. La position 18
3.2. Le diamètre : pourquoi s'intéresser aux rémanents ? 20
3.3. Le stade de décomposition et l'ambiance lumineuse 20
3.4. Îlots de vieux bois et arbres habitats : Les vieux arbres offrent des habitats indispensables. 21
3.5. La connectivité spatiale et la continuité temporelle 22

IV. PERSPECTIVES DE CHANGEMENT DES PRATIQUES SYLVICOLES 24
1. Augmentation des récoltes sylvicoles 24
1.1. L'intensification des prélèvements 24
1.2. La mise en exploitation de peuplements jusque-là « abandonnés » 25
1.3. La création de nouvelles « forêts » pour le bois-énergie : les TCR et TTCR 26
1.4. En résumé 27

V. IMPACT DES CHANGEMENTS DE SYLVICULTURE SUR LE BOIS MORT ET LA STRUCTURATION DES FORETS 27
1. Disponibilité en bois mort : Volume et dynamique 27
2. Vieux et gros arbres : conséquences de la réduction des révolutions 28
3. En résumé 29

VI. DE LA PROBLEMATIQUE AUX OBJECTIFS DE LA THESE 30

CHAPITRE 2 : LE VOLUME DE BOIS MORT, UN BON INDICATEUR DE BIODIVERSITE ? 34

I. QU'EST-CE QU'UN INDICATEUR ? QUEL EST SON ROLE ? 34

II. LES INDICATEURS FORESTIERS 36
1. Indicateur direct et indirect 36
2. Un indicateur : le volume de bois mort 37

III. ARTICLE PUBLIE DANS ECOLOGICAL INDICATORS : "DEADWOOD AS A SURROGATE FOR FOREST BIODIVERSITY : META-ANALYSIS OF CORRELATIONS BETWEEN DEADWOOD VOLUME AND SPECIES RICHNESS OF SAPROXYLIC ORGANISMS" 40

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

CHAPITRE 3 : MATERIEL & METHODE 74

I. ECHANTILLONNAGE DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES : *EMERGENCE ET POLYTRAP* 74
1. Les pièges à émergence 75
2. Les pièges d'interception 76

II. IDENTIFICATION DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES 78

III. CARACTERISATION DU PEUPLEMENT 79

IV. ANALYSES STATISTIQUES 83
1. Régression logistique 84
1.1. Modèle linéaire généralisé mixte avec ou sans effet aléatoire (GLM et GLMM) 84
1.2. « Model averaging » : la sélection automatique 85
2. Richesse cumulée 86
3. Analyse multivariée 87
3.1. L'analyse par ordination : ACCP 87
3.2. Analyse des similarités 89
4. IndVal : la recherche d'espèces indicatrices 91

CHAPITRE 4 : VOLET « EMERGENCE » **INCIDENCES DE LA RECOLTE DES REMANENTS SUR LES ASSEMBLAGES DE COLEOPTERES ET DE MYCETES SAPROXYLIQUES : EFFETS DES CARACTERISTIQUES DES REMANENTS** 93

I. RAPPEL SUR LE CONTEXTE ET LES OBJECTIFS 93
1. Le contexte 93
2. L'objectif de l'étude 95

II. MATERIEL & METHODE (COMPLEMENT) 95
1. Plan d'échantillonnage (Figure 8) 95
2. Bois énergie : le choix des essences 97
3. Les zones d'études 99

III. ARTICLE SOUMIS À BIOLOGICAL CONSERVATION "WOODFUEL HARVESTING AND BIODIVERSITY CONSERVATION IN TEMPERATE FORESTS. EFFECTS OF LOGGING RESIDUE CHARACTERISTICS ON SAPROXYLIC BEETLE ASSEMBLAGES". 103

IV. COMPLEMENTS DE RESULTATS 135
1. Complément de résultats à l'article (paragraphe III) 135
1.1. Supplément sur l'article: résumé des effets des différents facteurs sur la biodiversité 135
1.2. Résultats sur le chêne pubescent 136
2. Le projet REGIX 138
2.1. Rappel du plan d'échantillonnage 138
2.2. Rappel des résultats REGIX 139
3. Le projet RESINE 141
3.1. Pour le pin maritime dans les Landes 141
(résultats issus de la Thèse d'Antoine Brin) 141
3.2. Pour le chêne, à Rambouillet : Coléoptères & Mycètes 144

V. SYNTHESE DES RESULTATS 149
1. Comparaison des classes de diamètre 149
2. Comparaison des essences de rémanents 151
3. Comparaison des différentes classes de décomposition des rémanents 152
4. En résumé 154

CHAPITRE 5 : VOLET « TAILLIS VIEILLIS » 155

I. DEFINITION D'UN TAILLIS ET D'UN TAILLIS-SOUS-FUTAIE 155

II. LE TAILLIS A TRAVERS L'HISTOIRE 156

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

III. Les taillis-sous-futaie a taillis sur-ages **156**

IV. Objectif **158**

V. Echantillonnage **158**

VI. Article soumis à Forest ecology and management "Coppice-with-standards with an overmature coppices enhance saproxylic beetle biodiversity: a case study in French deciduous forests" **160**

VII. En resume **185**

CHAPITRE 6 : « VOLET TRONÇAIS » **IMPACT DE LA DUREE DE LA ROTATION SYLVICOLE SUR LES CARACTERISTIQUES DU PEUPLEMENT ET DES ASSEMBLAGES DE COLEOPTERES SAPROXYLIQUES AU SEIN D'UNE FUTAIE REGULIERE DE CHENES** **186**

I. Rappel du contexte et des objectifs **186**

II. Quelques points de Materiels et Methodes **189**

1. Les futaies régulières de chênes en France *189*
2. Le choix de Tronçais *190*
3. La forêt de Tronçais : une forêt remarquable de par son histoire *191*
4. Plan d'échantillonnage *192*

III. Article soumis a Biodiversity and Conservation "The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest". **194**

IV. En resume **219**

CHAPITRE 7 : « DISCUSSION GENERALE » **220**

I. Principaux resultats **222**

1. Volume de bois mort et biodiversité *222*
1.1. Le volume de bois mort : un indicateur fiable ? 222
1.2. Volume de bois mort versus richesse spécifique : quelle est la forme de la relation ? 224
2. Diversité de bois mort : des éléments importants pour la conservation de la biodiversité ? *226*
2.1. Effet du diamètre des bois morts sur les assemblages saproxyliques 226
2.2. Des valeurs conservatoires distinctes et complémentaires selon les essences forestières. 230
2.3. L'importance de laisser vieillir du bois mort et de conserver tous les stades de décomposition 232
3. La densité des vieux peuplements, des vieux et gros arbres *234*
3.1. Exploitation de zones abandonnées 234
3.2. Le raccourcissement des cycles sylvicoles 236

II. Bilan sur les capacites d'augmentation des prelevements de bois energie **237**

1. Perspectives économiques *237*
2. La disponibilité en bois *240*
3. Une conséquence certaine sur les ressources naturelles et la biodiversité *241*

III. Quelles recommandations pour l'extraction des remanents et le raccourcissement des cycles sylvicoles? **242**

1. Conservation de la biodiversité et gestion forestière durable ? *243*
1.1. Des mesures conservatoires en faveur de la biodiversité existent déjà 243
1.2. Recommandation actuelles et futures vis-à-vis du développement du bois énergie 244

2. Quelle(s) sylviculture(s) pour répondre à la demande de bois énergie (valorisation des rémanents; développement des taillis, diminution des rotations courte révolution) ? *245*
2.1. Quel bois mort ? Combien en faut-il en forêt ? 245
2.2. Valorisation des rémanents 245
2.3. La gestion de vieux taillis 247
2.4. Longueur des rotations, concept de réserve, îlots de vieux bois et arbre-habitat. 248

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. CONCLUSION : LACUNES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE **251**
1. Facteurs biotiques *252*
2. Facteurs abiotiques *253*
3. L'aspect paysager *253*
4. Etudes sur le long terme *254*
5. Elargir aux compartiments peu étudiés *255*
5.1. Des zones refuges 255
5.2. Une stratégie d'échantillonnage diversifiée 256

V. EN RESUME **257**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES **258**

ANNEXES ET COMPLEMENTS **283**

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Index
Des tableaux

Tableau 1 : Variables dendrometriques etudiees au sein de la these. 82

Tableau 2 : Schema d'analyse general de la these. 83

Tableau 3 : Resume des effets du diametre, essence et du stade de decomposition des pieces de bois mort sur la richesse et la composition des assemblages de Coleopteres saproxyliques. 136

Tableau 4 : Comparaison, par interpolation, de la richesse specifique cumulee entre les essences ... 138

Tableau 5 : Plan d'echantillonnage realise dans le cadre du projet Regix. 139

Tableau 6 : Nombre moyen d'especes et d'individus de coleopteres saproxyliques par nasses en fonction de l'essence et des massifs de prelevement. 139

Tableau 7 : Nombre moyen d'especes et d'individus de coleopteres saproxyliques par nasse pour chacun des croisements : essence et classe de diametre, en foret de Chaux. 140

Tableau 8 : Plan d'echantillonnage avec uniquement les pieges a emergence dans lesquels au moins un Coleoptere saproxylique a ete observe. 142

Tableau 9 : Comparaison, par interpolation, de la richesse specifique cumulee entre les classes de diametre et entre les stades de decomposition. 142

Tableau 10 : Resume des effets du diametre et du stade de decomposition des pieces de bois mort au sol sur la richesse et la composition des assemblages de Coleopteres saproxyliques. 143

Tableau 11 : Plan d'echantillonnage avec le nombre de pieges a emergence par categorie. 144

Tableau 12 : Statistiques generales : (i) nombre d'especes indicatrices IndVal sur la typologie du plan factoriel (diametre et decomposition), (ii) proportion d'especes specialistes, i.e. observees seulement dans cette modalite (hors singletons et doubletons), (iii) richesse cumulee interpolee a effort minimal standard. 145

Tableau 13 : Resultats des modeles lineaires generalises (glm) en Negative Binomiale, sur l'abondance et la richesse en mycetes en fonction du plan factoriel (Essence, Diametre et Decomposition). . 147

Tableau 14 : Comparaison, de la richesse specifique cumulee entre les essences, entre les classes de diametre et entre les stades de decomposition. Interpolee a l'effort minimal standard, base sur le nombre d'echantillons. 147

Tableau 15 : Nombre de parcelles pour chaque categorie de taillis. 159

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Index
Des figures

Figure 1 : *Source* : L'energie en France : Reperes (2010), d'apres les donnees de l'observatoire de l'energie. 10

Figure 2 : *Les regles d'assemblage, une question centrale en Ecologie des communautes : comment les communautes s'assemblent-elles a partir d'un pool d'especes ?*.....14

Figure 3 : *regles d'assemblage des especes avec le changement d'echelle.*.....16

Figure 4 : *Schema conceptuel du questionnement scientifique de la these.* 31

Figure 5 : *Schema global situant les trois plans d'echantillonnage realises au sein de cette these dans le contexte national actuel.* 33

Figure 6 : *Schema d'un piege vitre (Polytrap)*..... 77

Figure 7 : *Schema du dispositif de dendrometie : a) protocole pour le volet "Emergence", b) protocole pour le volet "Tronçais", c-d) schema et photo du protocle pour le volet "Taillis vieillis".* 80

Figure 8 : *Plan d'echantillonnage realise, croisant 3 facteurs: essence, diametre et stade de decomposition.* 96

Figure 9 : *Repartition de la superficie des forets dediees a la production de bois par essence.* 98

Figure 10 : *Carte de France des peuplements forestiers avec localisation des grandes zones d'etudes ou ont ete preleves les remanents.* 99

Figure 11 : *Boxplot representant (a) la richesse, (b) l'abondance moyenne par nasse a emergence, selon le stade de decomposition.* 137

Figure 12 : *Diagramme de Venn representant la repartition de la richesse specifique des Coleopteres saproxyliques entre les essences, a Chaux et a Orleans, et les diametres pour la foret de Chaux.* 141

Figure 13 : *Projection des pieges dans les plans factoriels de l'ordination NMDS avec identification des groupes associes au facteur diametre (a) et stade de decomposition (b).* 142

Figure 14 : *a) Relation entre le nombre de microhabitats par arbres et le diametre. b) Relation entre la surface terriere des arbres d'un diametre superieur a 45 cm et le nombre moyen d'especes de coleopteres saproxyliques par parcelle.* 187

Figure 15 : *Especes saproxyliques infeodees au xvieux arbres. Relation entre la richesse specifique et l'age des arbres*..... *188*

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Figure 16 : *Repartition des classes d'age en 2001 en terme surfacique des arbres au sein de la foret domaniale de Tronçais.* 190

Figure 17 : *Localisation de la zone d'etude : la foret domaniale de Tronçais, dans l'Allier.* 191

Figure 18 : *Schema conceptuel, representant les differentes mesures sur la gestion forestiere observees tout au long de la these, permettant de favoriser la biodiversite.* 242

Figure 19 : *Schema theorique du concept de la trame vieux bois, tire de Lachat et Büttler 2007.* 250

Figure 20 : *Bilan schematique des acquis et perspectives de cette these.* 251

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

INTRODUCTION GENERALE

I. Gestion forestière durable et biodiversité

1. La gestion forestière durable : un enjeu international

Face aux enjeux économiques et écologiques actuels, une prise de conscience internationale s'est enclenchée avec un début d'action pour une diminution des émissions de carbone au niveau mondial. Cette stratégie de diminution des gaz à effet de serre (GES) se décline en trois pôles d'actions : une réduction massive des consommations d'énergies, le développement de stratégies de séquestration – stockage du carbone atmosphérique et l'utilisation d'énergies renouvelables. A cet égard, la sylviculture permet, si elle est menée de manière efficace et productive, d'agir positivement et simultanément sur chacun de ces trois leviers. L'utilisation des énergies renouvelables comme la biomasse forestière confère à la filière bois une place singulière dans la stratégie de lutte contre le réchauffement climatique et la substitution des combustibles fossiles (Hall 1997).

La gestion forestière doit alors supporter d'importants changements qui apparaissent principalement au travers du développement de la filière forestière orienté vers la production de bois énergie. C'est en 1992, à Rio de Janeiro, durant le Sommet de la Terre (Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement), que naquirent les discussions internationales sur la gestion durable des forêts. Cette notion s'inspirant du concept de développement durable, se définit comme : « *la gérance et l'utilisation des forêts et terrains boisés doivent se faire d'une manière et d'une intensité telles qu'elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes, aux niveaux local et mondial ; et qu'elles ne causent pas préjudices à d'autres*

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

écosystèmes », définition retenue lors de la Conférence interministérielle sur la protection des forêts en Europe, Helsinki 1993 (MCPFE 2003).

C'est au sein de ce même sommet qu'est apparu le concept de biodiversité. Dès lors, la biodiversité, qui ne constitue qu'une composante de la gestion durable des forêts, suscite de nombreuses réflexions et débats (Deconchat et Balent 2004 ; Levrel et al. 2007).

Le concept de biodiversité est loin de se réduire à un simple indicateur quantitatif. Forgé par Walter G. Rosen en 1985, il s'applique à l'ensemble constitué par trois diversités (ainsi qu'aux interactions existant entre celles-ci) :

La diversité spécifique, qui représente la variation des espèces, désignant des populations d'individus capables de se reproduire entre eux.

La diversité génétique, caractérisée par la richesse du patrimoine génétique au sein des espèces. Le gène étant l'unité fondamentale de la sélection naturelle et donc de l'évolution.

La diversité écologique, qui représente la multitude d'écosystèmes existants, évoluant dans le temps (espèces et environnement physique), abritant chacun une combinaison caractéristique d'organismes vivants.

Il en existe également une quatrième : la biodiversité fonctionnelle, qui constitue la variété des réponses que les espèces de l'écosystème apportent à un changement touchant leur environnement (abiotiques et biotiques), ou la variété des réponses que l'écosystème lui-même peut apporter à un tel changement.

Actuellement, on ne peut plus aborder la biodiversité sans prendre en compte les contextes culturels et socio-économiques, de même que les relations dynamiques (c'est-à-dire en évolution) entre les écosystèmes et les activités humaines. Ainsi, en parallèle de l'évolution de la gestion forestière durable, la préservation de la biodiversité fait l'objet d'une attention croissante, à des échelles allant du global au local. Les conférences de Rio, en 1992, et de Johannesburg, en 2002, sont des repères en la matière (Barbault 2005).

Les enjeux de la gestion forestière durable résident en la conciliation des objectifs liés à la production, mais aussi à la biodiversité, en particulier au regard du

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

développement de l'utilisation de la biomasse, notamment au travers du développement de la filière bois énergie.

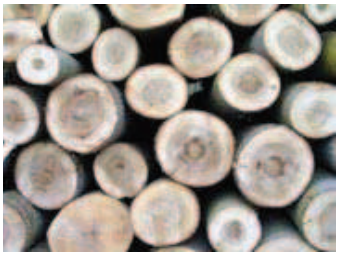
2. Biomasse, biomasse forestière et bois énergie

Dans le domaine de l'énergie, la biomasse regroupe l'ensemble des matières organiques pouvant devenir des sources d'énergie. La loi de 2005 (article 29 de la loi 2005-781 du 13 juillet 2005) fixant les orientations de la politique énergétique définit la biomasse de la façon suivante :

« *La biomasse est la fraction biodégradable des produits, déchets et résidus provenant de l'agriculture, y compris les substances végétales et animales, de la sylviculture et des industries connexes ainsi que la fraction biodégradable des déchets industriels et ménagers.* »

Au sein de la biomasse, caractérisée par des catégories d'origines très diverses (industries agroalimentaires, industrie de la pâte, agriculture, déchets urbains, etc.), on retrouve également la biomasse forestière. Cette dernière comprend la totalité des sous-produits du bois, recouvrant notamment l'ensemble des déchets produits par l'exploitation forestière et les produits connexes de scierie. Elle se compose des cimes d'arbres résiduelles, de branches, du feuillage, des tiges ligneuses et d'arbustes sans valeur commerciale, de la matière ligneuse morte préexistante et des petits copeaux de bois.

Le bois et les sous-produits du bois utilisés en tant qu'énergie sont regroupés sous l'appellation "bois énergie". Le bois énergie se présente essentiellement sous quatre formes : les bûches, les granulés de bois (ou pellets), les bûches reconstituées (briques de bois) et les plaquettes forestières.



Bûches

Plaquettes

Bûches reconstituées

Granulés bois

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

3. Les enjeux européens et nationaux

Le développement des énergies renouvelables s'inscrit dans un contexte où la réduction des émissions de GES et la limitation de la dépendance énergétique nationale deviennent des priorités politiques en Europe (Pacala et Socolow 2004). L'adoption de politiques volontaristes dans ce sens conduit à renforcer rapidement, année après année, la contribution du bois au bouquet énergétique européen. L'objectif étant de doubler d'ici 2020 la part des énergies renouvelables dans la consommation énergétique des États membres, afin qu'elle représente 20 % du bouquet énergétique total (EREC[1]).

Par conséquent, le recours à la biomasse forestière a intéressé de nombreux pays comme la Suède et la Finlande (Gunnarsson et al. 2004 ; Rudolphi et Gustafsson 2005), mais aussi plus récemment la France, qui utilisent depuis quelques années des rémanents d'exploitation forestière comme bois de chauffage. En 2005, au sein de l'Union Européenne, on estimait que 6 % de la consommation d'énergie était issue de ressources renouvelables (hors nucléaire), dont 60 % avait pour origine l'utilisation de la biomasse. Cette énergie issue de la biomasse provient à 80 % de l'exploitation de la biomasse ligneuse. Ainsi, pas moins de 332 millions de m^3, soit 42 % du volume total de bois disponibles au sein de l'Union des 27, ont été utilisés à des fins énergétiques (Veerle 2009).

En France, le développement de la filière bois énergie est plébiscité par la politique forestière nationale et les accords de Kyoto, et s'avère manifeste dans le Plan Bois Energie de l'ADEME[2]. Porté par les objectifs du Paquet Energie Climat[3], et au cœur

---

[1] **European Renewable Energy Council (EREC)**, créé en 2000, est une organisation qui rassemble l'industrie européenne des énergies renouvelables: http://www.erec.org/fileadmin/erec_docs/Documents/Publications/Feuille_de_route_des_energies_renouvelables_.pdf

[2] Le **plan bois-énergie de l'ADEME**, créé en 2000, vise à porter la filière bois-énergie vers un stade de « structuration durable » aussi bien dans le secteur collectif et tertiaire, cœur du programme, que dans le secteur industriel et pour le chauffage au bois domestique.

[3] Le **Paquet Energie Climat** de l'Union européenne est un plan d'action adopté début 2008 par la Commission européenne. Ce « paquet législatif » a ensuite fait l'objet d'un accord politique entre les 27 chefs d'État et de gouvernement lors du Conseil européen de Bruxelles fin 2008. Il a ensuite été officiellement adopté par le Parlement européen et le Conseil des Ministres. C'est un élément de la future directive cadre énergies renouvelables.

de plusieurs objectifs fixés par le Grenelle de l'Environnement, le développement de la filière bois énergie est aujourd'hui encouragé par de nombreux dispositifs d'aides publics fiscaux, financiers, réglementaires et institutionnels. Ceux-là visent à développer l'utilisation de la biomasse forestière comme une source d'énergie, contribuant ainsi à encourager un secteur économique prometteur et durable.

4. Les perspectives pour les années à venir

L'objectif retenu par la France est d'atteindre 20 % d'énergies renouvelables (hors nucléaire) dans la consommation totale d'énergie à l'horizon 2020 alors qu'elle était de l'ordre de 15,3 % de la production nationale énergétique en 2009. Le bois-énergie en représente 46 %, l'hydraulique 25%, les agro carburants 11 % et les déchets urbains renouvelables 6 %. Les autres filières totalisant les 12 % restant (Commissariat général au développement durable 2010) (Figure1).

Cette volonté s'est principalement traduite par une perspective d'augmentation de la récolte de bois énergie. Le Grenelle de l'environnement, ainsi que les Assises de la Forêt prévoient pour l'horizon 2012 une augmentation des prélèvements de 12 millions de m^3 et de 21 millions de m^3 à l'horizon 2020 (dont 12 millions de m^3 sous la forme de plaquettes forestières). Face à ce défi et pour répondre aux objectifs du Paquet Energie Climat européen, la biomasse forestière mobilisée d'ici 2020 se verra augmenter de 30 %.

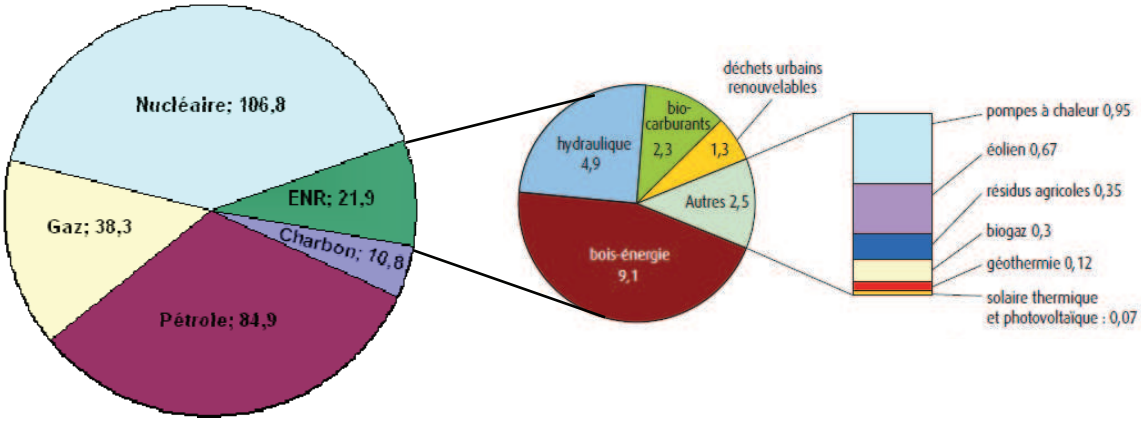


Figure 1 ***:*** *Source* : L'énergie en France : Repères (2010), d'après les données de l'observatoire de l'énergie, en MTep (mégatonne d'équivalent pétrole).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

5. La conservation de la biodiversité

L'étude de notre propre histoire, du Moyen Âge au milieu du 19e siècle, période durant laquelle les forêts françaises représentaient une source majeure d'énergie pour l'ensemble des activités économiques (Bartoli et Geny 2005), nous a permis de constater que l'utilisation intensive de la biomasse et les modifications de gestion qu'elle engendre (changements dans la nature et l'intensité de l'utilisation des sols) peuvent contribuer à l'érosion de la biodiversité.

Ainsi, la perspective d'augmentation des prélèvements de biomasse dans les forêts françaises conduit à s'interroger sur l'un des grands enjeux environnementaux actuel : *quid* de la biodiversité ?

En effet, le renforcement des prélèvements de biomasse pourrait potentiellement avoir des répercussions sur les écosystèmes et paysages forestiers, avec notamment une diminution des quantités et qualités de bois mort en forêt (comme montré dans les pays scandinaves (Jonsell 2007 ; Jonsell et al. 2007b ; Martikainen et al. 2000 ; Similä et al. 2002b). Or, au sein des écosystèmes forestiers, le bois mort ainsi que sa dynamique de décomposition jouent un rôle important dans de nombreux processus écologiques fondamentaux : élément important pour la biodiversité, stockage du carbone et contribution aux cycles des nutriments (Bobiec et al. 2005 ; Harmon et al. 1986)

Dans le but de concrétiser l'engagement français au sein de la convention sur la diversité biologique, il a été élaboré dès 2004 une stratégie nationale sur la biodiversité (Plan d'action forêt de la Stratégie nationale pour la biodiversité (PAF-SNB4) (MEDD 2004), déclinaison d'une stratégie internationale, ayant pour but de

---

[4] En 2004, le gouvernement s'est directement inspiré du document "Au nom du vivant" pour élaborer la Stratégie nationale pour la biodiversité (SNB), adoptée en février de la même année pour répondre aux objectifs de la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) dont la France est signataire.Les orientations de la Stratégie ont permis à plusieurs ministères d'élaborer des plans d'action sectoriels. Chacun de ces plans évoque le contexte dans lequel la biodiversité est prise en compte au sein des activités du ministère concerné et expose un ensemble d'actions à engager pour stopper la perte de biodiversité d'ici 2010. On retrouve notamment depuis le grenelle au sein du plan d'action forestier (PAF) des mesures sur les indicateurs de biodiversité et des sujets comme l'incidence de l'intensification de la récolte de bois.

« stopper la perte de biodiversité à l'horizon 2010 ». Malgré le fait que cette stratégie ne semble pas avoir atteint ses objectifs, elle a permis d'intégrer la biodiversité dans les perspectives d'augmentation des récoltes. Nous pouvons citer pour exemple l'expression consacrée par le Grenelle de l'environnement, consensus entre producteurs de bois, associations environnementales et pouvoirs publics : « Produire plus de bois tout en préservant mieux la Biodiversité : Une démarche territoriale concertée dans le respect de la gestion multifonctionnelle des forêts » (FNE et al. 2007) ou encore celle du Grenelle de l'environnement : « Dynamiser la filière bois en protégeant la biodiversité ordinaire et remarquable » (Assises de la forêt, Grenelle de l'Environnement, (Leroy et al. 2008)).

Il apparaît donc que la biodiversité est devenue un enjeu fort de la politique forestière (Gosselin et Laroussinie 2004).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

II. Le bois mort : un élément indispensable

Le bois mort est reconnu comme un élément clef des forêts, il contribue de manière significative à la séquestration du carbone (Harmon et al. 2009), au cycle des éléments nutritifs (Harmon et al. 1986 ; Müller et al. 2005) et au maintien d'une part importante de la biodiversité forestière (Speight 1989).

1. Fertilité du sol et stockage du carbone

Lorsqu'il se décompose, le bois mort fournit de la matière et des éléments minéraux indispensables. En se transformant en humus, il permet le maintien de la fertilité du sol et facilite ainsi la régénération naturelle de la forêt (Hahn et Christensen 2004 ; Harmon et al. 1986 ; Lattimore et al. 2009). Dans différentes synthèses de Cacot et al. (Cacot et al. 2004 ; Cacot et al. 2003 ; Cacot et al. 2005), il a été estimé que l'augmentation des prélèvements de bois énergie, avec notamment l'exportation d'arbres entiers plutôt qu'uniquement la grume, entraîne une augmentation de la récolte de biomasse de 50%, ce qui risque d'engendrer une exportation supplémentaire de minéraux variant de 100 à 200% selon les minéraux. Ces chiffres

varient également en fonction de l'âge du peuplement et de l'essence considérée (exportation plus importante chez les feuillus que chez les résineux), mais aussi en fonction des conditions locales : en effet l'essentiel des éléments minéraux du sol provient de la dégradation de la roche mère (Jonard et al. 2009). Par conséquent, la récolte des rémanents sur stations pauvres peut affecter grandement la fertilité du sol (Lattimore et al. 2009).

Le bois mort joue également un rôle dans le stockage temporaire du carbone (Harmon et al. 2009). Grâce à la photosynthèse, les arbres captent le CO_2 de l'atmosphère et en stockent une fraction sous forme de carbone dans leurs diverses structures (Waring et Schlesinger 1985). Lorsque le bois meurt, sa décomposition entraîne l'émission d'une fraction du carbone qu'il contenait dans l'atmosphère. Le reste, quant à lui, est transféré dans le sol. De ce fait, le réservoir « bois mort » constitue une étape de transition obligatoire dans le cycle du carbone et une voie d'entrée du carbone dans les sols (Berglund et Aström 2007).

2. La biodiversité étroitement associée au bois mort

En plus des services directs rendus par le bois mort au sein de l'écosystème forestier (stockage du carbone et recyclage des nutriments maintenant la fertilité des sols), celui-là a un rôle d'habitat déterminant pour de multiples espèces.

En effet, dans de nombreuses études, il est largement souligné l'importance du bois mort pour son rôle dans le maintien de la biodiversité (Berg et al. 1994 ; Bradshaw et al. 2009 ; Jonsell et al. 2007b ; Lonsdale et al. 2008). Pour une grande partie des espèces forestières, il constitue une source de micro-habitats originaux et variés mais aussi une ressource trophique (Grove 2002a ; Jonsson et al. 2005), ou un site d'abri ou d'hivernage. On estime ainsi que près d'un quart des espèces forestières sont plus ou moins directement dépendante de la présence de bois mort (Stokland et al. 2004). Ces espèces, qui « *sont impliquées dans ou dépendantes du processus de décomposition fongique du bois, ou des produits de cette décomposition, et qui sont associées à des arbres tant vivants que morts* » sont qualifiées de « **saproxyliques** » (Alexander 2008 ; Speight 1989). Dans un peuplement donné, le volume et la diversité de bois mort semblent être des caractères garants d'une

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

importante richesse en espèces saproxyliques (Lonsdale et al. 2008 ; Martikainen et al. 2000 ; Penttilä et al. 2004).

Le groupe le mieux représenté est l'ordre des mycètes dont près de 30 % des espèces appartiendraient en France au cortège saproxylique, vient ensuite les coléoptères avec 20 % (près de 2000 espèces, soit plus de la moitié des coléoptères forestiers) (Bouget 2007), d'où le choix d'étude de ce groupe faunistique dans cette thèse. On y trouve également des plantes (cryptogames), des vertébrés (chiroptères, rongeurs, oiseaux : pics et rapaces nocturnes), de nombreux diptères et hyménoptères, ainsi que d'autres invertébrés (isopodes, myriapodes).

III. La biodiversité des coléoptères saproxyliques

1. Pool d'espèces et règles d'assemblage

L'un des objectifs de l'Ecologie des communautés est de comprendre quelles sont les règles générales d'assemblage des espèces en communautés à partir d'un pool régional d'espèces plus large (Figure 2).

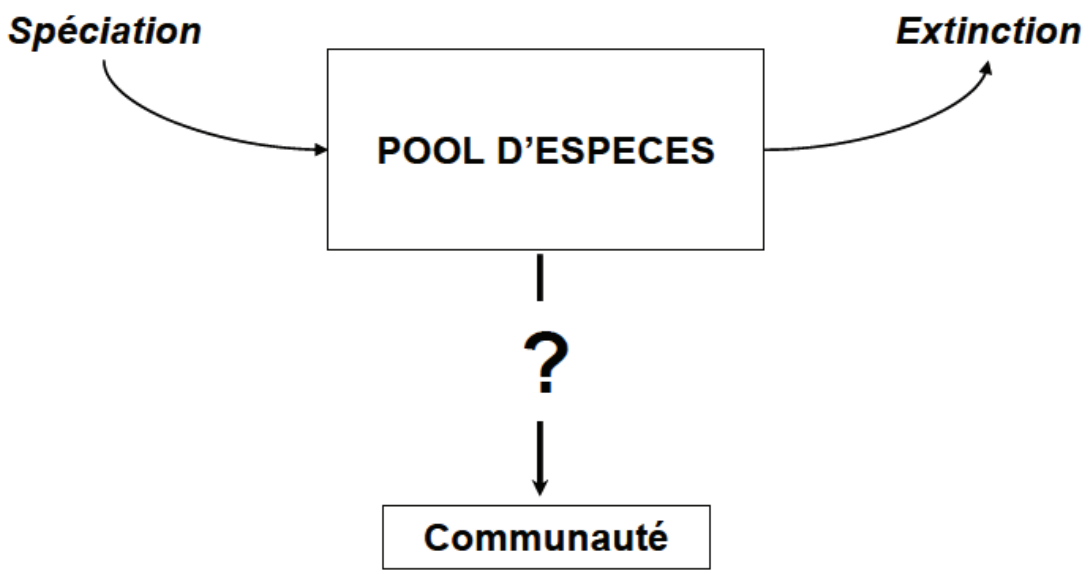


Figure 2 ***:*** *Les règles d'assemblage, une question centrale en Ecologie des communautés : comment les communautés s'assemblent-elles à partir d'un pool d'espèces ? (D'après Keddy et Weiher 1999).*

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Le terme de règle d'assemblage (« Assembly rules ») (Diamond 1975), est une vision déterministe de la structure des communautés écologiques où la compétition interspécifique empêche la coexistence de certaines espèces qui appartiennent à un même pool d'espèces. Actuellement les « règles d'assemblage » s'inscrivent dans une approche globale et hiérarchique d'identification de l'importance de différents processus de coexistence qui sont :

- La spécialisation ou l'adaptation des organismes aux conditions abiotiques (conditions de milieu : climat, disponibilité des ressources, intensité des perturbations).
- Les interactions interspécifiques, négatives (compétition), positives (facilitation), ou neutres suivant les variations de valeur sélective des individus en interaction.
- La colonisation ou l'immigration, soit les capacités de dispersion.
- Et enfin, les fluctuations démographiques qui correspondent aux variations aléatoires, imprédictibles du nombre d'individus d'une espèce au sein de la communauté, résultant de deux processus fondamentaux : le recrutement et la mortalité.

2. La théorie des filtres illustrée pour les coléoptères saproxyliques

Le terme de filtre a été introduit pour décrire l'effet de facteurs hiérarchisés sur le processus de tri des espèces dans l'assemblage des communautés (e.g. (Belyea et Lancaster 1999 ; Woodward et Diament 1991). Différents types de filtres opèrent suivant les conditions et suivant l'échelle. Belyea & Lancaster (1999) ont proposé une terminologie adaptée de Kelt et al. (1995) pour les facteurs déterminant l'assemblage des communautés en trois groupes de contraintes : les filtres de dispersion, les filtres environnementaux et les filtres correspondant à la dynamique interne à la communauté. A un instant *t*, la présence des coléoptères saproxyliques au sein d'un peuplement est donc dépendante des contraintes externes ou filtres environnementaux (biogéographie, dispersion, habitat) ainsi que des intéractions biotiques (Belyea et Lancaster 1999).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

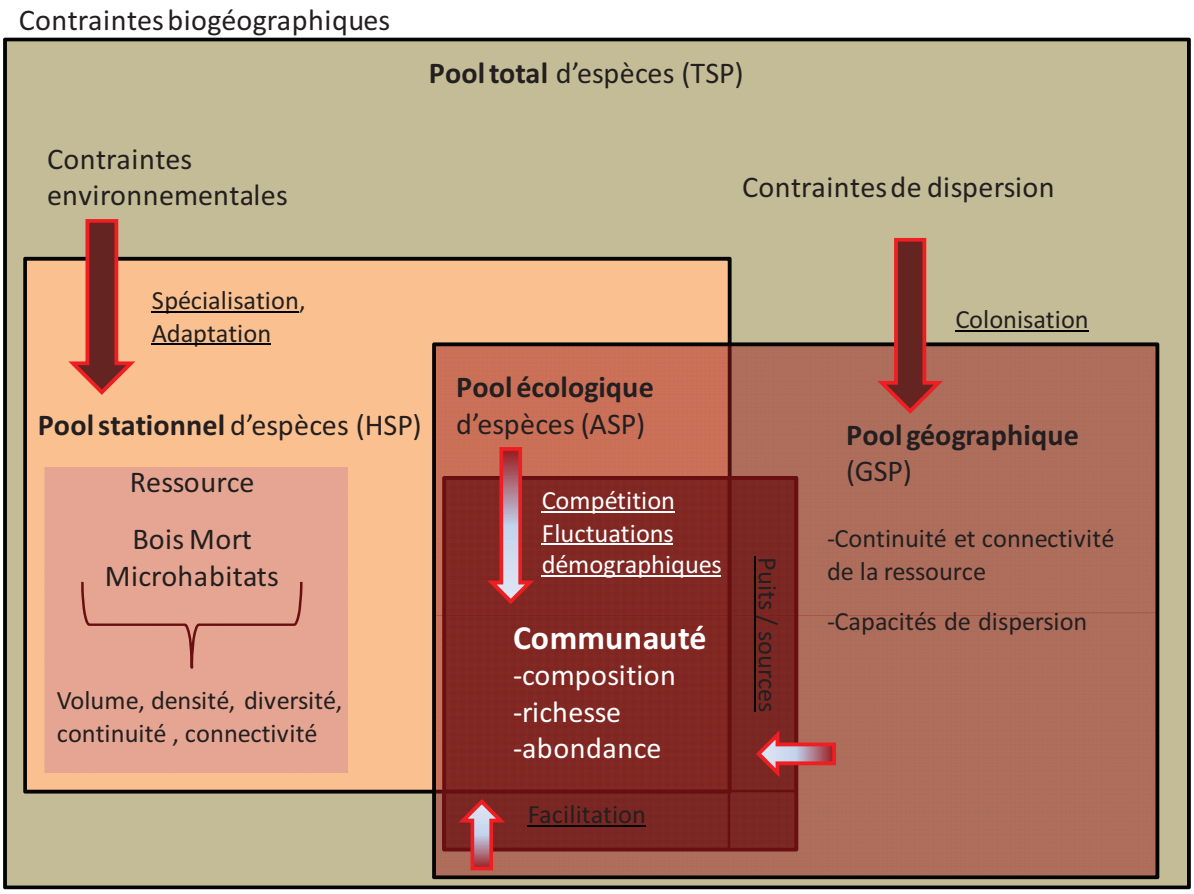


Figure 3 *: règles d'assemblage des espèces avec le changement d'échelle. Les différents pools d'espèces et les filtres (=contraintes) correspondants : le pool total d'espèces (total species pool – TSP); le pool d'espèces géographique (geographical species pool – GSP) ; le pool d'espèces stationnel (habitat species pool – HSP) ; le pool écologique d'espèces (ecological species pool – ESP) (d'après Belyea et Lancaster, 1999).*

A partir d'un pool total d'espèces (TSP), un premier filtre élimine à l'échelle biogéographique certaines espèces qui ne peuvent atteindre physiquement la communauté du fait d'une faible capacité de dispersion ou des différents hasards, opportunités de colonisation (pool géographique, GSP). Il y a également les contraintes d'habitat, qui incluent par exemple l'ensemble des propriétés abiotiques du bois mort et des microhabitats, que l'on peut qualifier de ressource, excluant alors les espèces non « adaptées » physiologiquement aux conditions de milieu (*habitat species pool* – HSP). Seules les espèces appartenant simultanément aux deux ensembles seront capables de se maintenir dans le site : ces espèces forment le pool écologique d'espèces (ESP). Enfin, les interactions biotiques contrôlent l'organisation des communautés par le biais des synergies positives ou négatives. Toutes les espèces capables de survivre dans les conditions abiotiques de l'habitat ne vont pas

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

forcément persister dans la communauté (*actual species pool* – ASP) qui définit le pool réel d'espèces vivantes à l'instant *t* dans le site d'étude (Figure 3).

Au sein de cette thèse, nous ne nous intéresserons qu'à des facteurs abiotiques, potentiellement impactés par l'augmentation des récoltes et qui peuvent être contrôlés par l'homme dans le cadre de la gestion forestière, comme le bois mort, aussi bien en quantité qu'en diversité. En effet, comme on peut le voir sur la figure 3, la diversité, soit les caractéristiques de la ressource (le bois mort pour les coléoptères saproxyliques) peuvent influencer le pool stationnel d'espèces, en raison des préférences écologiques de chaque individu. Les aspects de continuité et de connectivité de la ressource, ainsi que les facteurs biotiques, malgré leur importance ne seront pas étudiés.

3. Coléoptères saproxyliques : Influence des caractéristiques de la ressource « bois mort ».

Une multitude de facteurs conditionnent l'identité des coléoptères saproxyliques associés à un type de bois mort particulier. Ceux identifiés dans la littérature comme influençant la richesse sont : la continuité de la forêt et / ou du substrat dans le temps et dans l'espace (Bouget et Duelli 2004 ; Jonsell et Nordlander 2002 ; Siitonen et Martikainen 1994 ; Similä et al. 2003), la composition du paysage environnant (Økland et al. 1996), mais aussi la qualité / quantité de bois morts localement présents dans le peuplement (Nilsson et Baranowski 1997 ; Ranius 2002 ; Ranius et Jansson 2000 ; Schiegg 2000). La qualité du bois mort dépend de ses dimensions (diamètre et longueur des pièces de bois), sa position (chandelles sur pied, troncs au sol, branches mortes sur arbre vivant…), son essence, son degré de décomposition, son origine de mortalité (feu, ravageurs), de la saison de mortalité et des micro-habitats présents. D'autres facteurs, susceptibles de différer entre les forêts, comme la fermeture de la canopée (Økland 2002), l'exposition à la lumière (Lindhe et al. 2005) et l'humidité, peuvent également avoir des conséquences importantes sur la richesse et la structure des communautés de coléoptères saproxyliques.

Tous ces aspects déterminent l'attractivité du bois mort pour les différentes espèces ou assemblages d'espèces saproxyliques (Berg et al. 1994 ; Grove 2002a ; Harmon

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

et al. 1986 ; Heilmann-Clausen et Christensen 2004 ; Jonsell et al. 2007b ; Jonsell et al. 1998 ; Siitonen 2001).

3.1. La position

D'une manière générale, dans la littérature, même si des résultats contradictoires existent (Bouget et al. 2011b), il est indiqué que le bois mort au sol renferme davantage d'espèces saproxyliques que le bois mort debout (arbres morts sur pied, branches mortes et brindilles) (Berg et al. 1994 ; Franc 2007 ; Heilmann-Clausen et Christensen 2004). Néanmoins, la complémentarité des assemblages associés à ces différents types de bois mort a été mise en évidence par plusieurs auteurs (Bouget et al. 2011b ; Johansson et al. 2007 ; Jonsell et Weslien 2003 ; Sverdrup-Thygeson et Ims 2002).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Lorsqu'il est debout ou suspendu, ce bois mort est généralement plus sec et se désintègre plus lentement que le bois en contact avec le sol (Jomura et al. 2008), ce qui pourrait expliquer la diminution de l'abondance et de la diversité des insectes présents. Plusieurs études réalisées en Europe appuient cette théorie (Franc 2007 ; Gibb et al. 2006 ; Hjältén et al. 2007 ; Jonsell et Weslien 2003 ; McGeoch et al. 2007). Néanmoins, de nombreuses espèces ou assemblages d'espèces menacées sont strictement liés ou favorisés par les chandelles, (Bouget et al. 2011b ; Jonsell et al. 1998 ; Kappes et Topp 2004 ; Ulyshen et Hanula 2009), indiquant que les deux sortes de bois mort, de part la complémentarité des niches qu'ils offrent, sont importantes pour la biodiversité saproxylique. D'autre par, la quantité de bois mort debout ou dans le houppier n'est pas à négliger, elle peut représenter une grande proportion du volume de bois mort sur une parcelle. Par exemple, au sein d'une forêt suédoise de feuillus, Nordén et al. (2004a) a montré qu'environ 22 % du volume total de bois mort était composé de chandelles, et que le bois mort dans le houppier représente environ 6 % du volume total.

Enfin, un compartiment soumis depuis quelques années à la pression de récolte, notamment en Scandinavie, est celui des souches. En effet, elles sont largement répandues dans les forêts exploitées et sont désormais considérées comme une source possible de biomasse ligneuse pour la production d'énergie (Berglund et Aström 2007). Cependant l'extraction des souches pourrait entraîner des effets négatifs sur l'environnement (Walmsley et Godbold 2009). Les souches en cours de décomposition servent également de substrat pour la biodiversité même si peu d'études sur les souches en tant qu'habitat pour les insectes saproxyliques ont été menées (Fossestöl et Sverdrup-Thygeson 2009 ; Lindbladh et Abrahamsson 2008). Malgré son importance, ce compartiment ne sera pas étudié au sein de cette thèse.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

3.2. Le diamètre : pourquoi s'intéresser aux rémanents ?

Le diamètre semble être également une propriété très importante des pièces de bois mort. Les pièces de bois mort de tailles différentes sont associées à des cortèges d'espèces saproxyliques distincts (Brin et al. 2011 ; Jonsell et al. 2007a).

Il est souvent considéré que les petits diamètres (Fine Woody Debris : FWD, souvent définis comme inférieurs à 10 cm de diamètre) hébergent moins d'espèces que les diamètres supérieurs (Coarse Woody Debris : CWD, avec un diamètre supérieur à 10 cm), qui sont identifiés comme des habitats critiques pour certaines espèces rares (Jonsell et al. 1998 ; Langor et al. 2008). Néanmoins, quelques études tendent à montrer qu'à l'échelle d'une parcelle, la richesse spécifique semble plus forte pour les FWD, notamment en raison du plus grand nombre de pièces de FWD par peuplement (Jonsell 2008).

A l'inverse des CWD, les insectes saproxyliques associés aux pièces de petits diamètres n'ont fait l'objet que de rares études, principalement en forêt boréale du centre ou du nord de l'Europe (Ferro et al. 2009 ; Jonsell et al. 2007a ; Kruys et Jonsson 1999 ; Nittérus et al. 2004). En effet, Jonsell et al. (2007a) font le constat que la plupart des études portant sur l'effet du diamètre du bois mort ont été réalisées sur une fourchette allant de 10 à 80 cm. De ce fait, il s'avère que les assemblages de coléoptères associés aux petits morts sont encore mal connus (Ferro et al. 2009).

Enfin, globalement, la littérature manque d'études réalisées en forêts tempérées, tandis que celles réalisées en milieu boréal montrent des résultats contradictoires en fonction de l'essence (chêne, épicéa, hêtre), la gamme de diamètre étudié, mais aussi selon l'unité de mesure utilisée pour la densité d'espèces (la richesse spécifique des coléoptères est exprimée, selon les cas, par m^3, par hectare ou par pièce de bois) (Brin et al. 2011 ; Jonsell 2008).

3.3. Le stade de décomposition et l'ambiance lumineuse

Une succession d'espèces et d'assemblages accompagne la décomposition du bois, traduisant la diversité de leurs régimes trophiques (Dajoz 1998). Différents

assemblages sont en général associés aux différents stades de dégradation depuis le bois mort frais jusqu'à sa transformation en humus. Les bois morts frais sont ainsi colonisés par des xylophages pionniers, pour la plupart thermophiles, tandis que les bois morts décomposés, abritent des saproxylophages, souvent sciaphiles (plus tolérants à un ombrage important) (Bouget et al. 2005). De nombreuses espèces semblent dépendantes d'une ambiance forestière particulière, davantage étant thermophiles que sciaphiles (Jonsell et al. 2007b). Johansson et al.(2007) , Økland (2002), Sippola et al. (2002) ont montré que certaines espèces n'ont été observées que dans des peuplements fermés qui offrent une ambiance microclimatique plus fraîche.

Par conséquent, la composition du cortège saproxylique est également fonction de l'exposition et de l'état de dégradation (« âge ») du bois mort, d'où l'importance d'abandonner durablement du bois mort en forêt afin d'avoir tous les stades représentés en même temps.

3.4. Îlots de vieux bois et arbres habitats : Les vieux arbres offrent des habitats indispensables.

Le terme « îlots de vieux bois » regroupe deux notions : les îlots de vieillissement et les îlots de sénescence (voir encadré 1). La superficie moyenne de ces îlots est d'environ 1ha en France. Au sein des ces îlots, il y a une production de bois mort assurant une concentration spatiale et une continuité temporelle assez fortes en bois mort, favorisant ainsi la biodiversité saproxylique (Franc et al. 2007 ; Jonsell et Nordlander 2002).

Ces stades « âgés » abritent en effet de vieux et gros arbres, renfermant une kyrielle de structures d'habitats et de sources de nourriture (nécroses, cavités et fentes, décollements d'écorce, grosses branches mortes dans le houppier, coulées de sève, fructifications de champignons saproxyliques…), dont la densité augmente avec l'âge (Humphrey 2005 ; Larsson 2001). C'est la raison pour laquelle on les appelle « arbre-habitat » (Lachat et Bütler 2007). Divers résultats de recherche récents confirment la très haute valeur écologique des gros arbres (Vuidot et al. 2010 ; Winter et Möller 2008).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Il apparaît dans la littérature que de nombreuses espèces saproxyliques sont strictement liées aux arbres de gros diamètre qu'ils soient vivants ou morts (Ranius et Jansson 2000 ; Siitonen et Saaristo 2000). Les stades « âgés » présentent une plus forte richesse et une composition originale en coléoptères saproxyliques par rapport aux stades moins matures. Il est ainsi estimé que la diversité des espèces associées aux arbres augmente beaucoup après la maturité de l'arbre. Elle augmente principalement lorsque l'arbre arrive au double de son âge d'exploitabilité, mais aussi aux 2/3 de sa longévité (Branquart et al. 2005).

Encadré 2 : Îlot de vieux bois définitions

Îlot de vieillissement : « *petit peuplement ayant dépassé les critères optimaux d'exploitabilité économique et qui bénéficie d'un cycle sylvicole prolongé pouvant aller jusqu'au double de ceux-ci. L'îlot de vieillissement peut faire l'objet d'interventions sylvicoles, les arbres du peuplement principal conservant leur fonction de production. Ces derniers sont récoltés à leur maturité et, en tout état de cause, avant dépréciation économique de la bille de pied. L'îlot de vieillissement bénéficie en outre d'une application exemplaire des mesures en faveur de la biodiversité (bois mort au sol, arbres morts, arbres à cavité). […]. Le recrutement d'îlots de vieillissement est examiné lors de l'élaboration de l'aménagement parmi les unités de gestion qui pourraient faire partie du groupe de régénération et leur maintien est examiné à chaque révision d'aménagement forestier* ».

Îlot de sénescence : « *petit peuplement laissé en évolution libre sans intervention culturale et conservé jusqu'à son terme physique, c'est-à-dire jusqu'à l'effondrement des arbres. Les îlots de sénescence sont composés d'arbres de faible valeur économique et qui présentent une valeur biologique particulière (gros bois à cavité, vieux bois sénescents…). Les îlots de sénescence sont donc préférentiellement recrutés dans des peuplements de qualité technologique moyenne à médiocre, des peuplements peu accessibles, des séries boisées d'intérêt écologique… Pour des raisons de sécurité et de responsabilité, ils sont choisis hors des lieux fréquentés par le public.* »

Tiré de : ONF (2009b). Îlots de vieux bois. NDS-09-T-310: 6.

3.5. La connectivité spatiale et la continuité temporelle

La composition des assemblages de coléoptères saproxyliques ainsi que la richesse semblent influencées par la continuité temporelle de l'habitat mais aussi par la connectivité spatiale, soit la quantité globale de bois mort à l'échelle du paysage (Franc et al. 2007).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Or, il s'avère que les effets de la gestion forestière sur le bois mort peuvent être complexes et très variables dans le temps et l'espace, surtout lorsqu'on considère une mosaïque des propriétés foncières dans le paysage.

La continuité temporelle du bois mort est une variable critique pour la persistance à long terme des espèces (Jonsell et Nordlander 2002). Par exemple, la continuité semble expliquer la grande diversité des coléoptères se trouvant sur les vieux arbres solitaires des prairies peu boisées (Ranius 2002), et cela malgré un volume de bois mort local très faible. L'absence de continuité temporelle de bois mort durant les phases passées de déforestation intensive en Europe (Bradshaw 2004) ayant sûrement causé l'extinction d'espèces.

Pour ce qui est de la continuité spatiale de l'habitat au niveau du paysage, elle semble moins susceptible d'être un facteur limitant dans des régions largement boisées, comme les pays Scandinaves (Martikainen et al. 2000 ; Ohlson et al. 1997), mais peut devenir critique dans les régions où les forêts ont été (et sont toujours) fragmentées, comme on peut le voir dans le sud de l'Europe. Or, actuellement, avec la densification de la desserte forestière en vue d'améliorer l'exploitabilité des peuplements, il pourrait y avoir une fragmentation accrue des habitats. Par fragmentation, on entend une augmentation de la distance entre deux tâches d'habitats favorables pour certaines espèces mais aussi une réduction des surfaces de milieu intérieur forestier dépourvu d'effet de lisière.

In fine, de nombreuses espèces peuvent être absentes des forêts tempérées parce qu'elles ne sont pas présentes dans le paysage environnant, en raison d'un manque de continuité spatiale ou temporelle de l'habitat. Cette interprétation restent toutefois délicate compte tenu du manque de connaissances sur les capacités et les modalités de dispersion de la plupart des Coléoptères saproxyliques (Jonsell et Weslien 2003 ; Laaksonen et al. 2008 ; Ranius et Fahrig 2006), notamment en forêts tempérées.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. Perspectives de changement des pratiques sylvicoles

1. Augmentation des récoltes sylvicoles

Dans l'ensemble, la sylviculture intensive à vocation énergétique pourrait se traduire par une augmentation de la récolte de 3 façons :

Une intensification des prélèvements sur des surfaces déjà exploitées avec une diminution de la durée des rotations et/ou une valorisation de composantes de la biomasse auparavant peu valorisées ou valorisées autrement jusqu'à présent : bois d'industrie / papeterie (produits d'éclaircie, autres pièces non marchandes [purges…], souches). Mais également un prélèvement plus complet de bois avec la récolte des menus bois (de diamètre inférieur à 7 cm, houppiers et arbres entiers) (Encadré 2). (Traité au sein de cette thèse)

Des prélèvements dans des zones jusqu'alors non exploitées, augmentation de la surface de coupe, comme exploitation des taillis et taillis sous futaie (TSF) vieillis (> 60ans), des peuplements reculés mal desservis, ou trop pentus (Traité au sein de cette thèse)

La création de nouvelles « forêts », par exemple la conversion de peuplements forestiers ou de zones agricoles en taillis à courte ou très courte rotation (TCR, TTCR). (Non traité au sein de cette thèse)

1.1. L'intensification des prélèvements

De nombreuses études, réalisées par l'ADEME, IFN et le CEMAGREF ont tenté d'estimer les stocks de biomasse potentiellement mobilisable. Or, au vu des différences entre les chiffres, on ne peut que constater qu'il existe une relative incertitude vis-à-vis de la quantité de ressource effectivement mobilisable (CEMAGREF 2007,2009 ; Inventaire Forestier National (IFN) 2005,2010). Sur notre territoire, il est estimé qu'en raison du morcellement et de la difficulté d'accès, environ 30 % de la surface forestière française, soit près de 5 Mha, ne sont absolument pas exploités (Landmann et al. 2009). Cependant, il apparaît totalement audacieux d'envisager une exploitation directe et totale de cette surface. Il y a alors fort à parier que l'intensification des prélèvements se fera en grande partie sur des

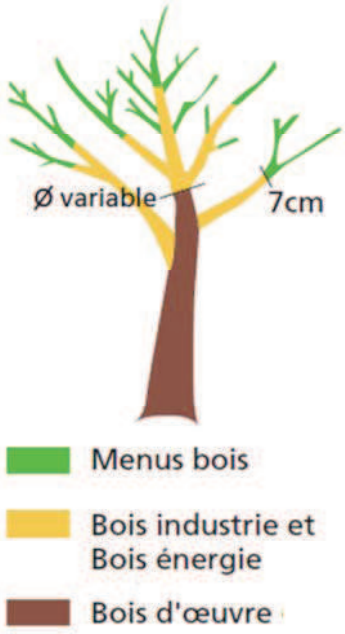
surfaces déjà mises en exploitation et que l'augmentation de la production se fera en abaissant les diamètres d'exploitabilité et en raccourcissant les durées de rotation. Or sur certains massifs, l'exploitation semble déjà au maximum des capacités de production du milieu.

Il est par conséquent à craindre que l'intensification de la sylviculture entraîne (Bouget et al., dans Landmann et al., (2009)) :

- une diminution des vieux arbres et des bois morts, habitats privilégiés pour la biodiversité inféodée aux forêts vieillies
- un tassement des sols dû à la mécanisation
- une forte mise en lumière du sol, néfaste pour les taxons sciaphiles.

La question de l'exploitation des rémanents et des petits bois en forêt à des fins énergétiques fait donc s'interroger sur les conséquences écologiques.

Encadré 2: Usage potentiel du bois en France



Trois catégories d'usages potentiels des bois existent en France. La compartimentation des volumes repose à la fois sur des critères dimensionnels et de qualité des bois.

1.Usage bois d'oeuvre : Biomasse de la tige dont la qualité autorise des usages bois d'oeuvre (sciage, déroulage, etc.)

2.Usage potentiel Bois Industrie et Bois Énergie: Biomasse de la tige dans les bois de diamètre > 7 cm et non valorisable en BO et biomasse des branches de diamètre > 7 cm

3.Usage potentiel Bois Energie, plaquettes et granulés: Biomasse de la tige et des branches dans les bois de diamètre < 7 cm.

Adapté de L'IF n° 24, 1er trimestre 2010

1.2. La mise en exploitation de peuplements jusque-là « abandonnés »

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

La demande accrue de biomasse peut engendrer une mise en exploitation de forêts jusque-là laissées à l'abandon, non exploitées :

- Toutes les zones difficiles d'accès qui nécessiteraient la création de nouvelles dessertes ou de techniques d'extractions des bois plus spécifiques et coûteuses.
- La mise en exploitation des parcelles privées, qui sont souvent de petite surface, très morcelées sur le territoire, mais qui représentent tout de même 75% de la surface forestière française (Ballu 2007).
- L'utilisation des taillis datant de la moitié du XXe siècle, peu exploités du fait, soit de l'immaturité des peuplements, soit de la non-rentabilité des coupes.
- Des zones protégées (parc national, réserve naturelle, série d'intérêts écologiques particuliers) non exploitées pour des raisons environnementales.

La mise en exploitation de ces forêts fait craindre aux écologues une augmentation de la fragmentation des habitats, un dérangement accru des espèces, une réduction du diamètre des arbres entraînant une diminution du nombre de microhabitats, et une réduction des surfaces mises en réserves qui sont des zones à biodiversité importante (Paillet et al 2010).

1.3. La création de nouvelles « forêts » pour le bois-énergie : les TCR et TTCR

(Cette thématique ne sera pas traitée au sein de cette thèse)

Une troisième possibilité pour répondre à la demande croissante en bois-énergie consiste à substituer des peuplements forestiers classiques pour créer de nouvelles zones de production tel que :

- Des taillis à courte rotation (TCR). D'une densité de 1000 à 4000 tiges/ha, ils sont en général constitués de peupliers récoltés tous les 7 à 8 ans. Ils sont récoltés en billon ou en plaquettes pour être valorisés en trituration, en papeterie ou en bois-énergie.
- Des taillis à très courte rotation (TTCR). Taillis très denses souvent de saules ou de peupliers: 10 000 à 15 000 tiges/ha, avec coupe rase tous les 2-3 ans, transformés en broyats et valorisés en énergie.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Bien que ces cultures ne représentent aujourd'hui qu'une faible partie du territoire et que leur culture demeure écologiquement avantageuse (Paine et al. 1996), elles présentent des inconvénients potentiels. En effet ces cultures s'avèrent exigeantes en eau, le contrôle de la strate herbacée les premières années peut induire l'utilisation d'herbicide, et un dessouchage en fin de culture. Les premières études montrent également que ces plantations sont pauvres en biodiversité, que ce soit sur le plan structurel ou en terme de composition en espèces (Gosselin, M. dans Landmann et al. (2009)).

1.4. En résumé

Dans l'écosystème forestier, la perspective d'une intensification des prélèvements de biomasse ligneuse pourrait entraîner une régression de la densité de vieux arbres, du volume moyen et de la diversité de bois mort (Gosselin et Bouget 2003 ; Jonsell et al. 2007b ; Rudolphi et Gustafsson 2005), des modifications édaphiques, ainsi qu'un appauvrissement de la biodiversité forestière (Cacot et al. 2006 ; Lattimore et al. 2009).

V. Impact des changements de sylviculture sur le bois mort et la structuration des forêts

1. Disponibilité en bois mort : Volume et dynamique

A l'échelle du peuplement, dans un écosystème forestier, les flux qui alimentent le compartiment bois mort et qui permettent sa dégradation dépendent de processus physiques et biologiques complexes. Au sein des forêts naturelles, le stock de bois mort a des origines variées, généralement multiples et concordantes. On peut citer par exemple la compétition entre les arbres (notamment dans les jeunes stades) ou entre les branches conduisant à un élagage naturel avec chute de branches. Le vieillissement, les vents et tempêtes, les sécheresses exceptionnelles, les ravageurs (exemple des scolytes), les hémiparasites (gui…) et autres maladies se conjuguent

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

souvent pour aboutir à l'affaiblissement de l'arbre et *in fine* à sa mort totale ou partielle (Harmon et al. 1986 ; Siitonen 2001). Il est estimé que dans les forêts non exploitées ce volume bois mort représente entre 5 et 30 % du volume de bois sur pied (Fridman et Walheim 2000). *A contrario*, dans les forêts exploitées, l'objectif de production de bois d'œuvre dans des délais les plus brefs possibles conduit à modifier profondément cette dynamique. Les principaux facteurs de création de bois mort ne sont plus naturels mais dus aux actions humaines, par les élagages, éclaircies et coupes finales, sous forme de branches, grumes ou souches ((Green et Peterken 1997). Dans les pessières suédoises, il est estimé que 65 à 75 % du volume de bois mort total est enlevé lors de l'extraction des rémanents de coupe (Rudolphi et Gustafsson 2005). Au sein des forêts françaises exploitées, la quantité de bois mort se situerait aux alentours de 16,6 ± 0,6 m^3/ha dont 7,8 ± 0,2 m^3/ha de diamètre 5 à 10 cm (Inventaire Forestier National (IFN) 2010), alors que ces mêmes valeurs sont comprises entre 40 et plus de 100 m^3/ha dans les forêts à dynamique naturelle en contexte équivalent (Vallauri et Poncet 2002). D'autre part, la gestion forestière tend à modifier la distribution des classes de diamètre, avec une diminution, voire même une raréfaction des gros diamètres au profit des plus petits. Elle peut également entraîner la disparition de nombreux types de bois mort et d'habitats potentiels associés comme les chandelles (arbres morts restés debout), les cavités ou les polypores (Ehnström 2001 ; Fridman et Walheim 2000 ; Ranius et al. 2003). Dahlberg 2005 (dans Berglund et Aström 2007) estime par exemple que la diminution du volume total de bois mort est de 30 % dans les zones exploitées, parmi lesquels on note une diminution de 20 % du volume de fins diamètres (< 7 cm de diamètre). De la même manière, Rudolphi and Gustafsson (2005) ont montré qu'environ 40 % du bois mort au sol en décomposition est récolté au cours des processus d'extraction des résidus.

2. Vieux et gros arbres : conséquences de la réduction des révolutions

La réduction de la durée des révolutions liée à un abaissement de l'âge d'exploitabilité pourrait induire une diminution de la densité de vieux peuplements, et par conséquent une diminution du nombre de vieux arbres. Cependant, il s'avère que les gros diamètres sont relativement bien corrélés aux vieux arbres et possèdent par

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

conséquent des caractéristiques structurelles totalement distinctes des jeunes arbres (Sillett et al. 2010). Dans de nombreuses études, les arbres de gros diamètre semblent être des composants importants de la forêt : ils constituent une source de grosses chandelles, de bois mort et de microhabitats (Franklin et al. 2002). Le développement de "caries ", de cavités, de bois mort dans le houppier (cimes ou branches) ainsi que les carpophores, se fait préférentiellement sur les gros arbres (Vuidot et al. 2010). Tout cela représente bien entendu des habitats potentiels pour de nombreuses espèces (Dodelin 2006 ; Similä et al. 2003), notamment pour la biodiversité inféodée aux vieilles forêts (ex : cortèges d'insectes ou champignons saproxyliques).

3. En résumé

La gestion et l'exploitation intensive des forêts tempérées ou boréales en Europe par le passé, ont fait du bois mort un élément relativement rare, voire totalement absent pendant des périodes prolongées (Christensen et al. 2005 ; Siitonen 2001). En conséquence, le nombre d'espèces saproxyliques a régressé à l'échelle locale ou régionale (Ódor et al. 2006 ; Speight 1989).

Aujourd'hui, le nombre d'espèces saproxyliques menacées est encore très élevé. Ainsi, la protection des organismes saproxyliques joue un rôle majeur dans les programmes de conservation, comme par exemple dans le Programme de l'Union européenne Réseau Natura 2000. Au niveau européen, d'après un scénario caractérisé par une intensification de l'extraction de la biomasse ligneuse, il a été montré que la quantité de bois mort en 2030 sera de 5,5 % inférieure à la valeur existante en 2005 (Verkerk et al. 2011). Par conséquent, le renforcement des prélèvements de biomasse pourrait avoir des répercussions sur les écosystèmes et paysages forestiers, posant alors la question du compromis à réaliser entre le prélèvement de la biomasse et la rétention de bois mort pour la conservation de la biodiversité.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

VI. De la problématique aux objectifs de la thèse

En France, on enseignait autrefois aux forestiers qu'il fallait éliminer les arbres morts ou dépérissants, ce qui constituait même une forme de lutte préventive contre les ravageurs (Nageleisen et Huart 2005), les risques d'incendies et d'accidents. Puis la science a permis de mieux comprendre le rôle écologique du bois mort dans le fonctionnement des forêts. La forêt est le théâtre d'une intense activité biologique entre le sol et les plantes dont le bois mort fait partie. Même si le bois mort semble être un élément essentiel dans la préservation de la biodiversité des écosystèmes forestiers, il pose des difficultés en termes de définition, de suivi, d'utilisation et d'acceptabilité par les gestionnaires forestiers (Deuffic et Bouget 2010). Pour apporter des éléments de réponse à ces interrogations nous avons réalisé dans un premier temps une méta-analyse portant sur l'un des indicateurs de biodiversité les plus couramment cités dans la littérature : le volume de bois mort. L'objectif principal étant de mieux appréhender son importance et ses limites en tant qu'indicateur = > Chapitre 2 : Le volume de bois mort : un bon indicateur de biodiversité ? (Figure 4)

Comme vu précédemment dans l'introduction, l'intensification des prélèvements de bois va se caractériser par deux actions majeures (voir figure 4) :

- **Un développement de la filière bois énergie** : récolte des petits rémanents, étudié dans le volet « Emergence », chapitre 4.
- **Une dynamisation de la sylviculture** : coupe de parcelles auparavant abandonnées (volet « Taillis vieillis » chapitre 5) et diminution des rotations (volet « Tronçais » chapitre 6).

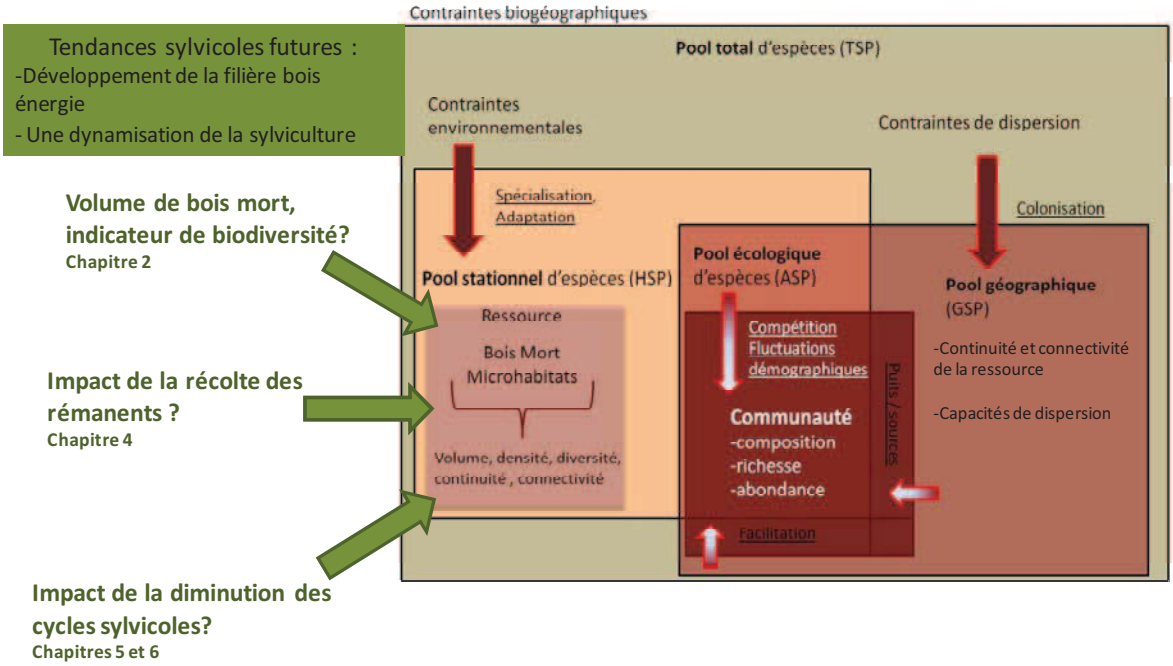


Figure 4 *: Schéma conceptuel du questionnement scientifique de la thèse.*

Depuis maintenant une vingtaine d'années, dans les pays scandinaves ou nord américains, soit dans un contexte boréal, de nombreuses études, ont été réalisées sur l'impact de l'intensification de la récolte des rémanents et la biodiversité saproxylique associé. A l'inverse, au sein des forêts tempérées, seules quelques études ont vu le jour (Müller et al. 2008) notamment en France (Bouget 2005 ; Bouget 2007 ; Bouget et al. subm. ; Bouget et al. 2011b) où leur nombre reste très limité. Or les résultats obtenus dans le contexte boréal scandinave s'avèrent difficilement extrapolables à nos conditions techniques et pédo-climatiques.

En 2003 l'AFOCEL, en collaboration avec l'IDF, l'INRA et l'UCFF, a réalisé pour l'ADEME une étude bibliographique sur l'impact de l'intensification de la récolte des rémanents en forêt, insistant sur les risques pédochimiques (Cacot et al. 2004). Un guide pratique a ensuite été commandé par l'ADEME aux mêmes partenaires pour raisonner le prélèvement des rémanents afin de réduire le risque d'appauvrissement minéral (Cacot et al. 2006).

En revanche, ce n'est qu'à partir de 2005 que l'étude de la relation entre les rémanents et la biodiversité (principalement entomologique avec les coléoptères saproxyliques, mais aussi fongique) a été partiellement intégrée à deux projets auxquels a participé l'équipe Biodiversité du Cemagref de Nogent sur Vernisson :

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

- **RESINE 2005-2008** (*REprésentations Sociales et Intérêts écologiques de la NEcromasse*), dont le volet écologique vise à disséquer les relations entre les descripteurs du bois mort à différentes échelles (de la pièce au paysage) et la biodiversité. Mais aussi une thèse constituant l'un des volets de ce projet, réalisée par Antoine Brin en 2008 de l'EIP de Toulouse : « Le bois mort et les coléoptères associés dans les plantations de pin maritime (*Pinus pinaster* L.), Implications possibles pour la gestion durable des forêts et l'élaboration d'indicateurs de biodiversité. »

- **REGIX 2005-2009** (*Référentiel unifié, méthodes et expérimentations en vue d'une meilleure évaluation du gisement potentiel en ressources lignocellulosiques agricole et forestière pour la bioénergie en France*), dont le volet écologique coordonné par le FCBA est consacré à une première exploration de l'impact écologique de l'intensification des prélèvements de rémanents.

En se rattachant à la figure 5, l'objectif poursuivi dans cette thèse est de mieux comprendre les conséquences des tendances sylvicoles à vocation énergétique sur la biodiversité, mais aussi de progresser dans la compréhension des règles d'assemblage en hiérarchisant le poids des principaux facteurs influençant la composition des communautés de coléoptères saproxyliques et ceci dans le but d'émettre des recommandations vis-à-vis des facteurs abiotiques.
Par conséquent dans un premier temps, l'un des volets de la thèse (Figure 5) a cherché à évaluer directement la biodiversité en coléoptères saproxyliques associée à différents types de rémanents d'exploitation, afin d'identifier les principaux facteurs déterminants la composition de leurs assemblages => Volet « Emergence » (Chapitre 4), permettant de compléter les deux projets déjà énoncés.

Dans un deuxième temps, au sein de la thèse nous nous sommes intéressés aux taillis-sous-futaie vieillis (taillis abandonnés depuis le milieu du XXe siècle) qui risquent d'être réutilisés dans les années à venir pour produire du bois de chauffage (Figure 5). Encore une fois, aucune étude n'a encore été réalisée pour prendre en compte l'impact de leur vieillissement sur la biodiversité en coléoptères saproxyliques et donc de l'incidence de leur remise en exploitation. Or, il semble que ces taillis soient riches en gaules sèches et en perches mortes sur pied, qui sont des éléments

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

d'une haute valeur écologique pour les coléoptères saproxyliques (Bouget et al. 2011b). La conservation de ces zones vieillies pourrait alors permettre de compléter le réseau mis en place par l'ONF avec les îlots de vieux bois. C'est dans ce contexte que le volet « Taillis Vieillis », présenté en Chapitre 5 de la thèse, permettra d'évaluer la biodiversité en coléoptères saproxyliques au sein de ces taillis-sous-futaie laissés à l'abandon depuis le milieu du XXe siècle.

Enfin, dans un troisième temps, pour appréhender les conséquences sur la biodiversité saproxylique des futures diminutions de la durée des rotations, ainsi que l'importance des îlots de vieux bois, un échantillonnage a été réalisé sur une forêt de chênes, l'une des plus connue de France grâce à ses arbres de plus de 300 ans : la forêt de Tronçais. Ce dernier volet de thèse vise à comparer la biodiversité (assemblages entomologiques) observée le long d'un gradient d'âge de peuplements forestiers, jusqu'au dépassement du cycle sylvicole normalement réalisé => Volet

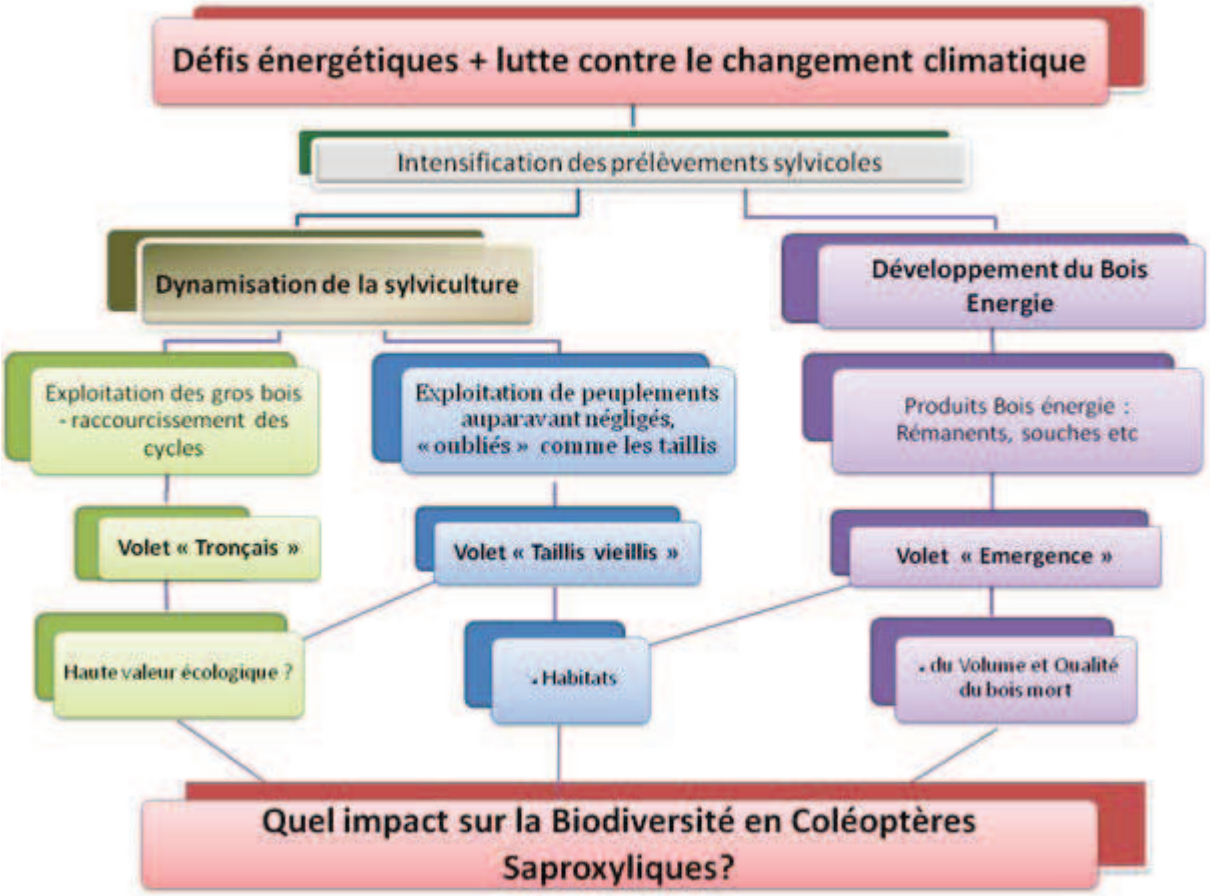


Figure 5 *: Schéma global situant les trois plans d'échantillonnage réalisés au sein de cette thèse dans le contexte national actuel.*

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Chapitre 2

Le volume de bois mort, un bon indicateur de biodiversité ?

I. Qu'est-ce qu'un indicateur ? Quel est son rôle ?

Les indicateurs de biodiversité sont aujourd'hui au cœur de plusieurs initiatives aux niveaux national, européen et international (Balmford et al. 2005 ; European Environment Agency (EEA) 2007). Depuis le Sommet de la Terre de Rio en 1992 et la conférence de Johannesburg (2002), le suivi de la biodiversité est reconnu comme urgent et nécessaire. Cependant, il apparaît très complexe, voire techniquement impossible d'appréhender et de suivre la biodiversité dans son ensemble. Par conséquent, afin de faciliter l'évaluation de la diversité biologique, on essaie d'avoir une idée réaliste de la situation en utilisant des indicateurs pertinents. Les écologues ont subdivisé le concept de biodiversité en différentes composantes (génétique, espèces, écosystèmes, diversité du paysage) (Heywood et Iriondo 2003), conduisant à une multitude d'indicateurs de biodiversité classés en 2 groupes : les indicateurs structurels dits indirects ou les indicateurs taxinomiques dits directs (Levrel et al. 2007).

On peut définir les indicateurs comme étant des outils de diagnostic et de communication, facilitant l'évaluation ainsi que le suivi de la biodiversité. Cependant, la multiplication des travaux sur les indicateurs de biodiversité reflète non seulement la complexité de leur objet d'étude, mais également la diversité de leurs usages (Feld et al. 2009). Les indicateurs servent non seulement à contrôler l'état et l'évolution de la biodiversité, mais également à fournir des informations à destination des acteurs politiques sur les moyens d'améliorer l'efficacité des programmes de gestion et

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

politiques liés à la biodiversité (Feld et al. 2010). Il existe différents modèles de construction et d'organisation des indicateurs. L'un des modèles les plus connus est celui mis en place par l'OCDE (Organisation de coopération et développement économique) (OCDE 1993): le modèle Pression / Etat / Réponse (PER), complexifier en DPSIR : Forces, Pressions, Etat, Impacts, Réponses. Ce modèle vise à décrire les interactions entre la société et l'environnement à l'aide d'indicateurs et de statistiques diverses. Les activités humaines comme la consommation d'énergie (**forces**) exercent des **pressions** sur l'environnement et modifient la qualité et la quantité des ressources naturelles (**état**), ce qui peut avoir des **impacts** économiques ou écologiques. La société réagit alors aux changements des pressions ou d'états par des programmes et des politiques environnementales ainsi qu'économiques destinées à prévenir, réduire ou corriger les pressions et/ou les dommages environnementaux (**réponses de la société**). Pour répondre à ces différents besoins, il est nécessaire que les indicateurs répondent à trois critères de base : *(i)* la pertinence politique, *(ii)* la justesse d'analyse et *(iii)* la mesurabilité. Pour cela, ils doivent être suffisamment « honnêtes » dans leurs approximations d'un point de vue scientifique et doivent pouvoir donner une vue synthétique d'un ensemble de données (Duelli et Obrist 2003), afin de permettre la mise en place de politiques de protection de la biodiversité.

Globalement, un indicateur de biodiversité efficace doit avoir un faible coût de mise en œuvre, être robuste, fiable et précis, compréhensible et utilisable par tous les acteurs. Un "bon" indicateur doit permettre l'évaluation des progrès accomplis afin de freiner le rythme de perte des éléments constitutifs de la biodiversité au niveau des écosystèmes, des espèces et de la diversité génétique. Par conséquent, il est clair que les indicateurs de biodiversité sont incontestablement des leviers permettant le développement des mesures en faveur de la biodiversité dans le but ultime de préserver l'intégrité des écosystèmes en associant leur capacité à fournir des biens et des services, lesquels sont intimement liés au bien-être de l'homme.

Cependant, de l'avis de Duelli et Obrist (2003), Hansson (2001), Heywood et Iriondo (2003), Lindenmayer (1999) et Lindenmayer et al. (2000), il ressort dans la plupart des cas que l'utilisation d'indicateurs pour évaluer une pratique humaine sur un groupe donné (végétation, insectes, oiseaux, lichens,...), génère souvent des

résultats contradictoires. L'échec de ces indicateurs est probablement dû au fait qu'ils sont fondés sur la présence, l'abondance ou la richesse des groupes taxinomiques (Dolédec et al. 1999), qui peuvent fluctuer naturellement, d'un site à l'autre, selon la géographie et la répartition de l'habitat dans lequel on se trouve (Blondel 1995).

II. Les indicateurs forestiers

De nombreuses espèces ne résident qu'en forêt, ce qui en fait un lieu très important, original, et participant grandement à la biodiversité terrestre.

La recherche d'indicateurs de biodiversité, en vue de contrôler l'impact de la gestion sur la biodiversité, a donné lieu à beaucoup de débats (Heywood et Iriondo 2003 ; Lindenmayer 1999 ; Lindenmayer et al. 2000). La première raison est, comme mentionné ci-dessus, la complexité du concept de biodiversité qui englobe la génétique, les espèces, les écosystèmes ainsi que la diversité du paysage à diverses échelles de temps et d'espace (Noss 1990).

1. Indicateur direct et indirect

Les indicateurs taxinomiques, dits directs, se focalisent sur le suivi de certains taxons. Ils s'intéressent à des éléments structuraux tels que la richesse des espèces et indices informationnels (comme par exemple l'indice de Shannon) (Duelli 1997). Plus spécifiquement, ces indicateurs cherchent à suivre au plus près les espèces, ou groupes d'espèces menacées importantes sur le plan socio-économique, sensibles et limitées par les ressources (bois mort, vieux arbres, forêt non exploitée) , mais aussi par leur faible capacité de dispersion face à la fragmentation de leur habitat (Levrel 2006 ; Lindenmayer et al. 2000). Ils cherchent à renseigner l'état de la biodiversité, de manière directe en s'intéressant aux différentes entités du vivant. Cela explique pourquoi on peut parler d'indicateurs directs. En fait, ils permettent de mieux caractériser l'état de la biodiversité, tel qu'il résulte de l'ensemble des pressions pesant sur ces espèces, tous milieux confondus.

Ces indicateurs basés sur des espèces indicatrices sont très peu utilisés en milieu forestier. En effet, l'utilisation d'espèces indicatrices semble délicate dans le sens où

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

leur évolution peut être due à des phénomènes totalement indépendants de ceux que l'indicateur est censé renseigner (comme par exemple les variations climatiques), ce qui pose un problème d'interprétation (Lindenmayer et al. 2000). Enfin, ces indicateurs ne semblent pas être de façon rapide et efficace, à la portée du gestionnaire forestier (sauf pour les études sur le lichen *Lobaria pulmonaria* ou le champignon *Fomitopsis pinicola* comme indicateurs de niveaux de pollution ou de naturalité (Gilg 2004 ; Thunes et al. 2000)).

Les indicateurs structurels de biodiversité, quant à eux, partent du postulat que les structures paysagères ainsi que la structure spatiale des habitats, donc les caractéristiques de l'habitat au niveau local, déterminent en grande partie la dynamique de la biodiversité (Burel et Baudry 1999 ; Sutherland et al. 2004). Dans la littérature scientifique, on trouve de nombreuses propositions d'indicateurs de biodiversité pour le milieu forestier qui impliquent pour un grand nombre d'entre eux la dimension structurelle. Par exemple, la structure de la forêt peut tout à fait être décrite à partir des indicateurs de composition en essences (mélange, nombre d'espèces), de quantité de bois mort, de longueur de lisière, de présence de coupes rases, de surfaces en régénération. Tous ces paramètres qui renvoient aux notions d'hétérogénéité, de complexité et de connectivité des habitats forestiers (Lindenmayer et al. 2000), ont un fort impact sur la biodiversité, dans le sens où il peuvent contraindre le nombre et la distribution spatiale des espèces (Billeter et al. 2008). Ils permettent par conséquent de renseigner, de façon indirecte, sur l'état de la biodiversité, d'où le terme "d'indicateur indirect". Enfin, le plus grand avantage de ces indicateurs est qu'ils peuvent être directement liés à des pratiques de gestion forestière, ce qui les rend particulièrement intéressants dans une perspective de développement d'outils d'aide à la décision.

2. Un indicateur : le volume de bois mort

Dans la littérature, un indicateur indirect couramment cité pour représenter l'état de la biodiversité saproxylique associée à un peuplement, est, par définition le volume de bois mort (Grove 2002b ; MCPFE 2003 ; Woodall et al. 2009). Il fait notamment partie des indicateurs de gestion durable européens, déclinés en France par l'IFN.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Cependant, il a existé et il existe encore, indéniablement, une forte compétition entre le forestier, pour une utilisation du bois comme combustible, et la biodiversité qui l'utilise en tant qu'habitat. Avec les vieux et gros bois, le bois mort constitue le "maillon faible" en matière de biodiversité dans les forêts exploitées en Europe de l'Ouest (Gosselin dans Hamza et al. 2007). Fridman et Walheim (2000) estiment que le volume total du bois mort diminue en moyenne d'un facteur 10 dans les forêts gérées, et constatent également que certains types de bois mort présentent un déficit plus important. Cela se traduit notamment par la déficience d'espèces d'insectes saproxyliques, de chauves-souris, de champignons, de mousses et de lichens.

Par conséquent, la pression que représente actuellement le développement des filières tournant autour de l'utilisation de la biomasse, principalement en bois énergie, ne fait qu'accroître l'inquiétude vis-à-vis d'une perte inévitable de biodiversité saproxylique. De toute évidence, le bois mort joue un rôle prépondérant dans le maintien de la biodiversité et dans le fonctionnement des écosystèmes. Il est considéré comme un élément crucial pour la viabilité à long terme de la gestion forestière. D'ailleurs, de multiples références démontrent cette relation positive entre quantité de bois mort et richesse en espèces saproxyliques ou abondance d'espèces saproxyliques (Gosselin et Laroussinie 2004 ; Grove 2002a). De plus, force est de constater que les arbres morts et les pièces de bois mort hébergent une biodiversité différente (en richesse, en abondance et en composition) en fonction de leur nature et de leurs caractéristiques (Gosselin et Laroussinie 2004). Cependant, il a été clairement établi que le volume de bois mort au sein de parcelles exploitées était moindre ce qui semble entrainer une diminution en espèces saproxyliques (Djupström et al. 2008 ; Jonsell et al. 1998 ; Siitonen et al. 2000).

Au sein des études menées en Scandinavie sur la biodiversité saproxylique, il est souvent recommandé de laisser un certain volume de bois mort sur les parcelles exploitées. Ce volume, variable selon les études permettrait de conserver la richesse spécifique de certains groupes saproxyliques (Jacobs et al. 2007b ; Martikainen et al. 2000 ; Økland et al. 1996). Müller and Bütler (2010) ont mené des travaux sur trois principaux types forestiers d'Europe centrale (hêtraies-chênaies de plaine ; forêts mixtes de montagne et forêts boréo-alpines d'épicéas et de pins) ce qui les a amené

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

à faire valoir l'existence d'un seuil minimal à atteindre en terme de volume de bois mort, qu'ils estiment entre 20 et 50 m^3/ha. L'intégration d'un tel seuil au sein de la gestion forestière apparaît donc comme un objectif important (Bradshaw et al. 2009 ; Lonsdale et al. 2008).

Actuellement, en France, la reconnaissance de l'importance du bois mort a gagné le terrain politique, ce qui a eu pour conséquence l'intégration inéluctable de la notion de volume de bois mort au sein des indicateurs de gestion durable (ministère de l'Agriculture français, 2000 et 2005 ; conférences ministérielles sur la protection des forêts en Europe) ou de biodiversité (indicateurs BEAR pour la biodiversité forestière en Europe).

Néanmoins, le corpus des connaissances disponibles à ce jour demeure largement fragmentaire et majoritairement établi dans un contexte boréal et résineux où les particularités liées à la biogéographie et à l'histoire de gestion rendent les extrapolations de conservation et de gestion difficilement applicables en France.

Grâce à la technique de la méta-analyse (démarche statistique combinant les résultats d'une série d'études indépendantes sur une même problématique), se voulant une revue de littérature quantitative, nous avons discuté de la qualité de cet indicateur. Pour cela nous avons étudié la magnitude de la corrélation existant entre le volume de bois mort et la richesse en coléoptères et champignons saproxyliques, au sein des forêts boréales et tempérées. Article: Lassauce et al 2011 : "Deadwood as a surrogate for forest biodiversity : Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms", présenté ci-dessous.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

III. Article publié dans ECOLOGICAL INDICATORS

"Deadwood as a surrogate for forest biodiversity : Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms"

ECOLOGICAL INDICATORS, 11, 5 : 1027 – 1039

AUTHORS: AURORE LASSAUCE[1,2*], YOAN PAILLET[1], HERVÉ JACTEL[3], CHRISTOPHE BOUGET[1]

[1] Cemagref (IRSTEA), UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

[2] French Agency for Environment and Energy Management (ADEME), 2 square La Fayette, BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France

[3] INRA, UMR 1202 Biodiversity, Genes and Communities, Laboratory of Forest Entomology and Biodiversity, 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas Cedex, France

Abstract

Deadwood is an important component of forest ecosystems on which many forest dwelling species depend. Deadwood volume is therefore widely used as an indicator of forest biodiversity, notably throughout Europe. However, using deadwood as an indicator has mostly been based on boreal references, and published references for temperate forests are scarce. As a result, the magnitude of the relationship between deadwood volume and species richness remains unclear for saproxylic species. We used meta-analysis to study the correlation between deadwood volume and the species richness of saproxylic beetles and fungi relative to several predictors at the forest stand level: biome, type of deadwood (log, snag, and stump) and decay class (fresh versus decayed). We showed that the correlation between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms was significant but moderate (r=0.31), and that it varied only slightly between logs and snags or between decay stages.

However, we found a strong biome effect: deadwood volume and species richness were more correlated in boreal forests than in temperate forests. This could be attributed both to differences in the history of forest management between biomes and to varying landscape patterns. Finally, we conclude that total deadwood volume is probably not a sufficient indicator of saproxylic biodiversity, and those additional variables (notably at the landscape level) such as type of deadwood or decay class should be integrated in deadwood monitoring. In addition, further forest research is needed to better assess the quantitative relationship between deadwood and saproxylic biodiversity, and in order to build indicators adapted to different biome contexts.

Keywords: deadwood, species richness, biome, meta-analysis, decay stage, deadwood type

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Introduction

Saproxylic organisms account for a considerable part of forest biodiversity. As defined by Speight (1989), a saproxylic species depends on dead or dying wood of moribund or dead trees during some part of its life-cycle. Beetles and fungi constitute the two largest taxa contributing to forest saproxylic biodiversity. Fungi comprise a very diverse group and are the primary agents of wood decay. Along with saproxylic insects, they play a key role in nutrient cycling and ecosystem functioning. In 1989, Speight estimated that about 40% of the saproxylic invertebrates were already on the verge of extinction over much of their range, while the majority of the others would be in decline. In 2009, the European survey conducted by the International Union for Conservation of Nature on saproxylic beetles indicated that, out of the 436 species studied, 11% were threatened (Nieto and Alexander, 2010).

Anthropogenic disturbances are the main threats to saproxylic biodiversity, particularly intensive forestry practices, which strongly decrease volume and diversity of deadwood (Djupström et al., 2008, Jonsell et al., 1998, Siitonen et al., 2000) and modify its age distribution (see Siitonen, 2001, for coarse woody debris). In particular, the shortening of harvesting rotation to increase production can cause a lack of old and decayed deadwood material which is critical to many saproxylic

species (Hunter, 1999). In effect, these modifications are the largest changes that occur when a forest is intensively managed: the quantity of deadwood in managed forests represents between 2% and 30% of the quantity in unmanaged forests (Fridman and Walheim, 2000). That is why many forest biodiversity studies have focused on saproxylic organisms, particularly beetles, both in Europe (Brin et al., 2009, Gibb et al., 2006, Lindhe et al., 2005, Martikainen, 2001), and North America (Hammond et al., 2004, Jacobs et al., 2007, Vanderwel et al., 2006).

Deadwood volume represents a measure of substrate and resource availability for saproxylic organisms. According to Grove (2002), several studies have demonstrated a positive significant correlation between the local quantity of deadwood substrates and saproxylic beetle species richness. However, several other factors are known to influence saproxylic organism diversity at different spatial scales: the quality of deadwood in local stands (Ranius, 2002, Ranius and Jansson, 2000, Schiegg, 2000), the temporal and spatial continuity of suitable habitats (Berglund and Jonsson, 2005, Bouget and Duelli, 2004, Ranius et al., 2008), and the composition of the surrounding landscape (Økland et al., 1996). Factors such as individual log volume, exposure to sunlight and decomposition stage are also important for saproxylic insects (Hammond et al., 2004, Jacobs et al., 2007, Jonsell et al., 1998, Ranius and Jansson, 2000). Yet deadwood volume alone has historically been used as a simple standard indicator for biodiversity of forest dwelling species and is still being widely used to assess the effects of forest management or conservation policy (Rondeux and Sanchez, 2010).

In Europe, deadwood volume is used as one of the most important indicators of forest biodiversity and is a focal component of forest monitoring. The volume of standing and lying deadwood for different forest types is one of the criteria in the Pan-European Indicators for Sustainable Forest Management (MCPFE, 2003). The amount of deadwood has therefore become a target in sustainable forest management. Unfortunately, this indicator and the subsequent management guidelines based upon it mainly rely on boreal references, because published references for temperate forest biomes are still few and far between. The question of the relevance of deadwood volume as a universal indicator of forest saproxylic biodiversity is still controversial (e.g. Grove, 2002). Indeed, some recent studies have

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

emphasized the role of deadwood quality (i.e. decay stage, diameter, tree species) rather than quantity for the maintenance of saproxylic diversity and consider deadwood diversity to be a better indicator of biodiversity than volume *per se* (Brin et al., 2009).

To help clarify these issues, we used a meta-analysis approach to investigate the correlation between the biodiversity of saproxylic organisms and different deadwood volume descriptors. Most of the reviews published to date are narrative and do not use quantitative procedures (however see Müller and Bütler, 2010). Meta-analysis has three main advantages: it uses a set of statistical tools to summarise quantitative research, it allows us to estimate the magnitude of a particular factor effect across studies, and it further allows us to test the influence of independent variables on this effect. Like Müller and Bütler (2010), we compiled biodiversity and deadwood data to analyse the biodiversity-volume relationship. Contrary to Müller and Bütler (2010), we restricted our study sample to the two dominant taxa (beetles and fungi), and we focused on the magnitude and significance of the correlation, and not only on the shape of the relationship.

In other words, we endeavoured to answer the following questions:

- What is the magnitude and direction of the correlation between saproxylic biodiversity (fungus and beetle species richness) and deadwood volume?

- Does this correlation vary with predictors such as forest biomes, saproxylic taxa, types (logs, snags, stumps) and decay classes of deadwood?

- Is deadwood volume always a relevant indicator of saproxylic biodiversity in different ecological conditions?

Materials and methods

Data selection criteria

For this meta-analysis, we followed the guidelines for systematic literature provided by Pullin and Stewart (2006). In early 2009, we searched the literature databases that were accessible via the Web of Science with the following key words: ("Deadwood" OR "Coarse woody debris") AND ("Correlation" OR "Species Richness"

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

OR "Red-listed species" OR "Biodiversity" OR "Saproxylic" OR "Wood-decaying fungi" OR "Beetles" OR "Coleoptera" OR "Bird" OR "Woodpecker" OR "Insect" OR "Plant" OR "Bryophytes" OR "Lichens"). Even though it represents only one aspect of biodiversity, we used species richness as a quantitative index in our analysis (Noss, 1990).

Based on titles, abstracts and introductive sections, we first selected 152 articles (out of 529) on the relationship between amounts of deadwood and saproxylic biodiversity. Reference lists from each article were systematically examined for additional suitable papers which were then incorporated into the bibliographic database. Then, we selected papers reporting correlations between species richness and deadwood volumes of any type (total, snags, logs, and stumps) and degree of decay (fresh and decayed). Though Brunet and Isacsson (2009a) for snags, Sippola et al. (2001) and Similä et al. (2002a, 2006) for stumps, used number of deadwood items instead of volume, their studies were included in our dataset.

Further, studies sometimes present their summary information in different forms (F-, t-, and chi-square-statistics). In these cases, we transformed the data to a product moment correlation and calculated effect sizes from correlation coefficients (Rosenthal, 1991). Similarly, statistics on log-transformed data were included in the dataset as well without back-transformation. This concerned only 3 datasets (see appendix 1). Unpublished material and grey literature were also included in the dataset (see appendices 1-3). These data were issued either from extended datasets provided by the authors (Bässler et al., 2010, Müller et al., 2008, Müller et al., 2007, Müller and Gossner, 2010), or from our own researches.

We then restricted our dataset to only two saproxylic taxa that had a sufficient number of published studies, hence only data concerning beetles and wood-inhabiting fungi were kept. Studies on the relation between the amount of deadwood and other organisms such as birds, lichens, bryophytes and non-saproxylic insects were too scarce to be included in the meta-analysis. Studies on fungi were very diverse and covered different fungal communities: polypores, basidiomycetes and ascomycetes (cf. Appendices 1 to 3). These different taxa were grouped under the term "fungi" to maintain statistical power.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

The final dataset contained 20 papers published between 1994 and early 2009 (appendix 4) plus 9 unpublished datasets. When correlations to deadwood volume were reported in the same paper for two taxa (fungi or beetles) or sub-taxa (e.g. Ascomycetes and Basidiomycetes), data for each taxon or sub-taxon were included as an individual study. Likewise, when correlations for different management levels or successional stages were calculated in the same study, each available correlation was tabulated as an individual study. As correlations were calculated for different objects (e.g. managed and unmanaged forests), we assumed these to be independent. We performed three separate meta-analyses (MA) to avoid pseudo-replication.

[1] MA1 on correlations between species richness of saproxylic taxa and total deadwood volume (26 datasets, 46 correlations): total deadwood volume included all logs, snags and stumps measured within the plot, but threshold for diameters varied slightly across studies (appendix 1). We tested the simple effects of biome (Boreal vs. Temperate) and taxonomic group (saproxylic beetles vs. fungi). As the effect size was significantly heterogeneous (Q-statistics), we split the dataset into different subsets to hierarchically test the combined effects of biome and taxa;

[2] MA2 on correlations between species richness of saproxylic taxa and volume of different types of deadwood (logs, snags, stumps) (20 datasets, 74 correlations): in addition to the predictors tested for dataset [1], we also hierarchically tested the effects of deadwood type. Similarly, we split the dataset according to biome, but due to low replication number it was impossible to test further taxa effect (beetles and fungi grouped).

[3] MA3 on correlations between species richness of saproxylic taxa and volume of different decay classes of deadwood (11 datasets, 59 correlations): we tested the same effects as in dataset [2]. As the decay classifications varied widely among datasets, we roughly grouped the first two classes of decay under the term "fresh" and the following classes under the term "decayed". Although this classification is imperfect since different decay classifications may represent different decay stages, it was impossible to refer to a unique consensual decay classification.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Data treatment and calculations

For each individual correlation, the determination coefficient (r) and sample size (i.e. number of forest plots) were tabulated for each MA (see Appendices 1 to 3). We extracted data from the text and tables, and when they existed in the form of a graph, we extracted numerical values from figures. We used the Fisher Z-transformation to compute an effect size for each individual study: $z = 0.5\log[(1 + r)/(1 - r)]$. The asymptotic variance of z is calculated as $v = 1/(n-3)$, where n is the sample size. Because the conditional variance is inversely related to n, larger weights are assigned to studies with larger sample sizes. Unlike r, which is bounded between -1 and 1, z ranges from $-\infty$ to $+\infty$. A positive z value means a positive association between deadwood volume and species richness.

We combined effect sizes across all studies to provide the grand mean effect size (Gurevitch et al., 2001). The mean effect size Z represents the average relationship between the amount of deadwood and saproxylic species richness. Effects were considered statistically significant if the 95% bias corrected bootstrap confidence interval (CI), calculated with 9999 iterations, did not bracket zero. When comparing subsets of the data, two means were considered significantly different if CI did not overlap.

Following Pullin and Stewart (2006), we opted for random-effects rather than fixed-effects models because ecological data are more subject to uncontrolled variations than data in other scientific fields such as medicine. The mean effect size and a bias-corrected bootstrap confidence interval were then calculated for each class of predictor; in addition, the between-class heterogeneity was tested against a chi-square distribution to evaluate the significance of the class effect. Because multiple tests were conducted with the same datasets, the resulting *P*-values were assessed against a Bonferroni-adjusted alpha level, a method previously used in meta-analyses (Jactel and Brockerhoff, 2007).

We checked the three different datasets for publication bias with a Spearman rank-order correlation (between effect size and sample size) and the fail safe number modified by Rosenberg (2005). The Spearman rank-order correlation account for the fact that studies showing larger effect sizes are more likely to be published than

smaller effect sizes (Rosenberg et al., 2000). The fail safe number is the number of non significant, unpublished, or missing studies that would have to be added to a meta-analysis in order to change the result of the meta-analysis from significant to non significant. The most common fail safe number used is the "Rosenthal". This test accounts for the fact that non significant studies are less often published than those reporting significant results (Arnqvist and Wooster, 1995). This number was compared to the conservative $5n+10$ (Rosenberg et al., 2000) where n is the total number of individual comparisons.

We conducted all the analyses using Metawin 2.0 software (Rosenberg et al., 2000).

Results

Species richness vs. total deadwood volume (MA1)

The dataset comprised 46 individual studies without publication bias as the Spearman rank correlation was non significant (p=0.43) and the fail-safe number equalled 1062, which was more than 4 times the conservative value of 240 (5×46+10). Species richness of saproxylic organisms was significantly and positively correlated with total volume of deadwood, though correlation was relatively weak (r=0.31). The heterogeneity test was not significant (p=0.32).

Biome showed a significant effect on the correlations (after Bonferroni correction, $p=0.0002 < 0.05/2=0.025$): species richness of saproxylic organisms was more positively correlated with total deadwood volume in the boreal (r=0.45) than in the temperate (r=0.14) biome (Table 1). There was no significant difference in correlation of deadwood volume with species richness between beetles and fungi. Both were significantly positive (Table 1). Due to the strong biome effect, we divided the dataset according to this factor and hierarchically tested the effect of taxa within each biome. There was no significant difference in correlations between beetles and fungi in the boreal biome, whereas the difference was significant in the temperate biome ($p(Qb)<0.01$). In the boreal biome, both correlations for beetles (r=0.42) and fungi (r=0.58) were significantly positive, whereas in the temperate biome, the correlation was only significantly positive for beetles (r=0.19, Table 1). Moreover, we divided the dataset according to taxa and hierarchically tested the effect of biome

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

within each taxa. There were higher correlations in the boreal than in the temperate biome.

Table 1 : *Meta-analysis of the effect of deadwood volume on species richness of saproxylic beetles and fungi. Mean effect size (Z): Fischer's Z-transform. Bias bootstrap CI: 95% bias-corrected bootstrap confidence interval calculated with 9999 iterations. n: number of individual comparisons. p(QT) and p(QB): total and between-group heterogeneity are tested against a chi-square distribution. r: back-transformed correlation coefficient*

	Effects tested		p(Qt) or p(Qb)		n	Mean effect size	r	Bias bootstrap CI -	Bias bootstrap CI +
MA1	Global		0.32		46	0.32	0.31	0.22	0.44
	Biome		0.0002	Boreal	24	0.49	0.45	0.35	0.65
				Temperate	22	0.14	0.14	0.03	0.26
	Taxa		0.74	Beetles	35	0.33	0.32	0.22	0.44
				Fungi	11	0.28	0.27	0.04	0.70
	Taxa	Boreal	0.28	Beetles	19	0.45	0.42	0.30	0.60
				Fungi	5	0.66	0.58	0.25	1.18
		Temperate	0.18	Beetles	16	0.19	0.19	0.09	0.29
				Fungi	6	0.04	0.04	-0.10	0.33
	Biome	Beetles	0.005	Boreal	19	0.46	0.43	0.30	0.60
				Temperate	16	0.19	0.19	0.06	0.29
		Fungi	0.01	Boreal	5	0.67	0.58	0.25	1.19
				Temperate	6	0.08	0.08	-0.10	0.48
MA2	Gobal		0.04		74	0.14	0.14	0.07	0.22
	Biome		0.21	Boreal	17	0.23	0.23	-0.03	0.47
				Temperate	57	0.12	0.12	0.06	0.19
	Deadwood Type		<0.0001	Logs	29	0.28	0.27	0.18	0.41
				Snags	26	0.18	0.18	0.08	0.29
				Stumps	19	-0.12	-0.11	-0.27	0.00
MA3	Global		0.44		59	0.29	0.28	0.20	0.37
	Biome		0.0008	Boreal	20	0.51	0.47	0.38	0.62
				Temperate	39	0.20	0.20	0.12	0.31
	Decay Type		0.66	Decayed	29	0.27	0.26	0.14	0.39
				Fresh	30	0.31	0.30	0.19	0.44

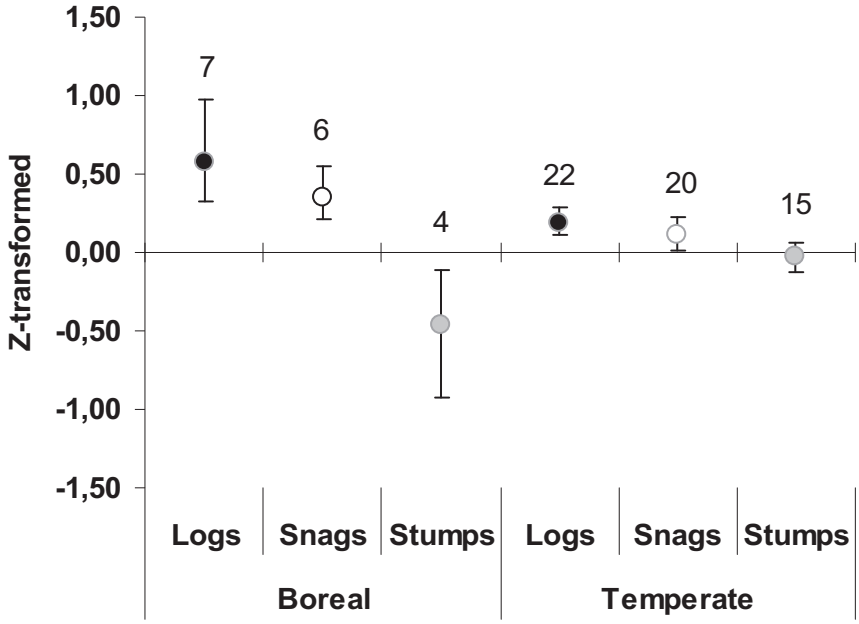
tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Species richness vs. volume of different types of deadwood (MA2)

The dataset comprised 74 individual studies without publication bias (p=0.28 and with a fail safe number of 758). Correlations did not significantly differ between biomes (p(Qb)>0.05). Deadwood type had a significant effect on correlations: saproxylic species richness was more positively correlated with log than with snag volume. Both correlations were significant. On the contrary, species richness was not significantly correlated with stump volume (Table 1). We divided the dataset according to this factor and hierarchically tested the effect of deadwood type within each biome. Species richness was more positively (but not significantly) correlated with log than with snag volume in both boreal and temperate biomes. Conversely, the correlation between species richness and stump volume was significant and negative in the boreal biome but non significant in the temperate biome (Figure 1). We finally tested the biome effect within each deadwood type. For logs and stumps, correlations significantly differed between biomes.

Figure 1 : *Z-transformed effect size and 95% bias-corrected confidence intervals (error bars) of individual studies correlating species richness and deadwood volume for different deadwood types for each biome.*

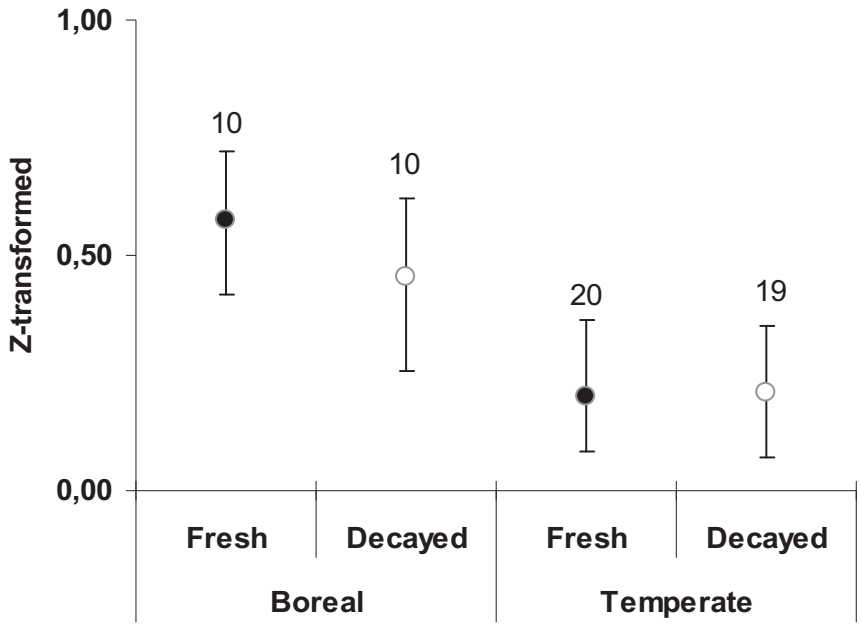


tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Species richness vs. different deadwood decay classes (MA3)

The dataset comprised 59 individual studies without publication bias (p=0.7 and with a fail safe number of 1358). Correlations significantly differed between biomes (p<0.0001). Species richness was significantly and positively correlated with both fresh and decayed deadwood volumes but decay classes had no significant influence on the correlation between species richness and deadwood volumes (Table 1). We hierarchically tested the effect of decay class within each biome and the effect of biome within each decay class. Although similar trends were observed in both biomes, with a positive effect of deadwood volume on saproxylic diversity, correlations were consistently higher in the boreal forests and significantly higher for fresh deadwood (Figure 2). No significant difference between decay classes was observed (p(Qb)>0.05).

Figure 2 : *Z-transformed effect size and 95% bias-corrected confidence intervals (error bars) of individual studies correlating species richness and deadwood volume for different decay stages for each biome.*



tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Discussion

Positive but weak relationship between total deadwood volume and saproxylic species richness

Several studies have demonstrated a significant and positive correlation between local deadwood amount and species richness of saproxylic beetles (e.g. Martikainen et al., 2000, Müller et al., 2008, Similä et al., 2002b), wood-inhabiting fungi (e.g. Bader et al., 1995, Penttilä et al., 2004, Similä et al., 2006, Stokland et al., 2004) and vertebrates (e.g. Mac Nally et al., 2001). Our results confirm these trends but suggest that local saproxylic biodiversity is not strongly driven by the quantity of local available deadwood substrate. This has been shown by several works in addition to those included in this meta-analysis, where no strong correlation was found between deadwood volumes and saproxylic biodiversity (e.g. Jukes et al., 2002, Schiegg, 2000). It seems that the local volume of deadwood is not the only factor driving saproxylic species richness, and that other key factors play an important role in the resource-species relationship.

First, species interactions, such as predation, competition or facilitation, may affect successional pathways and species distribution, thus modifying total species richness and its correlation with deadwood volume. For example, the presence of a specific predecessor fungus may condition the appearance of a successor polypore species on deadwood (Renvall, 1995), and thus the occurrence of fungus-associated beetle species (Six and Bentz, 2003, Solheim, 1993). Second, the presence of deadwood niches within living trees (rot holes, canopy dead branches) could also be influential (Jukes et al., 2002, Winter and Möller, 2008). Indeed the density of dead trees and cryptic deadwood features such as hollow trees or canopy deadwood, can occur even in forests with a low total amount of downed woody debris (Vuidot et al., 2011). Third, deadwood descriptors other than volume may have an influence on saproxylic species diversity: number of different combinations of tree species, decomposition stages, diameter classes and types of deadwood objects (Siitonen et al., 2000) or the diversity of deadwood types (Økland et al., 1996, Similä et al., 2003, Stokland et al., 2004). However, when we considered volumes of deadwood per type or decomposition classes separately (figure 1), we did not obtain better correlations

with saproxylic species richness than for the total volume of deadwood. Indeed, deadwood volume might not be the most relevant response variable and other metrics may correlate better with saproxylic species richness, such as living tree volume (Sippola et al., 1998), ratio of dead/living wood (Hahn and Christensen, 2004) or area of deadwood bark (Djupström et al., 2008, Kruys and Jonsson, 1999, McGeoch et al., 2007). However, we were not able to test the correlations with these variables in a robust way due to the lack of relevant publications.

Saproxylic species richness was similarly and positively correlated with the volume of snags or logs and similarly correlated with the volume of fresh or decayed material. The correlation between stump volume and biodiversity was negative overall although stumps may constitute a permanent background component of deadwood stocks in managed forests (Abrahamsson and Lindbladh, 2006, Jonsell et al., 2004, Lindhe and Lindelöw, 2004). In fact, the number of stumps may also be positively correlated with the intensity of management, since more stumps are left in more intensive harvesting practices such as clear cutting. This would result in reduced volume and diversity of deadwood (Ehnström, 2001, Siitonen et al., 2000) and thus, in a negative correlation with saproxylic biodiversity.

More generally, our meta-analysis represents a first attempt to compare the magnitude of correlations between saproxylic richness and deadwood volume for different types and decay stages, whereas all other scientific publications so far have compared levels of species richness between classes of deadwood volumes (type, decomposition).

Strong biome effect may result from past forest management and landscape features

The correlation between deadwood volume and biodiversity was consistently stronger in boreal than in temperate forests. Potential ecosystem differences between boreal and temperate forest biomes in Europe may explain these results. Saproxylic beetles seem to be greatly affected by surrounding structure (Abrahamsson et al., 2009, Brunet and Isacsson, 2009b, Gibb et al., 2006, Laaksonen et al., 2008), and probably by the distance to the nearest old-growth forest or by its proportion in the surrounding landscape. Landscape-level habitat

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

spatial continuity is less likely to be a limiting factor in widely-forested regions, such as Fennoscandia (Martikainen et al., 2000, Ohlson et al., 1997), but may become critical in regions where forests have been reduced to small remnants. Parviainen et al. (1999) estimated the forest cover to be 70% in Finland and Sweden, vs. around 30% in Western Europe. In addition, some remnants of pristine forests still exist in boreal landscapes but are very scarce in temperate forests: 3-7% of the total forest cover in Sweden and Finland, compared to around 1% in Western Europe (Parviainen et al., 1999).

Considering the longer history of forest management in the temperate biome, the footprint of past anthropogenic disturbances (land cover change including clearing for agriculture and pasture, forest harvesting) is deeper in temperate forests (Linder and Östlund, 1998). This could affect the temporal continuity of the deadwood supply, which is critical for the long-term persistence of individual species (Jonsell and Nordlander, 2002). Continuity seems to explain the high diversity of beetles found on old solitary trees in sparsely wooded meadows (Ranius, 2002), despite a low local deadwood volume. The absence of temporal continuity in the deadwood substrate may have caused species extinction during the past intensive deforestation phases in temperate Europe (Bradshaw, 2004). As a consequence, many species may be absent from temperate forest stands because they are not present in the surrounding landscape due to a lack of spatial or temporal habitat continuity and/or because they were not able to colonize isolated patch of forests fast enough (see e.g. Ódor et al., 2006 for bryophytes). These "missing species" may reduce the range of species richness and explain its weak correlation with deadwood volume.

Besides the contrasting ecological conditions between biomes, a methodological bias may also explain the different patterns observed in boreal and temperate forests. From appendix 1, it appears that there is a trend towards higher sampling effort in boreal than in temperate studies with more beetle traps per plot (6.7 vs. 2.1 on average) and a larger deadwood sampling area (0.7ha vs. 0.2ha). This could have led to a lower-quality picture of local beetle assemblages and deadwood profiles at the plot scale in temperate studies, which could tend to lower correlation coefficient.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Research gap and meta-analysis limitations

Our systematic review of the literature revealed that the papers eligible for meta-analysis were less numerous than we first supposed: out of 152 potentially relevant articles, only 20 could be analyzed. Rejection was due to different elements: (i) the papers concerned taxa other than those we selected (e.g birds, especially woodpeckers, lichens and hoverflies Fayt et al., 2006, Smith et al., 2008) and these taxa were not sufficiently represented to be analyzed in a robust way; (ii) some analyses could not be interpreted as correlation statistics (or other transformable statistics) and were consequently unsuitable for our meta-analysis; (iii) our meta-analysis only focused on the relationship between deadwood volume and species richness, rather than other assemblage features. These other parameters include community composition, nestedness of assemblages or occurrence and density of a single species. Moreover, species richness of species subsets (e.g. rare saproxylic species, red-listed species which may be more sensitive, ecological groups associated to different types of deadwood) could not be tested in our meta-analysis as such data were not numerous enough. Access to raw data from published papers or grey datasets strongly improved our dataset for meta-analysis; indeed 35% (Appendix 3) to 66% (Appendix 2) of the individual correlations used in our three meta-analyses originated from unpublished datasets or raw data published but in unsuitable studies.

Another problem is that saproxylic species richness may not respond linearly to deadwood volume, a form of relationship that meta-analysis based on correlation coefficients cannot tackle. For example, Brin et al. (2009), Martikainen et al. (2000) and Ranius and Jonsson (2007) observed a non-linear relation between deadwood volume and species richness (e.g. log-log, curvilinear, polynomial). Besides, Müller and Bütler (2010) derived deadwood thresholds from non-linear biodiversity-volume relationships. The shape of the relationship between habitat density and species richness remains to be deeply investigated with compiled data over a large forest gradient. If field data fit better with a sigmoidal function, operating thresholds could then be searched.

Finally, the available data did not enable us to disentangle the effects of the dominant tree and the biome: boreal studies were limited to conifers whereas studies

in the temperate biome were more balanced. As a consequence, more research on broadleaf forests in the boreal biome would be useful to deal with the confounding biome effect.

Limitations of our meta-analysis also involve several predictors that could not be tested. For stand maturity and canopy closure, saproxylic beetle assemblages clearly differed between exposed and shaded locations (e.g. Kaila et al., 1997 for birch, Similä et al., 2002a for pine, Sverdrup-Thygeson and Ims, 2002 for aspen). The intensity of past management (managed or unmanaged) is known to affect biodiversity (Paillet et al., 2010) and may influence the magnitude and significance of the correlation between deadwood and saproxylic organisms. For example, Similä et al. (2002a) demonstrated that deadwood volume and diversity had a positive effect on beetle richness in managed stands, but not in semi-natural stands.

Do our results validate the use of deadwood volume as a saproxylic biodiversity indicator? Implications for monitoring and forest management

By testing correlations between species richness and deadwood volume, we investigated the relevance of structural indicators as surrogates for the biodiversity of saproxylic organisms. Monitoring structural surrogates is generally easier than monitoring the organisms themselves (York, 1999). In addition, using the volume or diversity of deadwood as an indicator in site selection for conservation purposes is more cost-efficient than using information from large-scale species inventories (Juutinen et al., 2006). The "volume of standing and lying deadwood" is currently one of the nine indirect indicators of forest biodiversity adopted by the Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe (MCPFE, 2003) and also belongs to the Streamlining European 2010 Biodiversity Indicators (European Environment Agency, 2007). However, our worldwide study demonstrated that the magnitude of the correlation between this indicator and saproxylic biodiversity is relatively moderate. This result provides some support to the criticisms formulated by several authors about the relevance of deadwood volume as a universal saproxylic biodiversity indicator (Failing and Gregory, 2003, Noss, 1990). This indicator could be improved by taking into account deadwood diversity (Brin et al., 2009) or other features of deadwood rather than volume only. Likewise, even if stand-level

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

indicators correspond to the operational scale for forest managers (Failing and Gregory, 2003), landscape-level indicators may be equally important. In particular, due to the strength of large-scale effects, which are presumably larger than local effects, it may be interesting to adopt integrated forest management methods that favor deadwood close to stands where saproxylic species occur in viable populations or close to landscapes that contain a high proportion of old-growth forests and large amounts of deadwood (Gibb et al., 2006).

Finally, our results suggest that biodiversity monitoring and political decisions based on deadwood sampling should probably be considered differently in boreal and temperate forests. The lack of basic, common guidelines is often rationalized by the highly complex trophic interactions between saproxylic species and deadwood, which makes it difficult to come up with simple single-value of deadwood volumes to be preserved for the conservation of a broad range of taxa. To tackle these difficulties, comparing deadwood volumes in managed forests with "natural reference levels" (Stokland et al., 2004) appears to be a promising solution, although more research on unmanaged forests is needed (Paillet et al., 2010). In terms of forest management, the significant positive correlations we observed suggest that any forest practices enhancing deadwood increment at the local scale would benefit saproxylic biodiversity (notably in boreal forests). Deadwood management has already been integrated into certification processes, but there is still a need to better define threshold values for forest managers (Müller and Bütler, 2010).

Acknowledgements

We are grateful to C. Bässler, A. Brin, B. Dodelin, M. Dufrêne, N. Franc, J. Müller, W. Topp and M.C. Vanderwel for providing their data. We also thank L. Bergès and P. Gierlinski for their advice and support during this study, as well as T. Ranius and an anonymous reviewer who provided acute and constructive comments. Thanks to V. Moore for significant language improvements. This work was funded by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

References cited

Abrahamsson, M., Jonsell, M., Niklasson, M., Lindbladh, M., 2009, Saproxylic beetle assemblages in artificially created high-stumps of spruce (picea abies) and birch (betula pendula pubescens) - Does the surrounding landscape matter?, Insect Conservation and Diversity, 2, 284-294.

Abrahamsson, M., Lindbladh, M., 2006, A comparison of saproxylic beetle occurrence between man-made high- and low-stumps of spruce (Picea abies), Forest Ecology and Management, 226, 230-237.

Arnqvist, G., Wooster, D., 1995, Statistical Power of Methods of Metaanalysis - Reply, Trends in Ecology & Evolution, 10, 460-461.

Bader, P., Jansson, S., Jonsson, B.G., 1995, Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests, Biological Conservation, 72, 355-362.

Bässler, C., Müller, J., Dziock, F., Brandl, R., 2010, Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi, Journal of Ecology, 98, 822-832.

Berglund, H., Jonsson, B.G., 2005, Verifying an extinction debt among lichens and fungi in northern Swedish boreal forests, Conservation Biology, 19, 338-348.

Bouget, C., Duelli, P., 2004, The effects of windthrow on forest insect communities: A literature review, Biological Conservation, 118, 281-299.

Bradshaw, R.H.W., 2004, Past anthropogenic influence on European forests and some possible genetic consequences, Forest Ecology and Management, 197, 203-212.

Brin, A., Brustel, H., Jactel, H., 2009, Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations, Annals of Forest Sciences, 66, 306.

Brunet, J., Isacsson, G., 2009a, Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest, Journal of Insect Conservation, 13, 515-528.

Brunet, J., Isacsson, G., 2009b, Restoration of beech forest for saproxylic beetles-effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution, Biodiversity and Conservation, 1-18.

Djupström, L.B., Weslien, J., Schroeder, L.M., 2008, Dead wood and saproxylic beetles in set-aside and non set-aside forests in a boreal region, Forest Ecology and Management, 255, 3340-3350.

Ehnström, B., 2001, Leaving dead wood for insects in boreal forests - Suggestions for the future, Scandinavian Journal of Forest Research, 16, 91-98.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

European Environment Agency, 2007, Final list of SEBI 2010 indicators, In SEBI 2010, in, Streamlining European 2010 Biodiversity Indicators. EEA Tech Report 11-2007.

Failing, L., Gregory, R., 2003, Ten common mistakes in designing biodiversity indicators for forest policy, Journal of Environmental Management, 68, 121-132.

Fayt, P., Dufrêne, M., Branquart, E., Hastir, P., Pontégnie, C., Henin, J.M., Versteirt, V., 2006, Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: The example of longhorn beetles and hoverflies in Belgian deciduous forests, Journal of Insect Conservation, 10, 129-150.

Fridman, J., Walheim, M., 2000, Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden, Forest Ecology and Management, 131, 23-36.

Gibb, H., Hjältén, J., P. Ball, J., Atlegrim, O., Pettersson, R.B., Hilszczanski, J., Johansson, T., Danell, K., 2006, 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.

Grove, S.J., 2002, Saproxylic insect ecology and the sustainable management of Forests, Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 1-23.

Gurevitch, J., Curtis, P.S., Jones, M.H., 2001, Meta-analysis in ecology, Advances in Ecological Research, 32, 199-247.

Hahn, K., Christensen, M., 2004, Dead wood in European forest reserves - a reference for forest management, EFI Proceedings, 181-191.

Hammond, H.E.J., Langor, D.W., Spence, J.R., 2004, Saproxylic beetles (Coleoptera) using Populus in boreal aspen stands of western Canada: Spatiotemporal variation and conservation of assemblages, Canadian Journal of Forest Research, 34, 1-19.

Hunter, M.L.J., 1999, Maintaining biodiversity in forest ecosystems, in, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 698.

Jacobs, J.M., Spence, J.R., Langor, D.W., 2007, Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles, Agricultural and Forest Entomology, 9, 3-16.

Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007, Tree diversity reduces herbivory by forest insects, Ecology Letters, 10, 835-848.

Jonsell, M., Nittérus, K., Stighäll, K., 2004, Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation, Biological Conservation, 118, 163-173.

Jonsell, M., Nordlander, G., 2002, Insects in polypore fungi as indicator species: A comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood, Forest Ecology and Management, 157, 101-118.

Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998, Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden, in: Biodiversity and Conservation, pp. 749-764.

Jukes, M.R., Ferris, R., Peace, A.J., 2002, The influence of stand structure and composition on diversity of canopy Coleoptera in coniferous plantations in Britain, Forest Ecology and Management, 163, 27-41.

Juutinen, A., Mönkkönen, M., Sippola, A.L., 2006, Cost-efficiency of decaying wood as a surrogate for overall species richness in boreal forests, Conservation Biology, 20, 74-84.

Kaila, L., Martikainen, P., Punttila, P., 1997, Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest, Biodiversity and Conservation, 6, 1-18.

Kruys, N., Jonsson, B.G., 1999, Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden, Canadian Journal of Forest Research, 29, 1295-1299.

Laaksonen, M., Peuhu, E., Varkonyi, G., Siitonen, J., 2008, Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests, Oikos, 117, 1098-1110.

Linder, P., Östlund, L., 1998, Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885-1996, Biological Conservation, 85, 9-19.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004, Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles, Forest Ecology and Management, 203, 1-20.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005, Saproxylic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation to Substrate Sun-exposure and Diameter, Biodiversity and Conservation, 14, 3033-3053.

Mac Nally, R., Parkinson, A., Horrocks, G., Conole, L., Tzaros, C., 2001, Relationships between terrestrial vertebrate diversity, abundance and availability of coarse woody debris on south-eastern Australian floodplains, Biological Conservation, 99, 191-205.

Martikainen, P., 2001, Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen Populus tremula on clearcut areas., Ecological Bulletin, 49, 205–218.

Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000, Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland, Biological Conservation, 94, 199-209.

McGeoch, M.A., Schroeder, M., Ekbom, B., Larsson, S., 2007, Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures, Diversity and Distributions, 13, 418-429.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

MCPFE, 2003, Improved pan-european indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting., in: Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Vienna, pp. 6.

Müller, J., Bässler, H., Kneib, T., 2008, Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany, Journal of Insect Conservation, 12, 107-124.

Müller, J., Bütler, R., *2010*, A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests, European Journal of Forest Research, 129, 981-992.

Müller, J., Engel, H., Blaschke, M., 2007, Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany, European Journal of Forest Research, 126, 513-527.

Müller, J., Gossner, M.M., 2010, Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles, Biological Conservation, 143, 625-633.

Nieto, A., Alexander, K.N.A., 2010, European Red List Saproxylic Beetles., Luxembourg: Publications Office of the European Union.

Noss, R.F., 1990, Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach., Conservation Biology, 4, 355-364.

Ódor, P., Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., Aude, E., van Dort, K.W., Piltaver, A., Siller, I., Veerkamp, M.T., Walleyn, R., Standovár, T., van Hees, A.F.M., Kosec, J., Matocec, N., Kraigher, H., Grebenc, T., 2006, Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe, Biological Conservation, 131, 58-71.

Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., Hermansson, J., 1997, Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests, Biological Conservation, 81, 221-231.

Økland, B., Bakke, A., Hagvar, S., Kvamme, T., 1996, What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway, Biodiversity and Conservation, 5, 75-100.

Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Òdor, P., Avon, C., Bernhardt-Romermann, M., Bijlsma, R.J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Meszaros, I., Sebastia, M.T., Schmidt, W., Standovar, T., Tothmeresz, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010, Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe, Conservation Biology, 24, 101-112.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Parviainen, J., Little, D., Doyle, M., O'Sullivan, A., Kettunen, M., Korhonen, M., 1999, Research in forest reserves and natural forests in European countries: country reports for the COST Action E4: Forest Reserves Research Network, EFI Proceedings, 304 pp.

Penttilä, R., Siitonen, J., Kuusinen, M., 2004, Polypore diversity in managed and old-growth boreal Picea abies forests in southern Finland, Biological Conservation, 117, 271-283.

Pullin, A.S., Stewart, G.B., 2006, Guidelines for systematic review in conservation and environmental management, Conservation Biology, 20, 1647-1656.

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

Ranius, T., Eliasson, P., Johansson, P., 2008, Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density, Biodiversity and Conservation, 17, 2371-2381.

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

Ranius, T., Jonsson, M., 2007, Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests, Journal for Nature Conservation, 15, 120-130.

Renvall, P., 1995, Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland, Karstenia, 35, pp. 1–51.

Rondeux, J., Sanchez, C., 2010, Review of indicators and field methods for monitoring biodiversity within national forest inventories. Core variable: Deadwood, Environmental Monitoring and Assessment, 164, 617-630.

Rosenberg, M.S., 2005, The file-drawer problem revisited: A general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis, Evolution, 59, 464-468.

Rosenberg, M.S., Adams, D.C., Gurevitch, J., 2000, Metawin: Statistical Software for Meta-Analysis, in, Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts.

Rosenthal, R., 1991, Meta-analytic Procedures for Social Research (rev. ed.). Newbury Park, CA: Sage., in.

Schiegg, K., 2000, Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity, Ecoscience, 7, 290-298.

Siitonen, J., 2001, Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example, Ecological Bulletins, 49, 11-41.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., Rauh, J., 2000, Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland, Forest Ecology and Management, 128, 211-225.

Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., 2003, Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters, Forest Ecology and Management, 174, 365-381.

Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., Uotila, A., 2002a, Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages, Biological Conservation, 106, 19-27.

Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.-L., 2002b, Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland, Ecography, 25, 42-52.

Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.L., Huhta, E., 2006, Co-variation and indicators of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests?, Ecological Indicators, 6, 686-700.

Sippola, A.L., Lehesvirta, T., Renvall, P., 2001, Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland, Ecological Bulletin, 49, 243-254.

Sippola, A.L., Siitonen, J., Kallio, R., 1998, Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland, Scandinavian Journal of Forest Research, 13, 204-214.

Six, D.L., Bentz, B.J., 2003, Fungi associated with the North American spruce beetle, Dendroctonus rufipennis, Canadian Journal of Forest Research, 33, 1815-1820.

Smith, G.F., Gittings, T., Wilson, M., French, L., Oxbrough, A., O'Donoghue, S., O'Halloran, J., Kelly, D.L., Mitchell, F.J.G., Kelly, T., Iremonger, S., McKee, A.M., Giller, P., 2008, Identifying practical indicators of biodiversity for stand-level management of plantation forests, Biodiversity and Conservation, 17, 991-1015.

Solheim, H., 1993, Fungi associated with the spruce bark bettle Ips-typographus in an endemic area in Norway., Scandinavian Journal of Forest Research, 8, 118-122.

Speight, M.C.D., 1989, Saproxylic invertebrates and their conservation., Council of Europe, Publications and Documents Division, Strasbourg, France.

Stokland, J.N., Tomter, S.M., Soderberg, U., 2004, Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia, EFI Proceedings, 207-226.

Sverdrup-Thygeson, A., Ims, R.A., 2002, The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen, Biological Conservation, 106, 347-357.

Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.M., Islam, N., 2006, Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests, Forest Ecology and Management, 225, 190-199.

Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011, Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats, Biological Conservation, 144, 441-450.

Winter, S., Möller, G.C., 2008, Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation, Forest Ecology and Management, 255, 1251-1261.

York, A., 1999, Ecologically sustainable management: the utility of habitat surrogates for assessing terrestrial invertebrate diversity in temperate forests., in: W. Ponder, D. Lunney (Eds.) The Other 99%. The Conservation and Biodiversity of Invertebrates Transactions of the Royal Society of New South Wales, Mosman., pp. 34–39.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Appendix 1. Summary of the data for total deadwood volume included in the meta-analysis.

Articles and grey datasets	Year	Biome	Taxonomic / ecological group	Type of trap (beetles)	Trap number per site for beetles	Sampling seasons	Sampled area for deadwood (ha)	Log transformation	Diameter threshold for deadwood sampled (cm)	Range of deadwood volume (m3/ha)	n	Zr	Var(Zr)
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi			August-October	0.1	no	>12	0.01-70.9	188	0.021	0.005
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi			August-October	0.1	no	>12	0-47.9	99	-0.103	0.010
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2007	Temperate	Beetles	Window flight	2	April-July	0.28	no	>2.5	5.8-59.1	44	0.143	0.024
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2007	Temperate	Beetles	Window flight	2	April-July	0.28	no	>2.5	3-98.3	16	-0.224	0.077
Bücking et *al.*	1998	Temperate	Beetles	Window flight	NA	NA	0.3	no	>7	1-45	24	-0.205	0.048
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Window flight	2-6	NA	0.02-0.05	no	>7.5 (standing), >10 (lying)	21.1-233.6	10	0.232	0.143
Dufrêne (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Window flight	8	March-October (2years)	0.1	no	>5	4-150.9	22	0.000	0.053
Dufrêne (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi			Autumn - Winter (2years)	0.1	no	>5	7.8-150.9	10	1.505	0.143
Franc	2007	Temperate	Beetles	Window flight	2	May-September	NA	no	>1	NA	21	0.161	0.056
Martikainen et *al.*	1999	Boreal	Beetles	Window flight	10	16/04-2/09	1	no	>5	14.4-105.9 (means)	29	0.510	0.038
Martikainen et *al.*	1999	Boreal	Beetles	Window flight	10	16/04-2/09	1	no	>5	14.4-105.9 (means)	29	0.648	0.038
Martikainen et *al.*	2000	Boreal	Beetles	Window flight	10	16/04-2/09	1	no	>5	14.4-105.9 (means)	29	1.096	0.038
Martikainen et *al.*	2000	Boreal	Beetles	Window flight	10	16/04-2/09	1	no	>5	NA	10	0.661	0.143
Martikainen et *al.*	2000	Boreal	Beetles	Window flight	10	16/04-2/09	1	no	>5	NA	10	0.099	0.143
Martikainen et *al.*	2000	Boreal	Beetles	Window flight	10	16/04-2/09	1	no	>5	NA	9	0.309	0.167
Müller (unpublished)	2004	Temperate	Beetles	Window flight	1	April-October	0.1	no	>12	0.7-122.4	68	0.226	0.015
Müller (unpublished)	2004	Temperate	Fungi			April-October	0.1	no	>12	0.7-122.4	68	0.122	0.015
Müller et al. (unpublished)	2002	Temperate	Beetles	Window flight	1	May-September	1	no	>12	1-39.6	10	0.057	0.143
Müller et al. (unpublished)	2007	Temperate	Beetles	Window flight	1	April-October	0.1	no	>12	0.4-39.6	49	0.467	0.022
Müller et al. (unpublished)	2007	Temperate	Beetles	Window flight	1	April-October	0.1	no	>12	0.2-70.9	77	0.266	0.014
Nordén et *al.*	2004	Temperate	Fungi (Ascomycetes)			NA	0.4	no	>1	4-26.2	25	-0.234	0.045
Nordén et *al.*	2004	Temperate	Fungi (Basidiomycetes)			NA	0.4	no	>1	4-26.2	25	-0.100	0.045

Appendix 1. Summary of the data for total deadwood volume included in the meta-analysis.

Articles and grey datasets	Year	Biome	Taxonomic / ecological group	Type of trap (beetles)	Trap number per site for beetles	Sampling seasons	Sampled area for deadwood (ha)	Log transformation	Diameter threshold for deadwood sampled (cm)	Range of deadwood volume (m3/ha)	n	Zr	Var(Zr)
Ohlson et *al.*	1997	Boreal	Fungi (Polypores)			Summer	NA	no	NA	NA	10	1.175	0.143
Økland et *al.*	1996	Boreal	Beetles	Window flight	10	22/04-13/09	0.16	no	NA	1.8-221	49	0.288	0.022
Paillet et *al.* (GNB - Auberive - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Window flight	2	11/04-06/07	0.13	no	>5	1.8-52.1	12	0.647	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Auberive - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Window flight	2	11/04-06/07	0.13	no	>5	0.7-157.7	12	0.221	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau - unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Window flight	2	14/04-07/07	0.13	no	>5	0-46.6	11	0.312	0.125
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau - unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Window flight	2	14/04-07/07	0.13	no	>5	33.2-373.5	10	0.119	0.143
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Window flight	2	01/06-25/08	0.13	no	>5	14.7-93.7	4	0.101	1.000
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Window flight	2	01/06-25/08	0.13	no	>5	16.6-89.1	4	0.671	1.000
Penttilä et *al.*	2004	Boreal	Fungi (Polypores)			September-October	1	yes	>5	2-200 (figure)	14	1.472	0.091
Selonen et *al.*	2005	Boreal	Fungi (Polypores)			Autumn - Spring	0.25	no	>6	NA	21	0.087	0.056
Siitonen	1994	Boreal	Beetles	Window flight	NA	21/05-03/10	0.5	no	>5	10-130	20	0.616	0.059
Siitonen	1994	Boreal	Beetles	Window flight	NA	18/05-19/09	0.5	no	>5	2-10	20	0.738	0.059
Siitonen	1994	Boreal	Beetles	Window flight	1	21/05-03/10	0.5	no	>5	10-130	10	-0.405	0.143
Siitonen	1994	Boreal	Beetles	Window flight	1	18/05-19/09	0.5	no	>5	2-10	10	0.421	0.143
Similä et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Window flight	5	May-September	1.5	no	NA	14.3-93.1	32	0.026	0.034
Similä et *al.*	2003	Boreal	Beetles	Window flight	5	25/05-08/09	0.9-2.5	no	>5	7.9-73.1 (means)	12	0.807	0.111
Similä et *al.*	2003	Boreal	Beetles	Window flight	5	25/05-08/09	0.9-2.5	no	>5	7.9-73.1 (means)	11	0.103	0.125
Similä et *al.*	2003	Boreal	Beetles	Window flight	5	25/05-08/09	0.9-2.5	no	>5	8.7-54.4 (means)	12	0.477	0.111
Similä et *al.*	2003	Boreal	Beetles	Window flight	5	25/05-08/09	0.9-2.5	no	>5	8.7-54.4 (means)	11	0.086	0.125
Similä et *al.*	2006	Boreal	Fungi			May-September	1.5	no	>5	NA	32	0.614	0.034

Appendix 1. Summary of the data for total deadwood volume included in the meta-analysis.

Articles and grey datasets	Year	Biome	Taxonomic / ecological group	Type of trap (beetles)	Trap number per site for beetles	Sampling seasons	Sampled area for deadwood (ha)	Log transformation	Diameter threshold for deadwood sampled (cm)	Range of deadwood volume (m3/ha)	n	Zr	Var(Zr)
			(Polypores)										
Sippola et *al.*	2001	Boreal	Fungi (Polypores)			August-September (2years)	0.045	no	>5	22-80 (figure)	10	0.153	0.143
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Window flight	5	01/06-15/09	0.05	yes	>1	NA	19	0.634	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Window flight	5	01/06-15/09	0.05	yes	>1	NA	9	0.346	0.167
Thunes et *al.*	2000	Boreal	Beetles	Emergence	NA	NA	1	no	NA	NA	37	0.437	0.029

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Appendix 2. Summary of the data for deadwood type included in the meta-analysis.

Articles and grey datasets	Year	Biome	Taxonomic / ecological group	Deadwood type	n	Zr	Var(Zr)
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Logs	99	0.080	0.010
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Snags	99	-0.152	0.010
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Stumps	99	0.156	0.010
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Logs	188	0.024	0.005
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Snags	188	0.009	0.005
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Stumps	188	0.021	0.005
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Logs	44	0.022	0.024
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Logs	16	-0.207	0.077
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Snags	44	-0.124	0.024
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Snags	16	-0.199	0.077
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Snags	40	0.354	0.027
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Stumps	44	0.034	0.024
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Stumps	16	-0.279	0.077
Brunet & Isacsson	2009	Temperate	Beetles	Snags	30	0.275	0.037
Bücking et *al.*	1998	Temperate	Beetles	Logs	24	-0.277	0.048
Bücking et *al.*	1998	Temperate	Beetles	Snags	18	0.232	0.067
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Logs	22	0.031	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Snags	22	0.002	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Stumps	22	0.195	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi	Logs	10	1.058	0.143
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi	Snags	10	1.267	0.143
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi	Stumps	10	-0.556	0.143
Martikainen et *al*.	2000	Boreal	Beetles	Stumps	29	-0.814	0.039
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Beetles	Logs	68	0.267	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Beetles	Snags	68	0.144	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Beetles	Stumps	68	0.019	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Fungi	Logs	68	0.115	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Fungi	Snags	68	0.100	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Fungi	Stumps	68	0.074	0.015
Müller et al. *(unpublished)*	2002	Temperate	Beetles	Snags	10	-0.315	0.143
Müller et al. *(unpublished)*	2002	Temperate	Beetles	Logs	10	0.618	0.143
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Logs	49	0.433	0.022
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Snags	49	0.438	0.022
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Stumps	49	-0.141	0.022
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Logs	77	0.177	0.014
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Snags	77	0.276	0.014
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Stumps	77	-0.246	0.014

Appendix 2. Summary of the data for deadwood type included in the meta-analysis.

Paillet et *al.* (GNB - Aubrive - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Snags	12	-0.257	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Aubrive - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Snags	12	0.115	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Aubrive - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Logs	12	0.984	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Aubrive - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Logs	12	0.210	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Aubrive - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Stumps	12	0.057	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau -unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Logs	13	0.368	0.100
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau -unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Logs	12	0.141	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau -unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Snags	13	0.098	0.100
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau -unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Snags	12	-0.028	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau -unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Stumps	13	-0.537	0.100
Paillet et *al.* (GNB - Fontainebleau -unpublished)	2009	Temperate	Beetles	Stumps	12	0.100	0.111
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Snags	4	0.128	1.000
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Snags	4	0.654	1.000
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Logs	4	0.033	1.000
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Logs	4	0.431	1.000
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Stumps	4	0.640	1.000
Paillet et *al.* (GNB - Ventron - unpublished)	2010	Temperate	Beetles	Stumps	4	0.480	1.000
Penttilä et *al.*	2004	Boreal	Fungi (Polypores)	Logs	14	1.602	0.091
Rubino & McCarthy	2003	Temperate	Fungi (Ascomycetes)	Logs	50	0.213	0.021
Rubino & McCarthy	2003	Temperate	Fungi (Basidiomycetes)	Logs	50	0.354	0.021
Rubino & McCarthy	2003	Temperate	Fungi (Myxomycetes)	Logs	50	0.310	0.021
Similä et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Logs	32	0.103	0.035
Similä et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Snags	32	0.095	0.035
Similä et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Stumps	32	0.066	0.035
Similä et *al.*	2006	Boreal	Fungi (Polypores)	Logs	32	0.676	0.035
Similä et *al.*	2006	Boreal	Fungi (Polypores)	Snags	32	0.412	0.035
Similä et *al.*	2006	Boreal	Fungi (Polypores)	Stumps	32	-0.282	0.035
Sippola et *al.*	2001	Boreal	Fungi (Polypores)	Logs	10	0.348	0.143
Sippola et *al.*	2001	Boreal	Fungi (Polypores)	Snags	10	0.881	0.143
Sippola et *al.*	2001	Boreal	Fungi (Polypores)	Stumps	10	-1.130	0.143
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Logs	19	0.637	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Logs	9	0.365	0.167
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Snags	19	0.329	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Snags	9	0.203	0.167
Thunes et *al.*	2000	Boreal	Beetles	Logs	37	0.457	0.029
Thunes et *al.*	2000	Boreal	Beetles	Snags	37	0.331	0.029
Vanderwel et *al.*	2006	Temperate	Beetles	Logs	22	0.272	0.053

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Appendix 3. Summary of the data for decay classes included in the meta-analysis.

Articles and grey datasets	Year	Biome	Taxonomic / ecological group	Decay class	n	Zr	Var(Zr)
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Fresh	99	0.163	0.010
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Decayed	99	0.123	0.010
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Fresh	188	-0.123	0.005
Bässler *(BIOKLIM Project)*	2009	Temperate	Fungi	Decayed	188	0.043	0.005
Bouget et *al. (Resine - unpublished)*	2006 - 2009	Temperate	Beetles	Fresh	40	0.234	0.027
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	0.228	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	0.190	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	-0.293	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	-0.522	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	0.228	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	0.190	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	0.168	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Decayed	10	0.183	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.063	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.522	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.165	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.091	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.063	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.522	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	-0.217	0.143
Dodelin	2006	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.301	0.143
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Decayed	22	-0.142	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Decayed	22	0.154	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Fresh	22	-0.045	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Beetles	Fresh	22	-0.018	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi	Decayed	10	0.795	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi	Decayed	10	1.101	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi	Fresh	10	1.038	0.053
Dufrêne et *al*. (Xylobios-unpublished)	2003	Temperate	Fungi	Fresh	10	0.971	0.053
Martikainen et *al*.	1999	Boreal	Beetles	Fresh	29	0.648	0.039
Martikainen et *al*.	1999	Boreal	Beetles	Fresh	29	0.741	0.039
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Beetles	Fresh	68	0.144	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Beetles	Decayed	68	0.197	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Fungi	Fresh	68	0.098	0.015
Müller *(unpublished)*	2004	Temperate	Fungi	Decayed	68	0.084	0.015
Müller et al. *(unpublished)*	2002	Temperate	Beetles	Decayed	10	-0.082	0.143
Müller et al. *(unpublished)*	2002	Temperate	Beetles	Fresh	10	0.313	0.143
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Fresh	77	0.073	0.014
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Decayed	77	0.265	0.014
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Fresh	49	0.227	0.022
Müller et al. *(unpublished)*	2007	Temperate	Beetles	Decayed	49	0.442	0.022
Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Decayed	12	0.846	0.111
Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Decayed	11	0.148	0.125

Appendix 3. Summary of the data for deadwood type included in the meta-analysis.

Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Decayed	12	0.535	0.111
Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Decayed	11	-0.062	0.125
Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Fresh	12	0.258	0.111
Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Fresh	11	0.103	0.125
Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Fresh	12	0.935	0.111
Similä et *al*.	2003	Boreal	Beetles	Fresh	11	0.234	0.125
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Decayed	19	0.720	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Decayed	19	0.745	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Decayed	19	0.362	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Decayed	9	0.404	0.167
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Decayed	9	0.237	0.167
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Decayed	9	-0.083	0.167
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Fresh	19	0.450	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Fresh	19	0.480	0.063
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Fresh	9	0.444	0.167
Sippola et *al.*	2002	Boreal	Beetles	Fresh	9	1.321	0.167

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Appendix 4: References used in the meta-analysis

1. Brunet, J., Isacsson, G., 2009, Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest, Journal of Insect Conservation, 13, 515-528.

2. Bücking, W., Bense, U., Trautner, J., Hohlfeld, F., 1998, Faunenstrukturen einiger Bannwälder und vergleichbarer Wirtschaftswälder Sechs Fallstudien in Baden-Württemberg zu Totholzkäfern, Vögeln, Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde Forstpflanzenzüchtung, 39, 109-124.

3. Dodelin, B., 2006, Ecology of the saproxylic beetles in mountain forests of the northern French Alps, Annales de la Société Entomologique de France, 42, 231-243.

4. Franc, N., 2007, Standing or downed dead trees - does it matter for saproxylic beetles in temperate oak-rich forest?, Canadian Journal of Forest Research, 37, 2494-2507.

5. Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., Rauh, J., 1999, Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland, Forest Ecology and Management, 116, 233-245.

6. Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000, Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland, Biological Conservation, 94, 199-209.

7. Nordén, B., Ryberg, M., Götmark, F., Olausson, B., 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.

8. Ohlson, M., Soderström, L., Hornberg, G., Zackrisson, O., Hermansson, J., 1997, Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests, Biological Conservation, 81, 221-231.

9. Økland, B., Bakke, A., Hagvar, S., Kvamme, T., 1996, What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway, Biodiversity and Conservation, 5, 75-100.

10. Penttilä, R., Siitonen, J., Kuusinen, M., 2004, Polypore diversity in managed and old-growth boreal Picea abies forests in southern Finland, Biological Conservation, 117, 271-283.

11. Rubino, D.L., McCarthy, B.C., 2003, Composition and ecology of macrofungal and myxomycete communities on oak woody debris in a mixed-oak forest of Ohio, Canadian Journal of Forest Research, 33, 2151-2163.

12. Selonen, V.A.O., Ahlroth, P., Kotiaho, J.S., 2005, Anthropogenic disturbance and diversity of species: Polypores and polypore-associated beetles in forest, forest edge and clear-cut, Scandinavian Journal of Forest Research, Supplement, 20, 49-58.

13. Siitonen, J., 1994, Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods, Annales Zoologici Fennici, 31, 89-95.
14. Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., 2003, Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters, Forest Ecology and Management, 174, 365-381.
15. Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.-L., 2002, Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland, Ecography, 25, 42-52.
16. Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.L., Huhta, E., 2006, Co-variation and indicators of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests?, Ecological Indicators, 6, 686-700.
17. Sippola, A.L., Lehesvirta, T., Renvall, P., 2001, Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland, Ecological Bullletins, 49, 243-254.
18. Sippola, A.L., Siitonen, J., Punttila, P., 2002, Beetle diversity in timberline forests: A comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland, Annales Zoologici Fennici, 39, 69-86.
19. Thunes, K.H., Midtgaard, F., Gjerde, I., 2000, Diversity of coleoptera of the bracket fungus Fomitopsis pinicola in a Norwegian spruce forest, Biodiversity and Conservation, 9, 833-852.
20. Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.M., Islam, N., 2006, Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests, Forest E.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. En résumé

L'étude de la corrélation entre volume de bois mort et richesse en coléoptères ou mycètes selon le biome ou le type de bois mort a permis de montrer:

- La richesse des organismes saproxyliques a été **significativement et positivement corrélée avec le volume total de bois mort**, mais la corrélation était relativement faible.

- Une **corrélation positive et significative pour les coléoptères et les champignons saproxyliques**, mais qui n'a pas présenté de différence entre les deux groupes.

- Une **corrélation significativement positive pour le bois mort au sol et debout**. A l'inverse, la corrélation avec le volume de souche est significativement négative dans le boréal, et négative mais non significative dans le tempéré.

- Une richesse en espèces est à la fois **significativement et positivement corrélée aux volumes de bois mort frais et décomposé**. Aucune différence significative entre les classes de décomposition n'a été observée.

- **Des corrélations plus fortes au sein de la forêt boréale que dans les forêts tempérées**, pouvant s'expliquer par des différences écosystémiques, un passé sylvicole, et une mosaïque paysagère différents.

On peut conclure que le volume local de bois mort est un facteur important pour expliquer la richesse en espèces mais que ce n'est pas le seul, surtout dans les forêts tempérées. D'autres facteurs clefs comme les facteurs biotiques (interactions entre espèces: prédation, compétition et facilitation), ainsi que d'autres facteurs abiotiques tels que : la présence de niches et de microhabitats sur les arbres vivants, la diversité du bois mort (nombre d'essences, de stade de décomposition, de diamètre...), ainsi que l'échelle paysagère considérée (connectivité et la continuité spatiale et temporelle du bois mort), jouent un rôle important dans la relation ressources-espèces Cependant, nous n'avons pas été en mesure de tester les corrélations avec ces variables de manière robuste en raison de l'absence de publications pertinentes.

Enfin, nos résultats suggèrent que la surveillance de la biodiversité et les décisions politiques fondées sur l'échantillonnage du bois mort devraient probablement être considérées différemment dans les forêts boréales et tempérées.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

CHAPITRE 3
MATERIEL & METHODE

Il ne sera décrit dans ce chapitre que les méthodes d'échantillonnage des insectes, de la caractérisation du peuplement ainsi que les techniques statistiques utilisées au sein de la thèse. Chaque chapitre de la thèse comportant des sites d'étude particuliers, ceux-ci seront détaillés hors des articles au début de chacun des chapitres.

I. Echantillonnage des coléoptères saproxyliques : EMERGENCE ET POLYTRAP

Plusieurs méthodes très différentes, estimées complémentaires par plusieurs auteurs (Alinvi et al. 2007 ; Hammond 1997), peuvent être utilisées afin de récolter les coléoptères saproxyliques. Il existe les techniques dites **manuelles actives**, avec par exemple l'écorçage, la prospection des microhabitats et des gîtes potentiels avec le tamisage d'écorce de bois mort ou le battage de bois mort. Mais aussi les techniques de **mise en élevage**, avec par exemple la mise en émergence de rémanents. Enfin, les **méthodes de piégeage**, comme l'interception ou l'attraction grâce à des couleurs ou encore des molécules chimiques (Bouget et Nageleisen 2009 ; Leather et Watt 2007).

Parmi ces techniques nous avons utilisé le piège à émergence dans le premier volet de la thèse nommé « Emergence » (chapitre 4), et les pièges à interception pour les volets « Taillis vieillis » et « Tronçais » (chapitre 5 et 6).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

1. Les pièges à émergence

Pour le premier volet de la thèse, portant sur l'intérêt que représentent les rémanents pour la biodiversité saproxylique, nous avons utilisé des nasses à émergence. Cela consiste à enfermer des pièces de bois dans une nasse en toile de polyéthylène blanc, à mailles très fines, ne permettant pas la sortie ou l'entrée de nouveaux insectes une fois la nasse fermée. Un collecteur contenant un mélange attractif et conservateur (25 % de MonoPropylèneGlycol, 25 % d'éthanol, 50 % d'eau, et du sel) est placé à l'une des extrémités.

Cette technique est largement utilisée pour récolter spécifiquement les espèces associées à un type de substrat (Alinvi et al. 2007 ; Wikars et al. 2005). Le piège à émergence est de plus en plus utilisé dans les travaux menés sur l'écologie de la faune saproxylique ou sur la valeur spécifique d'un substrat en termes de conservation de la biodiversité (Brin et al. 2011 ; Ferro et al. 2009 ; Jonsell et al. 2007a).

Dans chacune des nasses il a été placé des rémanents de coupe, d'une longueur de 1 m, correspondant au plan d'échantillonnage. Afin d'obtenir des volumes comparables, il a été placé dans chaque nasse 30 pièces de bois pour les petits diamètres (classe 5) (volume ≈ 0.06 m^3, surface ≈ 4.71 m^2) et 10 pour le diamètre supérieur soit la classe 10 (volume ≈ 0.08 m^3, surface ≈ 3.14 m^2).

Pour des raisons pratiques (distance entre les forêts d'étude et le centre de recherche, dégâts potentiels fait par le gibier ou les humains), l'ensemble des prélèvements a été ramené au Cemagref de Nogent sur Vernisson, et placé dans un enclos en zone forestière. Les collecteurs ont été relevés à raison d'une fois par mois de mai à septembre 2009, puis une fois en octobre 2009, en mai 2010 et pour finir en juillet 2010.

2. Les pièges d'interception

Dans les volets 2 et 3 de la thèse, les coléoptères saproxyliques ont été piégés grâce à la technique du piège vitre à interception multidirectionnelle, appelé aussi polytrap (Bouget et al. 2009 ; Brustel 2004). Le piège vitre est une technique couramment utilisée dans la collecte des coléoptères saproxyliques circulants (Alinvi et al. 2007 ; Økland et al. 1996 ; Wikars et al. 2005). En permettant une bonne évaluation du pool d'espèces présent dans un peuplement (Alinvi et al. 2007 ; Økland et al. 1996 ; Wikars et al. 2005), les performances de ceux-ci pour l'échantillonnage de la faune saproxylique ne sont plus à démontrer.

Le principe de cette méthode est de capturer des insectes au hasard de leurs collisions avec les vitres. Le piège est constitué de deux plaques de plexiglas transparent disposées en croix (40cm X 60cm) au dessus d'un entonnoir, les insectes tombant dans l'entonnoir sont alors collectés dans un récipient contenant un liquide conservateur constitué d'un mélange d'eau, de sel et de MonoPropylèneGlycol (Figure 6).

Il est possible de rajouter dans ces pièges un agent attractif, comme de l'éthanol. Il a été montré par Bouget et al. (2009) que la présence d'une substance attractive permet la capture d'un plus grand nombre d'individus et d'espèces. Bien que ces pièges semblent par conséquent plus efficaces que ceux sans élément attractif, nous

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

avons décidé de mettre des pièges dits « passifs », soit non attractif. En effet, il est recommandé de les utiliser afin d'éviter toute différence dans le fonctionnement du piège au sein des milieux étudiés.

Sur les parcelles étudiées les pièges ont été placés par deux au centre de la zone échantillonée (pour éviter l'effet lisière), tout en évitant les effets de lisière. Ces pièges ont été suspendus à des charpentières à environ 1 m 50 du sol, espacés d'environ 40 m dans une zone relativement dégagée afin de se situer dans ce qu'on pourrait qualifier de « couloir de vol » pour insectes.

Les polytraps ont été installés d'avril 2009 à fin juillet 2009 avec des relevés périodiques toutes les 4 semaines, faisant un total de 4 relevés.

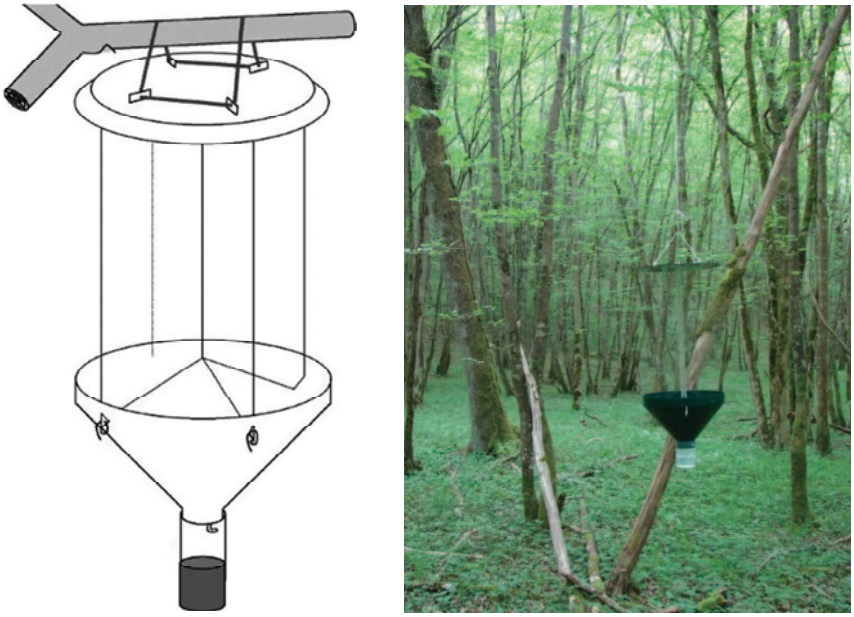


Figure 6 : *Schéma d'un piège vitre (Polytrap)*

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

III. Identification des coléoptères saproxyliques

Tous les relevés ont dans un premier temps été pré-triés afin d'en extraire les coléoptères. Ensuite, l'ensemble des coléoptères saproxyliques ont été identifiés si possible jusqu'à l'espèce et classés au sein d'une guilde trophique en s'appuyant sur Le Système d'Information sur l'Ecologie des Coléoptères saproxyliques Français (FRISBEE, Bouget et al. 2010) ainsi que sur des spécialistes pour certains taxons. La patrimonialité de chaque espèce lorsqu'elle était connue a également été notée.

Le profil trophique, représentant la répartition de la richesse spécifique ou de l'abondance totale entre les groupes trophiques, a été réalisé. Les guildes ont été définies comme suit, d'après Bouget et al. (2005) :

- **xylophages secondaires** : associés au bois mort frais
- **saproxylophages** : dépendants du bois mort carié
- **mycétophages** : ici limités aux coléoptères associés aux macromycètes
- **prédateurs** : se nourrissant d'autres invertébrés saproxyliques

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. Caractérisation du peuplement

Sur chacun des 3 plans d'échantillonnage de la thèse une caractérisation du peuplement environnant en termes de surface terrière et de volume de bois mort a été mise en place. La structure du schéma du dispositif a varié sensiblement selon le volet concerné, mais globalement les trois ont été construits sur le même schéma (voir schéma 1 à 3, Figure 7).

L'objectif du protocole mis en place sur le projet « Emergence » a été de caractériser :

- **le volume de rémanents** : total, par essence, par classe de diamètre, par classe de décomposition, au sol ou sur pied (estimation du volume de rémanents laissés à l'ha au moment de l'exploitation)
- **la diversité des pièces de bois mort**
- **la surface terrière des ligneux vivants**

Pour les deux autres volets, sur chaque placette à partir du point d'intérêt représenté par la paire de pièges, le protocole de relevé dendrométrique mis en place a eu pour objectif :

- **Volet 2 « Taillis vieillis »** : la caractérisation des éléments associés au vieillissement du taillis
  - **diamètre moyen des tiges**
  - **densité de tiges dans le peuplement** (espace de vol)
  - **densité de tiges mortes sur pied**
  - **volume de bois mort** (diamètre - essence – stade de décomposition), dont celui des essences pionnières en cours d'écroulement
  - **composition du taillis en essences vivantes**
- **Volet 3 « Tronçais »** : la caractérisation du vieillissement de la futaie régulière :
  - **Volume de bois mort au sol et debout** (diamètre - essence – stade de décomposition)
  - **Surface terrière des ligneux vivants**

La configuration spatiale se présente sous la forme d'une placette centrale à mesures renforcées (avec 3 ou 4 sous placettes circulaires de rayon 6, 10, 15 et 20 mètres pour lesquelles les seuils de diamètres étudiés pour le bois vivant et le bois mort diffèrent). Cette placette centrale n'est présente que pour les projets « Tronçais » et « Taillis vieillis ». En plus de cette placette centrale (pour les volets 2 et 3) il y a 3 placettes circulaires périphériques (6, 10 et 15 mètres) et 3 transects de 50 mètres de longueur (1 transect supplémentaire pour le volet « Taillis vieillis »), figure 7 a. pour le projet « Emergence », figure 7 b. pour le projet « Tronçais », figure 7 c. pour le projet « Taillis Vieillis »). Ces transects permettent d'estimer le volume de bois mort au sein d'un peuplement, c'est la méthode du « Line Intersect Sampling (LIS)» (Woodall et Williams 2005).

Les différentes mesures effectuées sont fonction du statut vivant ou mort de l'arbre concerné mais également de la strate occupée dans le cas du bois mort (chandelle, arbre mort, souche, bois mort au sol). (Voir en annexe les 3 plans de relevés dendrométriques, spécifiques à chacun des volets)

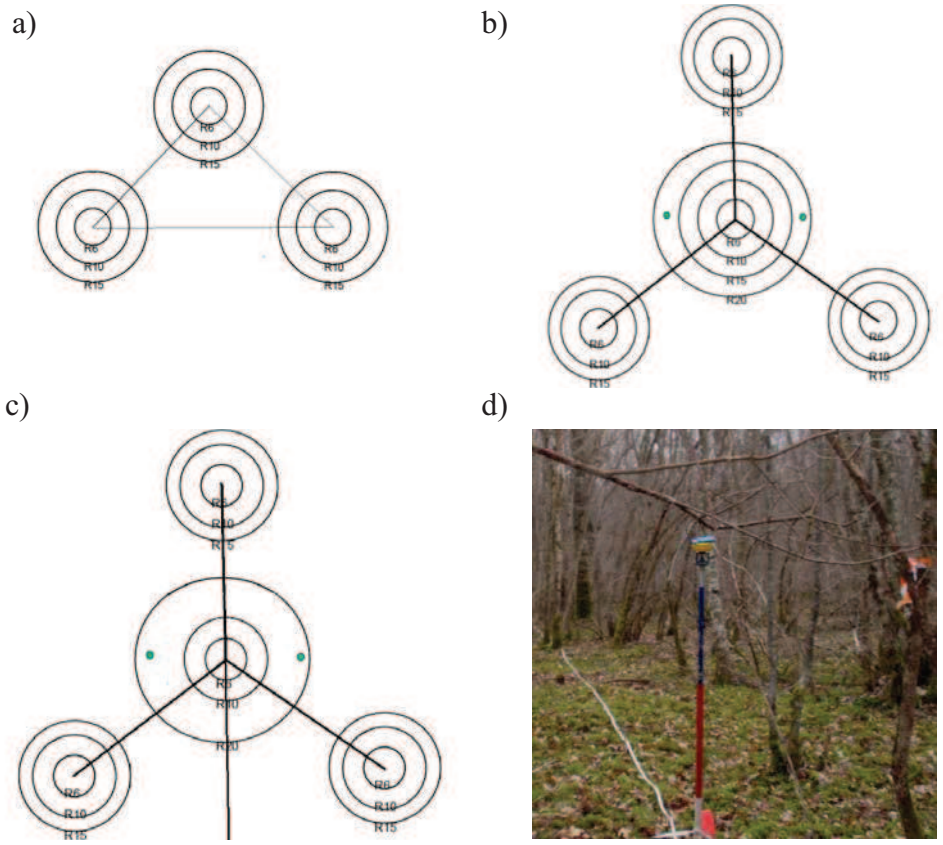


Figure 7 *: Schéma du dispositif de dendrométie : a) protocole pour le volet "Emergence" chapitre 4, b) protocole pour le volet "Tronçais" chapitre 6, c-d) schéma et photo du protocle pour le volet "Taillis vieillis" chapitre 5.*

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

A partir du protocole européen CostE4 (4 classes pour nécromasse aérienne et au sol, utilisant le degré de pourriture et la dégradation de l'écorce), nous avons séparé ces deux critères pour décrire le stade de décomposition en 2 variables complémentaires. Il est supposé que la déhiscence de l'écorce est négativement corrélée au recouvrement résiduel de l'écorce. Le test dit « du couteau » a donc été réalisé afin de déterminer au mieux le stade de décomposition du bois mort :

Ecorce :

[1] présente sur tout le billon
[2] partiellement présente
[3] totalement absente du billon

Pourriture du bois 'test du couteau' :

[1] dur, ou non altéré
[2] pénétration < 1/3 du diamètre,
[3] pénétration > 1/3 du diamètre
[4] pourriture généralisée

4 stades de dégradation ont été définis grâce à ces paramètres d'écorce et de pourriture allant du plus frais au plus dégradé (D1-D2-D3-D4). Pour le traitement des données nous avons regroupé les stades D1 et D2 dans une nouvelle catégorie appelé bois mort « frais » puis regroupé les stades D3 et D4 (dégradations corticales et de cœur avancées) dans la catégorie « décomposé »

Au final, l'analyse dendrométrique des parcelles a abouti à un ensemble de valeurs caractérisant les peuplements pour le bois vivant et mort. Ci-dessous le tableau représentant l'ensemble des variables dendrométriques mesurées dans la thèse. (Tableau 1).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Tableau 1 *: Variables dendrométriques étudiées au sein de la thèse.*

Variables	Codes
Variables bois vivant	
Surface terrière (m2 ha-1)	Basal area
Surface terrière des arbres de diamètre > 30cm (m^2 ha^{-1})	LargeLiving
Surface terrière des arbres de diamètre >40cm (m^2 ha^{-1})	TGB
Variables bois mort (DW)	
Volume total de souche de diamètre >20cm (m3 ha-1)	Vs
Volume total de petit bois mort debout diamètre < 7,5cm (m3 ha-1)	VDeadSmallSnags
Volume total de petit bois mort au sol diamètre < 7,5cm (m3 ha-1)	VDeadSmallLogs
Volume total de petit bois mort total, diamètre < 7,5cm (m3 ha-1)	VDeadSmallTot
Volume de bois mort au sol de diamètre >30cm (m3 ha-1)	VDeadLargeLogs
Volume total de bois mort au sol (m3 ha-1)	DWL
Volume total de bois mort debout (m3 ha-1)	DWS
Volume total de bois mort (m3 ha-1)	DWT
Volume de BM de Chêne (m3 ha-1)	VDeadOak
Volume de BM d'essence pionnières (bouleau, tremble) (m3 ha-1)	VDeadPioneer
Volume total de BM de classe de dégradation1 et 2 (m3 ha-1)	Fresh
Volume total de BM de classe de dégradation3 et 4 (m3 ha-1)	Decomposed
Ratio volume de bois mort / (bois vivant + bois mort)	Ratio

Au sein de l'étude réalisée dans le chapitre 6, en plus de la caractérisation en bois mort et vivant des parcelles, un inventaire des gros arbres et des microhabitats à été réalisé, en collaboration avec Laurent Larrieu de l'INRA de Toulouse. Ce protocole intègre :

- Très gros bois vivants : C à 1,3 m ≥ 220 cm (D ≥ 70 cm)
- Arbres vivants porteurs de microhabitats:
  - trou de pic et autres cavités vides (Ø > 3 cm) / cavité à terreau (Ø > 10 cm)
  - grande plage de bois carié (S > 600 cm2 = A4) / plage de bois sans écorce, non cariée (S > 600 cm2 = A4) / fente profonde (largeur > 1 cm), ou décollement d'écorce formant un abri / coulée de sève (résine exclue)
  - champignon saproxylique coriace
  - charpentière ou cime récemment brisée (Ø > 20 cm) / quantité importante de bois mort dans le houppier (>20% vol. branches vivantes et mortes)
- Le nombre d'arbres de très gros bois vivants porteurs d'au moins un microhabitat ont également été dénombrés.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

V. Analyses statistiques

La démarche analytique, répondant aux principales questions posées, dépendantes de l'assemblage en coléoptères saproxyliques étudiés a mobilisé différentes méthodes statistiques. Celles-ci sont résumées dans le tableau 2 ci-dessous.

Tableau 2 *: Schéma d'analyse général de la thèse.*

X	*Y : Assemblages coléoptères saproxyliques*		Méthodes
Variables catégorielles (types de pièces de bois/ Age du peuplement) **ou Variables quantitatives** (dendrométrie)	Abondance et richesse: efefts des variables catégorielles	⇨	Modèle linéaire généralisé (GLM / GLMM), multicomp
	Relation Abondance et richesse et variables dendrométri	⇨	Modèle linéaire généralisé (GLM / GLMM), model averaging
	Groupe écologique (Richesse et Abondance) / Variables	⇨	Modèle linéaire généralisé (GLM / GLMM), multicomp
	Richesse cumulée	⇨	Courbe de raréfaction sans remise
	Composition :		
	- Diiférence de composition globale	⇨	PERMANOVA
	- Pourcentage de dissimilarité et d'emboitement	⇨	Indice de Sorensen, Nestedness
	- Relation composition/ Variables X : inertie expliquée par les variables environnementales	⇨	Ordination contrainte ACCP et partition d'inertie
	- Relation composition/Variables X : affinités de chaque espèce pour les variables environnementales	⇨	Ordination contrainte ACC
	- Réponse au niveau de l'espèce (abondance x occurre	⇨	IndVal

L'étude du lien entre les variables à expliquer X1,X2,…Xp et les variables explicatives comme la richesse ou l'abondance passe souvent par le choix d'une méthode statistique adaptée à la nature de leurs relations, dépendant du type de variables à expliquer et de la présence ou non d'effet aléatoire. En fait, chacune de ces méthodes statistiques s'appuie sur une représentation mathématique de ces relations, que l'on appelle le modèle statistique. Pour qu'il permette de mieux comprendre comment les variables à expliquer sont liées aux variables explicatives, il faut que ce modèle soit d'une part un bon compte rendu de la réalité et d'autre part une représentation simple, réduite à l'essentiel, de cette réalité. Il a donc été utilisé pour les différentes études réalisées au sein de la thèse, des modèles linéaires généralisés suivant une loi de Poisson ou Quasi-Poisson et des modèles linéaires généralisés mixtes suivant une distribution de Poisson ou Négative Binomiale.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

1. Régression logistique

1.1. Modèle linéaire généralisé mixte avec ou sans effet aléatoire (GLM et GLMM)

Un modèle linéaire généralisé (GLM) se caractérise par (McCullagh et Nelder 1989) :

- une variable à prédire (réponse) suivant une certaine loi de distribution,
- une fonction de lien qui sert à linéariser la relation entre réponse et prédicteur,
- une variable explicative (prédicteur).

Dans le modèle linéaire généralisé mixte (GLMM), il est possible, par rapport au GLM de tenir compte d'un effet aléatoire, structurant potentiellement nos données, mais qui n'est pas un prédicteur.

Nos données n'ayant pas une distribution normale, on utilise un GLM avec une loi de probabilité qui suit une distribution de Poisson ou de Quasi Poisson (adaptée aux données surdispersées) pour les variables de réponses. Il existe un grand choix de familles et de liens, pour éviter un grand nombre d'erreurs il faut bien appréhender quelles sont les hypothèses sous-jacentes à chaque distribution (Crawley 2007).

Dans le cas d'une distribution normale ou gamma, le paramètre de dispersion est dit libre, il varie en fonction des données et doit donc être estimé. Ce n'est pas le cas des réponses de type Poisson ou binomiale où le paramètre de dispersion est contraint d'être égal à 1 : la dispersion des observations est alors fonction de la moyenne attendue. Mais il arrive très fréquemment que cette relation ne soit pas vérifiée et la variance alors observée est supérieure (surdispersion) ou inférieure (sous-dispersion) à celle prédite, le phénomène de surdispersion étant le plus courant. Il existe deux causes principales (non exclusives) généralement invoquées pour expliquer la présence de surdispersion avec des données écologiques : la non-indépendance des observations, et la présence d'hétérogénéité non prise en compte par le modèle.

Quelle qu'en soit la cause, il faut bien noter que la surdispersion entraîne une sous estimation des erreurs-standards associées au modèle : on risque donc de conclure injustement à un effet significatif. Le biais inverse se produira en présence de sous-dispersion. Il convient donc de corriger éventuellement ces biais en introduisant dans le modèle le paramètre de dispersion. On considère en pratique que si la dispersion

est supérieure à 2 (ou < 0.5), il convient de prendre soin de corriger les effets de la surdispersion (ou sous-dispersion).

Les GLM et les GLMM permettent de prendre en considération cette surdispersion par un meilleur ajustement aux données en spécifiant le type de « famille » utilisée dans le modèle (Poisson (family=poisson dans le logiciel R), Quasi Poisson (family=quasipoisson), Négative Binomiale). Globalement, lorsque l'on cherche à prédire des données de comptage, on admet que l'erreur est plutôt de type poisson et la plupart du temps c'est un lien log qui est employé.

Les fonctions « glm » pour le GLM et « lmer » pour les GLMM du package « lme4 » dans le logiciel R ont été utilisée pour tous nos modèles (R Development Core Team, 2005 ; (Bates et Maechler 2009)). Pour la famille négative binomiale, la fonction « glm.nb » de la library « MASS » a été utilisée.

Une fois les modèles établis, le package « multcomp » sous R avec la fonction General linear hypothésis (glht) nous a permis de tester l'influence des effets fixes (considérés significatifs pour $p<0.05$) ; puis d'étudier les différences entre les niveaux des effets fixes par comparaisons multiples. Par exemple la comparaison des niveaux deux à deux nous permet de déterminer des groupes homogènes de niveaux ayant des relevés significativement différents (Hothorn et al. 2009).

1.2. « Model averaging » : la sélection automatique

Pour chaque méthode (GLM ou GLMM), il est possible de réaliser une sélection de modèles basée sur le Critère d'Information d'Akaike (*AIC*), représentant l'ajustement du modèle aux données. Plus la valeur de l'AIC est faible, meilleur est l'ajustement du modèle. Cependant il est fréquent avec des données écologiques que plusieurs modèles ne soient pas distincts les uns des l'autres (< 2 points d'AIC) et qu'il existe alors plusieurs meilleurs modèles. Dans ce cas il est alors nécessaire de recourir au modèle moyenné (AIC-IT) (Burnham et Anderson 2002).

Préalablement à la construction du modèle complet (dit « saturé »), il est nécessaire de procéder à une analyse de colinéarité entre les variables explicatives étudiées en utilisant des matrices de corrélation afin d'exclure du processus de modélisation toutes celles montrant une forte association. La colinéarité entre les variables prédictives

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

peut être un problème au sein du processus de sélection de modèles et conduire à des estimations de paramètres erronées (Freckleton 2011).

De la même façon, comme le recommande (Gelman 2008) toutes les variables explicatives doivent être normalisées : une moyenne de 0 et un écart type de 0,5 grâce à la fonction "standardize" dans le package R "arm" (Gelman et al. 2009).

Une fois le modèle saturé composé, il est calculé grâce à la fonction « dredge » du package MuMIn, l'AIC de tous les modèles possibles (nombre de variables à définir). Tous ces modèles sont renvoyés et classés selon leur AICc (AIC corrigée pour les petits échantillons ou les modèles en Poisson ou Binomiale) puis présentés sous forme de tableau. L'AICc est une mesure de l'ajustement relatif du modèle, proportionnelle à la vraisemblance du modèle et au nombre de paramètres utilisés pour le générer.

Le meilleur est celui ayant la plus faible AICc, les différences de scores d'AICc entre chaque modèle et le meilleur modèle (ΔAICci = AICci - AICcmin) ainsi que le poids d'Akaike (wi) de chaque modèle sont calculés.

Par la suite, il faut fixer une règle de décision permettant de définir les modèles qui vont être intégrés dans le « model average » (modèle moyenné). Au sein de la thèse, nous avons décidé que tous les modèles avec une ΔAICc <2 entrent dans le sous-ensemble des meilleurs modèles permettant alors le calcul des estimates moyens et des erreurs standard des estimations, pondérées par le poids du modèle.

2. Richesse cumulée

L'étude de la richesse cumulée en fonction d'un facteur (âge, type de bois mort, stade de décomposition) est une approche totalement différente de l'étude de la richesse moyenne en fonction de ce même facteur. Une courbe de richesse cumulée permet de tracer le cumul du nombre d'espèces pour un effort d'échantillonnage croissant. Cet effort pouvant être mesuré en nombre d'individus, nombres de pièges, ou par unité de surface ou de temps (Heilmann-Clausen et Christensen 2004). Cette technique permet la comparaison d'assemblages non issus d'un effort d'échantillonnage similaire, en contournant le problème que peut entraîner la corrélation forte qui existe entre abondance et richesse. La croissance de la courbe, au départ rapide, se stabilise au fur et à mesure que l'échantillonnage est complet. Ainsi, la courbe de forme

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

asymptotique se stabilise lorsque la probabilité d'ajouter une espèce est faible, soit proche du zéro. Une forme non asymptotique de la courbe peut signifier la non exhaustivité de l'échantillonnage pratiqué (Soberón M. et Llorente B. 1993).

La comparaison des courbes se fait alors en « raréfiant » les échantillons à la plus petite taille commune, et en regardant s'il y a superposition ou non des intervalles de confiance calculés à 95 % (Gotelli et Colwell 2001). La superposition de ceux-ci indiquant l'absence de différence entre les richesses cumulées pour 2 niveaux de facteur. Ces courbes ont été construites avec la modalité « sans remise », méthode permettant d'obtenir en bout de courbe, la valeur correspondante au nombre total d'espèces observées, du fait que la variance tend à diminuer jusqu'à être nulle vers les grandes tailles d'échantillon.

Les courbes de richesses cumulées ont été tracées grâce au logiciel EstimateS v 7.5. (Colwell 1994-2004).

3. Analyse multivariée

La richesse et l'abondance en colèoptères saproxyliques sur un site sont des informations somme toute importantes, cependant l'assemblage des espèces présentent sur chaque site donne une information supplémentaire à prendre en considération (Noss 1999). En effet, la structuration potentielle des espèces peut avoir de nombreuses origines (environnement, interactions). Les assemblages spécifiques apparaissent donc comme un indicateur global de l'action de ces multiples facteurs et permettent d'appréhender les différents mécanismes à l'origine de l'organisation de la biodiversité. L'étude de la composition des assemblages d'espèces fait donc appel aux analyses multivariées telles que les ordinations avec l'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP) et le test de différence de composition : Permanova. D'autre part l'étude de la diversité béta a été mesurée grâce à l'indice de Sorensen.

3.1. L'analyse par ordination : ACCP

En écologie, les listes faunistiques peuvent être directement mises en relation avec les variables environnementales mesurées grâce à une analyse directe de gradient (Jongman et al. 1995). Pour les données multivariées propres à l'analyse des

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

communautés, l'analyse est couplée à une méthode d'ordination et constitue ce que l'on appelle une ordination contrainte dans laquelle l'ordination est directement contrainte par les variables environnementales (Jongman et al. 1995 ; Palmer 2004). Parmi les méthodes d'ordination contrainte, nous avons utilisé l'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP) (Anderson et Willis 2003).

L'analyse canonique des coordonnées principales est une méthode de statistique descriptive multidimensionnelle qui réunit les propriétés de la régression linéaire multiple et de l'analyse factorielle des correspondances. Elle a été mise au point pour traiter simultanément un tableau « espèces », contenant des abondances d'espèces, et un tableau de variables quantitatives environnementales (Lebreton et al. 1988). Cette technique est souvent utilisée en écologie comme une approche exploratoire afin de sélectionner les variables explicatives dans un jeu de variables mesurées. En effet, les relevés sont contraints pour être une combinaison linéaire des variables environnementales (Palmer 2004). Le processus d'ordination est directement influencé par l'action d'un ensemble de variables explicatives : l'ordination cherche les axes qui sont exprimés le mieux possible, par une combinaison linéaire de variables environnementales.

En d'autres termes, l'algorithme de l'ACCP cherche la combinaison de variables environnementales expliquant au mieux la variation (ou dispersion) de la matrice "espèces", maximisant la séparation des espèces sur les axes d'ordination. Elle suppose une réponse unimodale des espèces aux gradients environnementaux.

L'analyse canonique des coordonnées principales est basée sur une matrice de distance symétrique comprenant un test de permutation. La méthode est décrite dans (Anderson and Willis (2003) et suit 3 grandes étapes:

1) Faire une analyse en coordonnées principales sur la matrice de données Y (N observations et p variables), en utilisant l'indice de dissimilarité de votre choix, permettant d'obtenir les axes orthonormaux Q (la standardisation des axes n'est pas nécessaire).

2) Puis choisir un nombre approprié d'axes m comme un sous-ensemble de la matrice Q, pour les utiliser dans l'analyse canonique qui suit. Le choix du nombre d'axes peut

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

être arbitraire ou reposer sur la minimisation de l'erreur de classification ou de la somme des carrés des résidus.

3) Enfin réaliser une analyse canonique traditionnelle : une Analyse Canonique Discriminante si la matrice **X** contient des variables qualitatives ou une Analyse Canonique des Corrélations si **X** contient des variables quantitatives.

Ces trois étapes qui permettent d'obtenir une ordination peuvent être complétées pour tester l'hypothèse d'une différence non significative entre les groupes mais aussi pour tester l'absence de relation significative avec des variables mésologiques quantitatives. Les tests sont réalisés en utilisant la statistique « trace » (somme des valeurs canoniques propres ou somme des corrélations canoniques) et en calculant une probabilité *P* associée par permutations.

Pour réaliser ces ACCP, les espèces peu fréquentes ont été supprimées (singletons) et le degré de significativité de la relation a été testé via un test de permutations de Monte-Carlo (10 000 permutations). On s'est servi de la fonction "capscale" de la library "vegan" (Oksanen et al. 2008) pour le logiciel R (R Development Core Team, 2010).

3.2. Analyse des similarités

3.2.1. Permanova-Anosim

Une analyse multivariée par pemutation (PERMANOVA) a été utilisée pour tester la réaction simultanée d'une ou plusieurs variables à un ou plusieurs facteurs dans un modèle expérimental (McArdle et Anderson 2001). Cela permet en effet de tester la dissimilarité des communautés, pour l'ensemble des espèces saproxyliques ou subdivisées en groupes (par exemple les guildes ou les espèces rares), entre chacun des facteurs (ex : âge du peuplement, types de rémanents). L'utilisation de cette méthode statistique non paramétrique, basée sur des permutations est libre des postulats de base normalement requis (par ex : normalité) avec des statistiques paramétriques (Legendre et Anderson 1999). Cette méthode s'appuie sur le calcul pour chaque groupe d'espèces, d'une matrice de similarité de Bray-Curtis à partir des données transformées par la fonction racine carrée (Bray et Curtis 1957). Cette transformation permet de réduire l'importance des espèces très abondantes et de

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

donner plus d'influence aux espèces rares, tout en conservant l'ordre entre les espèces communes et rares (Thorne et al. 1999). Tel que suggéré par Clarke et Warwick (1994), les espèces dites « singletons » (une seule occurrence dans un seul échantillon) ont été retirées des jeux de données utilisés pour le calcul des matrices. La similarité entre les espèces rares a souvent peu de signification et cela permet de réduire le bruit que ces faibles valeurs peuvent produire dans ce type d'analyse (Clarke et Warwick 1994).

Ces analyses ont été réalisées grâce à la fonction « adonis » du package « vegan » dans le logiciel R.

3.2.2. Diversité bêta : Indice de Sorensen et nestedness

La diversité bêta (β-diversité) est une mesure de la diversité biologique qui fonctionne en comparant la diversité des espèces entre différents groupes ou le long de gradients environnementaux. Il s'agit de comparer le nombre de taxons qui sont propres à chacun des groupes et ainsi d'obtenir le taux de changement dans la composition des espèces au sein des communautés.

L'indice de dissimilarité de Sørensen (βsor) est une mesure très simple de la diversité bêta, dont la formule est :

$$\beta_{sor} = \frac{b+c}{2a+b+c}$$

Ou *a* est le nombre d'espèces communes aux deux groupes, *b* est le nombre d'espèces présentes au sein du premier groupe mais absente dans le second. Enfin, *c* est le nombre d'espèces présentes uniquement dans le deuxième groupe.

Cette mesure de βsor intègre à la fois ce qu'on appelle le « true spatial turnover (β_{sim}) » et le « nestedness process (β_{nes}) » soit le processus d'imbrication (Baselga et al. 2007 ; Koleff et al. 2003). Les espèces des échantillons ayant une faible richesse spécifique sont en fait des sous-ensembles des espèces trouvées dans les échantillons riches, ce qui reflète un processus de perte des espèces non aléatoire.

L'indice de Sorensen peut prendre une valeur minimale de 0 correspondant à une dissimilarité minimale où les deux communautés présentent exactement les mêmes

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

espèces et une valeur maximale de 1 lorsque les deux communautés ne possèdent aucune espèce de chevauchement.

Ces mesures de distance ont été réalisées grâce à la fonction « beta-pairwise.R » sur R (Baselga 2010).

4. IndVal : la recherche d'espèces indicatrices

Pour mesurer le caractère indicateur des espèces par rapport à des critères environnementaux, (Dufrêne et Legendre 1997) proposent la méthode de la valeur indicatrice (IndVal) permettant d'identifier les espèces préférentiellement associées à certains types d'habitats préalablement définis par une ordination ou une classification. Cette méthode permet de prendre en compte à la fois l'abondance et la fréquence d'une espèce. Ainsi pour chaque espèce *i* appartenant à chaque groupe *j* d'une typologie donnée, il est calculé sa fidélité et sa spécificité, permettant *in fine* de calculer sa valeur indicatrice (IndVal), grâce aux équations suivantes :

$$A_{ij} = Nindividus_{ij}/Nindividus_{i.}$$

$$B_{ij} = Nsites_{ij}/Nsites_{.j}$$

$$IndVal_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$

IndVal est la valeur indicatrice de l'espèce *i* dans le groupe de relevé *j*. A_{ij} mesure la spécificité de l'espèce pour un groupe alors que B_{ij} mesure la fidélité de cette espèce à l'intérieur de ce groupe. $Nsite_{ij}$ est le nombre de sites du groupe *j* dans lesquels l'espèce *i* est présente et $Nsite_j$ est le nombre d'échantillons dans le groupe *j*.

Par conséquent A_{ij} est maximale lorsque l'espèce *i* n'est présente que dans les échantillons du groupe *j* (l'espèce n'occupe qu'un groupe), et B_{ij} l'est lorsqu'elle est présente dans tous les échantillons du groupe *j* (présente dans tous les relevés d'un groupe).

La valeur indicatrice de l'espèce pour un niveau de la classification des relevés en différents groupes est la plus large valeur d'IndVal observée pour un des niveaux de la partition : $IndVal_j = max[IndVal_{ij}]$

La significativité de la valeur IndVal (ou IV), au seuil de 5% est vérifiée par test de permutation. La procédure consiste en la répartition de façon aléatoire (4999 fois) des

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

données de présence de l'espèce dans les différents groupes. Elle compare ensuite pour chaque niveau de groupement, la moyenne de la valeur *IndVal* obtenue à la valeur *IndVal* enregistrée pour le groupement de départ. Si cette dernière valeur est significativement plus grande (test-t de Student) que la moyenne des valeurs obtenues au hasard, l'espèce peut être considérée comme réellement indicatrice du niveau du groupement. Ce test est surtout utile pour les espèces qui ont une faible fidélité (Dufrêne et Legendre 1997).

Sont retenues comme espèces indicatrices, d'une part celles dont la préférence pour ces milieux est significativement plus élevée que ne le laisse supposer une distribution aléatoire (test t de Student) et d'autre part celles dont la valeur indicatrice est au moins égale à 25%. Une valeur indicatrice de 25% signifie que le taxon caractéristique apparaît au moins à 50 % dans un groupe donné de sites et que son abondance relative dans ce groupe atteint 50 % (Dufrêne et Legendre 1997).

L'interface IndVal pour Windows, utilisée pour conduire cette analyse est disponible sur le site : http://biodiversite.wallonie.be/outils/indval/.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Chapitre 4
Volet « Emergence »

Incidences de la recolte des remanents sur les assemblages de coleopteres et de mycetes saproxyliques : effets des caracteristiques des remanents

I. Rappel sur le contexte et les objectifs

1. Le contexte

L'augmentation des prélèvements de bois énergie, dans le cadre de sa valorisation, avec la récolte de houppiers, d'arbres entiers, de rémanents d'exploitation, de produits d'éclaircie va entraîner une modification aussi bien du volume total que de la diversité en types de bois morts (Jonsell et al. 2007b). Or, il est estimé que 25 % des espèces forestières (faune et flore confondues) sont étroitement dépendantes du bois mort (Stokland et al. 2004) et que ce dernier constitue la base vitale de milliers d'espèces dites saproxyliques. Ces espèces s'avèrent sensibles au volume et à la diversité qualitative des pièces de bois, ainsi qu'à la continuité spatiale et temporelle de ces éléments d'habitat (Bouget 2007).

On appelle « rémanents » les restes de branches ou de troncs mal conformés laissés en forêt par les exploitants pour leur faible valeur commerciale, ou pour des raisons écologiques. Ils peuvent constituer de 25 à 50 % de la partie aérienne de l'arbre, soit un volume non négligeable notamment lors de l'exploitation. Actuellement, les rémanents sont souvent utilisés comme bois de chauffage et sont exploités jusqu'à 7

cm de diamètre. L'augmentation des récoltes des rémanents (ceux inférieur à 7 cm) pourrait alors modifier le profil de bois mort des forêts en entraînant une diminution de la fraction des petits diamètres (Egnell et al., 2001 dans Jonsell et al. 2007a).

Malgré l'actuel déficit de connaissances sur le lien entre les bois morts et leur biodiversité (notamment dans les forêts tempérées par rapport aux zones boréales, (Lassauce et al. 2011), chapitre 2), on suppose, par extrapolation, que les pièces de petit diamètre hébergent une biodiversité saproxylique (issu de Bouget et al. dans Landmann et al. 2009):

- variée sur le plan taxonomique : bryophytes corticoles (Aström et al. 2005 ; Kruys et Jonsson 1999), Mycètes (Nordén et al. 2004a ; Nordén et al. 2004b), Coléoptères saproxyliques (Jonsell et al. 2007b ; Nittérus et al. 2004) ;

- numériquement importante : 15 % des 3600 espèces saproxyliques scandinaves déjà renseignées sont inféodées au bois de moins de 20 cm de diamètre (Stokland et al. (2004) ;

- et originale : les assemblages d'espèces diffèrent dans les bois de petit ou de gros diamètre (Hespenheide 1976 ; Hilt et Ammer 1994).

Les rémanents doivent également être considérés comme des éléments d'habitat indispensables pour des espèces non saproxyliques. Ils représentent en effet des abris temporaires au sol pour les rongeurs (Ecke et al. 2002), des aires de chasse pour les Mammifères Carnivores (Lisgo et al. 2002), des micro-habitats d'hivernage pour les Macro-Arthropodes épigés (Gunnarsson et al. 2004 ; Nittérus et al. 2007), des sites de nidification pour certains oiseaux (Du Plessis 1995) et des refuges pour la flore (Olsson et Staaf 1995). D'autre part, la décomposition du bois mort au sol permet de limiter les exportations de nutriments en enrichissant le sol notamment en carbone, calcium et magnésium, ces éléments jouant un rôle essentiel dans la formation de l'humus. Les rémanents ont aussi un rôle pédophysique dans la structuration des couches superficielles du sol (Mahendrappa et Kingston 1994), favorisant la colonisation par les mycorhizes (Smith et al. 2002), ou constituant un réservoir d'humidité et un refuge contre les extrema micro-climatiques (milieu tampon) pour les semis ligneux (McInnis et Roberts 1994 ; Proe et al. 1994). *In fine,* les processus de décomposition du bois mort semblent jouer un rôle très important dans la régénération naturelle de la forêt.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Ces données encore fragmentaires soulignent l'importance des petits diamètres dans la configuration du stock de bois mort en faveur de la biodiversité. Et dans une optique de "produire plus tout en préservant mieux la biodiversité » (Grenelle de l'environnement), une évaluation de l'impact environnemental local sur les coléoptères saproxyliques de cette trajectoire sylvicole a donc été réalisée.

2. L'objectif de l'étude

Les objectifs de ce volet de la thèse étaient les suivants :

- Evaluer la biodiversité entomologique, notamment des coléoptères saproxyliques, dépendante des rémanents d'exploitation pouvant être mobilisés par la filière bois énergie
- Analyser la relation entre différents descripteurs du bois mort à l'échelle de la pièce (diamètre, essence, décomposition) et la biodiversité spécifique associée.

Le but final étant de mettre en évidence des préférences écologiques et d'émettre des recommandations sur l'importance et le niveau d'utilisation des rémanents en bois énergie.

Il est présenté ci-dessous, le plan d'échantillonnage et les sites d'études faisant partie de l'article inséré dans la partie III.

II. Materiel & Methode (Complément)

1. Plan d'échantillonnage (Figure 8)

Le plan expérimental a consisté à tester l'effet de ces différents facteurs :

- Type de rémanent en fonction du diamètre :
  - Classe 5 : rémanents de 2,5 à 7,5 cm (FLR)
  - Classe 10 : rémanents de 7,5 à 12,5 cm (MLR)

- Classe de décomposition des rémanents : frais (1 an), dégradé (5 ans : dégradations corticales et de cœur avancées)

- Essences : Charme, Chêne sessile/pédonculé, Hêtre et Epicéa

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

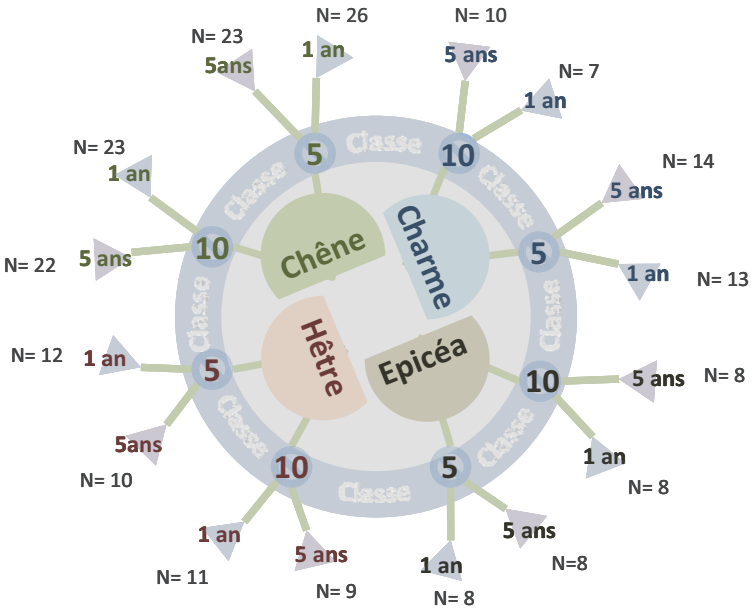


Figure 8 *: Plan d'échantillonnage réalisé, croisant 3 facteurs: essence, diamètre et stade de décomposition. N indiquant le nombre de nasses prélevées.*

Afin de caractériser l'ensemble des peuplements potentiellement concernés par la pression de récolte, il a été balayé les différents types de coupes existant en France (coupe de taillis sous futaie, éclaircie jeune, amélioration mature et la régénération en futaie régulière). Cet inventaire permet également d'obtenir une variation de l'ambiance lumineuse, par exemple en coupe de régénération les bois sont totalement exposés au soleil, alors que dans les coupes de taillis, le bois est davantage à l'ombre. Ce paramètre est reconnu comme pouvant énormément influencer le cortège faunistique saproxylique associé alors au bois mort du peuplement (Kouki et al. 2001 ; Lindhe et al. 2005). Ainsi un ensemble de 212 nasses ont été prélevées dans des sites répartis sur 4 régions françaises. Il convient ici de rappeler brièvement ce qu'est la méthode d'échantillonnage par nasse à émergence. Les lots de pièces de bois étudiés d'une longueur de 1 m ont été mis dans un piège constitué d'un filet à mailles très fines, équipé d'un collecteur. Les insectes, principalement les adultes, attirés par le produit, finissent par y être piégés. Le détail de la méthode employée pour collecter les coléoptères saproxyliques ainsi que la méthode de caractérisation des peuplements sont détaillés dans le chapitre 3.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

En raison de la répartition naturelle des espèces forestières en France, les prélèvements des différentes essences ont été réalisés sur 55 parcelles, réparties sur 11 massifs forestiers, dans 5 régions de France. D'autre part, l'échantillonnage de rémanents sur différentes régions françaises devrait permettre d'obtenir une bonne représentativité des résultats, et permettra surtout de discuter la mise en place de conseils auprès des gestionnaires, à une échelle un peu plus vaste que le local. Voir carte en figure 10.

2. Bois énergie : le choix des essences

L'objet de ce paragraphe est de justifier le choix des essences au sein de la thèse, en raison de leur représentativité au sein du territoire français, mais aussi de leur qualité en tant que bois énergie. Ces deux paramètres permettant de caractériser les essences forestières soumises aux pressions de récolte.

Il existe en France de nombreuses essences forestières. Néanmoins, un certain nombre de ces espèces, parce qu'elles sont peu représentées à l'échelle nationale et à cause de leur moindre qualité en tant que combustible ou matériau, ne seront pas soumises à l'augmentation des prélèvements engendrés par la recherche de nouvelles énergies renouvelables. D'autre part, le préjudice pour la biodiversité locale du prélèvement accru des rémanents devrait être plus important dans les régions à forte biodiversité et sera dépendant de la richesse spécifique associée aux différentes essences. En Suède par exemple, les feuillus (chêne, tilleul, tremble) hébergent un plus grand nombre d'espèces que l'épicéa ou le pin sylvestre. La priorité est alors accordée à la rétention des rémanents de feuillus, l'exportation des rémanents d'épicéa des effets négatifs moindres (Jonsell 2008).

Dans la partie Nord et Est de la France, le chêne, le hêtre ainsi que le charme représentent la grande majorité des feuillus. Pour ce qui est des résineux au niveau national, une fois écartées les plantations de pin maritime et le pin sylvestre, l'épicéa est une des principales essences. Voir le diagramme ci-dessous représentant la superficie par essences des forêts de production (Figure 9).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

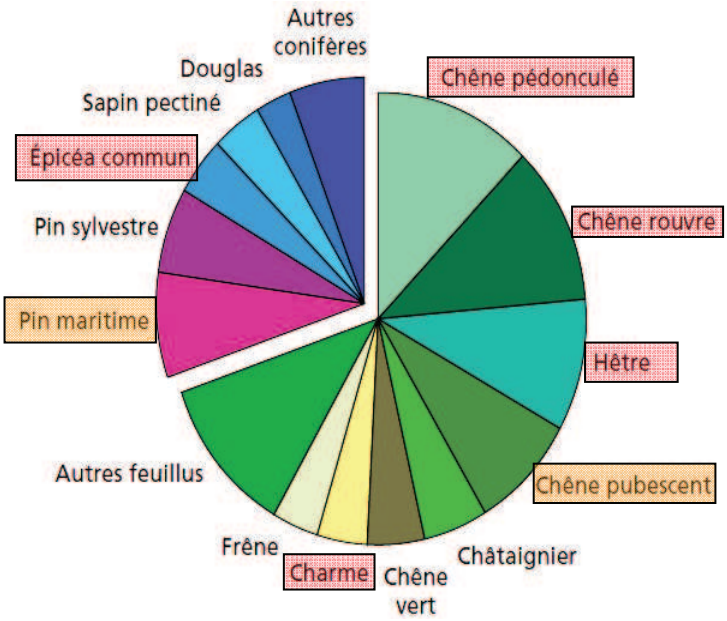


Figure 9 *: Répartition de la superficie des forêts dédiées à la production de bois par essence (Inventaire Forestier National (IFN) 2010). Les essences soulignées en rose sont celles traitées au sein de l'article, celles en orange sont les compléments réalisés et intégrés à ce chapitre.*

Pour réaliser des plaquettes ou des bûches pour le bois de chauffage, il existe des essences dites de bonne qualité (chêne, charme, hêtre, etc…), cette qualité est principalement déterminée en prenant en compte le pouvoir calorifique du bois. Le pouvoir calorifique (PC) représente la quantité d'énergie contenue dans une unité de masse de combustible. L'humidité ainsi que la densité du bois sont des données capitales pour la détermination du PC. Il donne une valeur d'énergie contenue par unité de masse du combustible. Dans un tableau de l'ADEME *(ADEME - Critt Bois - Fibois Mars 2002)*, qui indique le pouvoir calorifique associé à chaque essence, on peut voir que l'essence n'a qu'une importance restreinte sur le pouvoir calorifique. Par conséquent, la vitesse de combustion ainsi que la qualité d'allumage permettent de faire la différence.

Il ressort de ces études, que les feuillus tendres ainsi que les résineux brûlent très vite et se dégradent rapidement s'ils sont mal stockés. Le sapin et l'épicéa ont le même pouvoir calorifique mais le sapin génère moins d'étincelles. Le pin, le mélèze et le bouleau sont de bien meilleure qualité, mais sont moins répandus. Le hêtre et le chêne sont considérés comme les bois de chauffage idéaux car ils donnent une belle flamme et de bonnes braises, tout en possédant un très haut pouvoir calorifique.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

L'apport énergétique / calorifique du bois de hêtre est souvent cité comme une référence par rapport aux autres bois. Le charme, tout comme le chêne, ont un très haut pouvoir calorifique.

Pour toutes ces raisons, l'échantillonnage réalisé au sein de ce volet s'est focalisé sur les essences sujettes à une pression de récolte, notamment sur le chêne, le charme, le hêtre et l'épicéa. Bien entendu, d'autres essences largement répandues, comme le châtaignier et le frêne, sont potentiellement sujettes à récoltes, mais l'effort d'échantillonnage de cette thèse étant déjà très important, il a donc fallu se limiter à ces 4 essences.

3. Les zones d'études

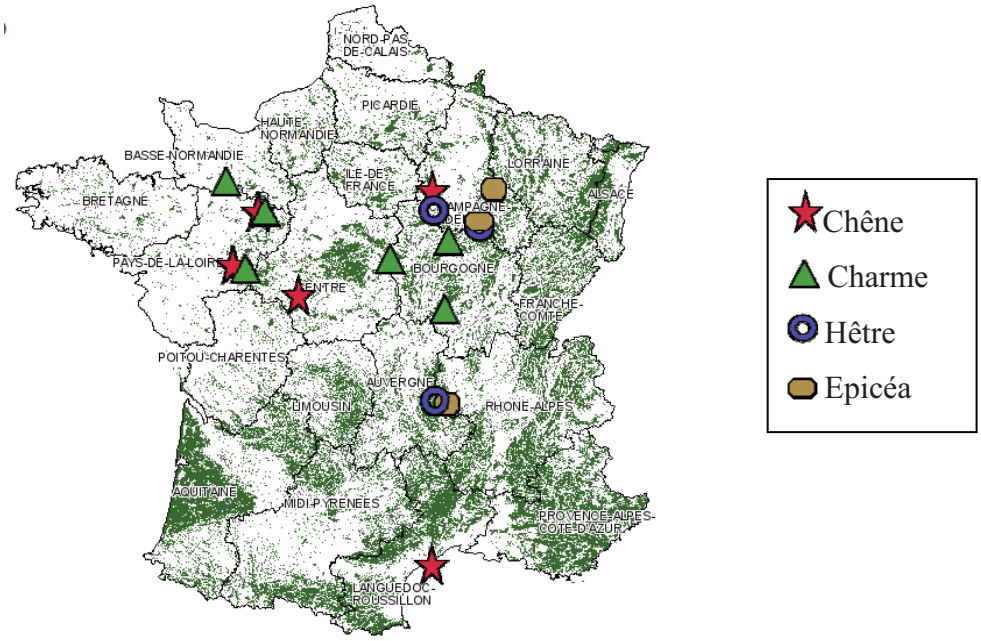


Figure 10 *: Carte de France des peuplements forestiers (IFN) avec localisation des grandes zones d'études où ont été prélevés les rémanents. Chaque massif est ainsi représenté avec l'icône ou les icônes spécifiant les essences prélevées sur chacun d'entre eux.*

▲ <u>La forêt domaniale de Rambouillet :</u> Ile de France, Yvelines (78), Coordonnées GPS : Longitude : 01° 47' 17.6'' E Latitude : 48° 44' 31.3'' N La forêt a une superficie de 14 550 ha et repose sur des sols classés en trois grands types ; sols secs sur table; sols humides sur argile; sols neutres sur limons. Les températures moyennes annuelles sont de 10°C, avec une pluviométrie de 650 mm par an. La forêt est

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

constituée à 75 % de feuillus (dont 9/10 de chênes) et à 25 % de résineux (pins sylvestres et pins laricio).

★ La forêt domaniale de Saint-Palais et la forêt d'Allogny : région Centre, département du Cher (18). Coordonnées GPS : Longitude : 02° 26' 07.6" E Latitude : 47° 17' 44.7" N pour St Palais et Longitude : 02° 21' 06.2" E Latitude : 47° 13' 04.0" N pour Allogny. Les superficies respectives sont de 2172 hectares et 3460 hectares, avec une altitude se situant entre 165 et 310 m. Les températures moyennes annuelles sont de 11°C, avec une pluviométrie de 650 mm par an. Elles sont composées essentiellement de chênaies-hêtraies où le hêtre est plus ou moins présent selon les secteurs, on rencontre également des chênaies-charmaies. Ces boisements sont pour la plupart acidiphiles.

★▲ Le massif d'Ingrannes : Région Centre, Loiret (45). Coordonnées GPS : Longitude : 02° 10' 44.2" E Latitude : 48° 01' 10.2" N. Superficie d'environ 13 600 ha avec une altitude moyenne de 140 m. Les températures moyennes annuelles sont de 10°C, avec une pluviométrie de 650 mm par an. Le Chêne, qui est l'essence traditionnelle, constitue la moitié des peuplements. Le Pin sylvestre, également très présent, s'observe dans de nombreuses parcelles en mélange avec le Chêne. Outre ces deux espèces, on peut également trouver des bouleaux, des charmes, des hêtres. Le massif est essentiellement composé de sols acides, avec quelques localités en calcaire.

▲ Nogent-sur-Vernisson : Loiret (45), région Centre. Coordonnées GPS : Longitude : 02° 45' 36.9" E Latitude : 47° 49' 55.9" N. Sur le domaine des Barres.

▲ Forêt domaniale de Prémery : Bourgogne, Nièvre (58), Coordonnées GPS : 47.16492° - 3.14693°. La forêt à une superficie de 2112 ha et repose sur des sols calcaires. Les températures moyennes annuelles sont de 11°C, avec une pluviométrie

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

de 950 mm par an. Les peuplements sont majoritairement de type chênaie-charmaie à chêne sessile avec localement du chêne pubescent.

▲ La forêt domaniale de Chailluz : Région Franche Comté, Doubs (25), massif boisé de 1 673 ha. Coordonnées GPS : Longitude : 03° 16' 14.1" E Latitude : 47° 11' 08.1" N. Altitude variant de 319 mètres à 619 mètres. Forêt reposant sur des sols acides est composée essentiellement de chênes (sessile et pédonculé) 31 %, hêtres 22 %, autres feuillus comme le charme 12 %, et de sapins, épicéas et autres résineux 14 %. Les températures moyennes annuelles sont aux alentours de 8°C, avec une pluviométrie de 1200 à 1700 mm par an.

▲ Forêt communale des Etangs: Bourgogne, Saône-et-Loire (71). Coordonnées GPS : Longitude : 04° 56' 11.6" E Latitude : 46° 55' 03.7" N. Situé à 190 mètres d'altitude, La forêt fait une superficie de 600 ha. Elle est composée essentiellement de chênes et autres feuillus comme le charme.

La forêt domaniale de Lisle-en-Barrois : Région Lorraine, Meuse (55). Coordonnées GPS : Longitude : 05° 01' 00.1" E Latitude : 48° 54' 56.3" N. Superficie d'environ 2900 ha avec une altitude moyenne de 160 m. Les températures moyennes annuelles sont de 10°C, avec une pluviométrie de 950 mm par an. Du fait de la nature argilo-limoneuse du massif, les habitats forestiers frais à humides sont très favorables aux chênaies pédonculées et le hêtre occupe en général les plateaux profondéments limoneux et bien drainés.

Les forêts communales de Remiremont / Saint-Nabord, et forêt domaniale du Humont et de Thièbemont : Région Lorraine, département des Vosges (88). Coordonnées GPS : Longitude : 06° 33' 58.1" E Latitude : 48° 03' 13.1" N. Du fait de la couverture forestière étendue, il y a dans les Vosges une multitude de forêt aussi bien communales que domaniales, d'où la récolte de rémanents au sein de celles-ci. La Forêt Domaniale de Humont qui est la plus étendue, a une surface de 500 ha

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

environ. L'altitude va de 400 mètres environ à 766 mètres. Située sur des plateaux acides, elle est quasi-exclusivement composée de résineux, avec une minorité bien présente de feuillus. Les températures moyennes annuelles sont de 9°C, avec une pluviométrie de 1400 mm par an.

- La forêt domaniale du Donon : Lorraine/Alsace. Coordonnées GPS : Longitude : 07° 10' 18.8'' E Latitude : 48° 28' 27.5'' N. La forêt a une superficie d'environ 3500 ha. La pluviométrie est relativement abondante : 1 400 mm à 1 700 mm. La moyenne des températures est de 1,1 °C l'hiver et de 21,7 °C l'été. La médiocrité des sols gréseux acides et les facteurs climatiques défavorables expliquent la prépondérance des conifères (essentiellement sapin et épicéa).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

III. Article dans Biological conservation

"Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests. Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages"

AUTHORS: AURORE LASSAUCE[1,2*], FRANCOIS LIEUTIER[3], CHRISTOPHE BOUGET[1]

[1] Irstea (Cemagref), UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

[2] French Agency for Environment and Energy Management (ADEME), 2 square La Fayette, BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France.

[3] University of Orleans, Laboratory of Woody Plants and Crops Biology, Rue de Chartres - BP 6759 - 45067 ORLEANS CEDEX 2

Abstract

Converting fossil-based energy systems into carbon–neutral systems is an essential strategy to the reach targets set by the Kyoto Protocol. For nations with an active logging industry, salvaging logging residues or slash to produce bioenergy has a huge potential for development. However, removing forest woodfuel may have ecological consequences, notably for saproxylic biodiversity. The consequences of such removals on biotic assemblages in temperate forests remain poorly documented in comparison with boreal forests. In this study, we compared the species richness and composition of saproxylic beetle assemblages among different types of logging residues in several temperate oak-dominated French forests. We showed that residue tree species was the most important factor for saproxylic biodiversity, as it not only influences assemblage composition, but also species number. Oak and hornbeam logging residues were richer than logging residues from beech and spruce. Decay stage also appeared to be an important factor for saproxylic beetles associated to logging residues; richness was lower in fresh than in decayed residues. Moreover canopy

closure had a strong and significant effect on beetle assemblages in logging residues. Lastly, residue diameter only partially explained differences in saproxylic beetles assemblages.

Comparably to studies in boreal forests (mainly in Scandinavia), our results discuss the role of logging residues retention in maintaining saproxylic biodiversity in temperate forests. It may prove necessary not only to maintain adequate volumes of both fine and mid-size woody debris from varied tree species, but also to let some debris naturally and completely decay.

Keywords: Bio-energy; Biomass; Logging residues; Biodiversity; Deadwood; Saproxylic beetles

Introduction

The implementation of climate change mitigation to reach the Kyoto Protocol targets involves strategies of sequestration (carbon storage) and fossil fuel substitution and is spurring the demand for alternative energy sources. Interest in renewable energy sources such as forest biomass has grown accordingly. Simultaneously, conflicting interests have arisen between biodiversity conservation efforts and woodfuel production to reduce greenhouse gas emissions. In France for instance, within the framework of large-scale commercial bio-fuel programs, logging residues (branches and tops retained after felling) from clear-cutting are concerned.

However, the removal of logging residues from harvested areas may have environmental consequences such as modifications in the soil nutrient cycle (Lattimore et al., 2009), soil erosion and a decrease in resources and habitats supporting forest biodiversity (fungi, lichens, bryophytes, mammals and birds species (Aström et al., 2005, Du Plessis, 1995, Grove, 2002a and Nordén et al., 2004b). Indeed, deadwood is an important component of forest ecosystems on which many forest-dwelling species depend (Speight, 1989). Intensive forestry practices strongly decrease volume and diversity of deadwood (Djupström et al., 2008 and Jonsell et al., 1998) and modify its

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

age distribution (see Siitonen, 2001 for coarse woody debris), which has, in turn, a strong impact on saproxylic biodiversity. Another potential source of loss is that insects may colonize deadwood bound for the heating plants, and thus become trapped in wood that is to be burned (Jonsell et al., 2007). For these reasons, recent forest management commitments in France have led to an agreement between the government, certain NGOs and wood producers in accordance with the principle: "producing more wood while conserving biodiversity". In addition, local forest reports have been written in many areas to provide guidelines on woodfuel harvesting to help limit the potential environmental impacts of removals (Robertson et al., 2008).

Deadwood volume alone has historically been used as a simple standard indicator for the biodiversity of forest dwelling species and is still being widely used to assess the effects of forest management or conservation policies, particularly in boreal contexts. However, the relationship between deadwood volume and deadwood-associated species richness seems to be lower in temperate compared with boreal forests (Lassauce et al., 2011). Other factors such as individual log volume, diameter, tree species, sun-exposure and decay stage are also known to be important drivers for saproxylic insect assemblages (Jonsell et al., 2007 and Ranius and Jansson, 2000). Regarding temperate deciduous forests, studies on the ecological impacts of logging residues harvesting are thus far lacking.

Biofuel removal in forests mainly concerns branches and tops, and this may mean that one substrate (residue size class) supporting biodiversity is considerably reduced (Rudolphi and Gustafsson, 2005). In France, traditional fuelwood collection focuses on branches (between 7 and 20 cm in diameter). The development of wood energy would hence result in (i) an extension of traditional fuelwood collection, and (ii) increased harvesting of residual biomass produced by logging or thinning, including fine woody debris (FWD) of less than 7 cm in diameter.

Even though most research has been conducted on coarse woody debris (CWD) more than 10 cm in diameter (Grove, 2002b and Heilmann-Clausen and Christensen, 2004), the classical threshold used in forest ecology to distinguish fine woody debris from coarse woody debris, some studies have recently pointed out the importance of FWD

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

for biodiversity (Ferro et al., 2009 and Selonen et al., 2005). Different dimensions of deadwood are known to be colonized by different saproxylic species. Brin et al. (2011), showed a clear distinction appears in saproxylic beetle assemblage composition at a 5-cm diameter threshold whereas no similar pattern occurs around the 10-cm value. Another key factor for saproxylic biodiversity is exposure to sunlight (Lindhe et al., 2005). If large quantities of residues are taken away from open cut-over areas, the amount of sun-exposed wood may considerably decrease at the landscape scale. Such a reduction could be detrimental for many insect species which are particularly dependent on sun-exposed deadwood (Kouki et al., 2001). Finally, according to the few studies carried out in temperate forests, tree species is also a key factor for saproxylic species richness and composition (Lindhe and Lindelöw, 2004). Different tree species will not undergo the same biomass harvesting pressure, depending on their availability and quality as fuel. Unlike in Scandinavian countries where conifers are mostly concerned, harvesting pressure in France mainly focuses on deciduous trees whose deadwood is known to shelter a greater saproxylic biodiversity than coniferous deadwood (Jonsell et al., 2007).

This paper aims to identify saproxylic beetle assemblages associated to different types of fine and mid-size deadwood, and to determine the potential consequences of harvesting logging residues in temperate French forests. We compared logging residues from several forest regions in France and crossed different categories of diameter, tree species, and decay classes. In other words, we endeavoured to answer the following questions: Do saproxylic beetle assemblages differ: (1) among several deciduous and conifer tree species? (2) among small and larger logging residues? (3) along a decay gradient? Is saproxylic biodiversity in logging residues influenced by the local stand environment (deadwood volume, canopy closure)? We hypothesized that fine logging residues have a diverse saproxylic beetle biodiversity and that diameter, tree species, forest ambiance and interactions between these parameters determine the composition of early- and late-successional saproxylic beetle assemblages. To our knowledge, the sampling effort presented in this study is the largest one ever carried out for temperate forests. We hope our study will result in forestry recommendations

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

adapted to temperate forests, since results obtained in fennoscandian studies are difficult to extrapolate to a temperate context.

Material and methods

Study area, sample plots and stand characteristics.

Study sites were located in 11 temperate forests, in four regions in northern France. Samples of logging residues were collected in 55 cutting areas (1 management stand = 1 cutting area = 1 sampling plot, 5 ha in area on average). We sampled logging residues in the four main types of cutting treatments that exist in France: young thinning, mature thinning, regeneration cut and coppice cut in coppice-with-standards stands. The sampling design crossed three primary factors describing logging residues: (i) tree species (*Quercus sp* (QU) (with *Quercus pedunculata* and *Quercus petraea*), *Fagus sylvatica* (FA), *Carpinus betulus* (CA), and *Picea abies* (PI)), (ii) two diameter classes: the first ranging from 2.5 cm to 7.5 cm (Fine Logging Residue (FLR) and the second ranging from 7.5 to 12.5 cm (Mid-size Logging Residues (MLR)); and (iii) number of years after logging, i.e. "decay class" of logging residues (two age classes: 1 year old and more than 5 years old, corresponding to fresh or decayed residues) (noted: 1 year and 5 years). In a cutting area, only one of the two decay classes (related to the number of years after logging) and one or two tree species could be found.

From March to May 2009, in two locations apart from at least 25 m in each cutting area, two bundles of logging residues (1 FLR and 1 MLR) were picked up on the ground and packed in textile bags (i.e. four bags per cutting area). In some stands, we did not set up all the bags because we did not find enough logging residues, especially MLR. Fine diameter bundles consisted of 30 □ 1 m-long deadwood pieces (estimated volume = 0.06 m3, estimated bark surface = 4.71 m2), whereas mid-size diameter bundles contained only 10 □ 1 m-long logs (estimated volume = 0.08 m3, estimated bark surface = 3.14 m2). The individual volume and bark area of the bundles were not assessed. It was not possible to enclose FLR and MLR with both equal volume and bark area. Overall, 212 bags were taken to a location near the laboratory and placed in forest conditions for the emergence experiment (Appendix A).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

The level of canopy closure (extrapolated from the cumulative basal area) and the volume of deadwood of each cutting area (Table 1) were included as factors in analytical models to account for effects of the local environment.

Table 1: *Mean and ranges of basal area (m^2 ha^{-1}) and of volume of deadwood (m^3 ha^{-1}) for the four types of cuts, per plot.*

	Coppice cut	Thinning in young stand	Thinning in mature stand	Regeneration cut
Cumulative Basal area (m^2h^{-1})	24.7 (12-34)	20.7 (8.9-37)	27.9 (20.4-36.3)	14.2 (0-22.6)
Total volume of deadwood (m^3h^{-1})	1.,5 (6.6-41.4)	24.7 (11.3-55.3)	26.6 (7-47.7)	21.4 (8.2-37.9)
Volume of FLR (m^3h^{-1})	5.5 (2.1-12.4)	5 (2.4-13.6)	5 (2.3-11,7)	7.4 (3.2-11.8)
Volume of MLR (m^3h^{-1})	3.1 (0-13.8)	2.8 (0-12.5)	2.2 (0.3-11.3)	3.1 (0.6-6.2)
Volume of fresh deadwood (m^3h^{-1})	7.9 (0.2- 24.3)	6.8 (2.3-13.9)	8.9 (2.1-24)	7.5 (2.8-16)
Volume of decayed deadwood (m^3h^{-1})	8 (0-21.9)	11.54 (0.9-37.6)	11.5 (0.7-39)	8 (0.5-14.2)

Sampling scheme and species determination and classification

Saproxylic beetles were collected in 1-L plastic bottles fastened to the underside of the textile bags. Each container was filled with a 50%:25%:25% mixture of water, propylene glycol and alcohol to attract the beetles and preserve samples, plus a few drops of detergent to reduce surface tension. The trapping period extended from 4 May 2009 to 30 July 2010. Traps were emptied five times at regular intervals during that period.

All saproxylic insects were identified at the highest taxonomic resolution and grouped into four main trophic guilds based on knowledge of their nutritional ecology extracted from the Frisbee database (FRISBEE, Bouget et al., 2010): (i) pioneer xylophagous species, associated with fresh deadwood, (ii) saproxylophagous species, dependant on decayed deadwood, (iii) mycetophagous species, here restricted to beetles associated

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

with fruiting bodies of corticolous fungi, and (iv) predator species, which prey on other saproxylic invertebrates (Bouget et al., 2005).

Living and deadwood measurements

Characteristics of the living stand and deadwood were measured on each sampling plot. We measured living trees with a minimum diameter at breast height of 10 cm, but also stumps with a diameter larger than 20 cm, and snags greater than 5 cm in diameter, for each tree species, in three circular subplots (radius – 15 m). In addition, we measured the amount of downed woody debris with a diameter larger than 2.5 cm on three transects (each 50 m long), according to the Line Intersect Sampling (LIS) method (Woodall and Williams, 2005). The decay stage of all types of deadwood was qualified into one of two classes: fresh or decayed, with a "knife test" and remaining bark cover. These measurements were conducted in autumn 2009, right after the beetle sampling.

Data analysis

We analyzed the influence of the diameter, tree species, decay class of logging residues, total volume of deadwood and cumulative basal area of the plot stand (used as a surrogate/proxy for canopy openness) using generalized linear mixed models (GLMMs) (Bolker et al., 2009) with Poisson error distribution and region, forest and plot as nested random factors (lmer function from the lme4 R package, R software v.2.10.1). We considered the following response variables: abundance and species richness of saproxylic beetles, and abundance/richness for all trophic groups. Red-listed species richness was not analyzed because so few species were collected. We compared all the following models on the basis of their Akaike Information Criterion AIC:

(a) Null model, (b–f) one-factor model: diameter, tree species, decay class, basal area, deadwood volume, (g) diameter ☐ decay class, (h) tree species ☐ diameter, (i) tree species ☐ decay class.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

We limited our choice of models to those that we assumed to be ecologically relevant to our investigation. The model with the lowest AIC was selected, except if a simpler nested model was less than two points higher in AIC. To test for the effects of each explanatory variable on the response variable, we used a multiple-comparison test on the best model (R package: multcomp, function: glht). This test provided the effect of each variable and the significance of the different levels for each variable. The emergence bag was considered as the elementary analysis unit; spatial structure declared in mixed models enabled us to avoid pseudo-replication. For harmonization, the bag was also kept as the record level in the other analyses.

Rarefaction methods were employed to analyze the accumulation rate of species. We used the software "EstimateS v. 7" (Colwell, 1994-2004). Appropriate standardization to compare species richness between deadwood classes may consider volume units, sample units, surface units or number of individuals (Heilmann-Clausen and Christensen, 2004). Because the volume and the surface area varied among diameter classes in our study, we chose the sample units (textile bag) for the homogenisation with the other statistics.

We performed a constrained ordination technique, i.e. Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP), to measure and test the individual contribution of qualitative and quantitative variables, describing deadwood type and local environment, on variations in total assemblage composition. We carried out an inertia partitioning with the "*capscale*" function from the vegan R-library, which gives the total inertia (i.e. the total variance in assemblage composition), the total constrained inertia (i.e. explained by all the variables included in the model) and the relative individual contribution of each variable to this constrained inertia (Anderson and Willis, 2003). The mean deadwood volume in each plot was $\log10(x + 1)$ transformed.

Regarding the three categorical variables describing the type of logging residue (diameter, decay class and tree species), Permanova was used to test the differences in assemblage composition between classes (Anderson, 2003) with the Bray–Curtis similarity index on 4999 permutations. Species assemblage data were square-root transformed to reduce the importance of extremely abundant species in the analysis.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Pair-wise tests were performed to determine whether there were differences in the composition of beetle assemblages between tree species. We applied this non-parametric permutation procedure to rank similarity matrices underlying sample ordinations. The test compares between and within-group distances. The presence of a single specimen may be a matter of chance; singletons were consequently excluded from our analyses.

The IndVal method (Dufrêne and Legendre, 1997) was applied to identify characteristic species for tree species and diameter classes. Relative abundance is compared to frequency in order to find a percentile that gives the best idea of this species as an indicator for each factor. We selected only species present in more than 10% of the bags and with more than four individuals, an indicator value greater than 25%, and significant results in the permutation test (500 randomizations, $p < 0.05$).

Results

A total of 7428 individuals belonging to 192 saproxylic beetle species were caught (Appendix D). Xylophagous species were the most abundant and diversified functional group with 4218 individuals belonging to 56 species. We collected only a few red-listed species from the textile bags: 163 individuals belonging to 11 different species. The most abundant species were three bark beetles: *Taphrorychus villifrons* (Curculionidae – Scolytinae, 20% of the catches), *Dryocoetes autographus* (Curculionidae – Scolytinae, 6%) and *Cyclorhipidion bodoanus* (Curculionidae – Scolytinae, 5%).

Effects of tree species of logging residue and interaction with diameter or decay class

The model including the interaction between diameter and tree species [h] was the best model for the total richness and predator richness (Table 2). In this model, tree species had a significant effect ($p < 0.05$) on the mean richness of all saproxylic beetles and predator species. Overall, oak had significantly higher mean species

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

richness than beech, and exhibited higher predator richness than other tree species (Appendix B)

This model [h] was also the best model for total abundance, and abundances of all the feeding guilds (Table 2). In this model, tree species had a significant effect ($p < 0.05$) on all abundances (except for saproxylophagous beetles). Beech contained the lowest total abundance of saproxylic beetles. The highest abundances of predators or pioneer xylophagous species were found in the oaks, or in beech for mycophagous species. Spruce contained the lowest abundance for predators and mycophagous beetles, but was the strongest for saproxylophagous species (Appendix C). The interaction between decay class and tree species was the best model for pioneer xylophagous species richness (Table 2). In this model, tree species had a significant individual effect ($p < 0.05$) on richness. The interaction showed a significant effect of the decay class for spruce and oak; furthermore, fresh deadwood had a statistically higher species density than decayed deadwood (Appendix B).

For the number of mycophagous species, the GLMM model with tree species only was the best model, i.e. the one with the lowest AIC value; the richness was significantly higher in oak than in spruce and hornbeam (Appendix B).

Table 2: *GLMM results by AIC for saproxylic beetle species richness, abundance and the different functional groups in each textile bag. Bold figures represent the best model, i.e the one selected.*

	Null	Diameter	Tree species	Decay class	Basal area	Deadwood volume	Diameter * Decay class	Diameter * Tree species	Tree species * Decay class
Species richness									
Saproxylic beetles	391	389	389	392	393	392	391	**382**	389
Predators	293	291	288	295	294	294	295	**285**	292
Mycophagous	319	321	**316**	321	321	319	325	317	321
Saproxylophagous	214	215	218	**205**	215	216	209	224	214
Pioneer xylophages	273	274	268	267	272	274	271	275	**250**
Abundance									
Saproxylic beetles	4055	4025	3983	4045	4057	4057	3947	**3866**	3971
Predators	754	705	728	756	756	754	709	**650**	729
Mycophagous	1625	1623	1611	1623	1625	1627	1613	**1597**	1612
Saproxylophagous	517	437	516	506	519	519	424	**375**	508
Pioneer xylophages	3359	3361	3296	3348	3361	3361	3251	**3060**	3280

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Globally, oak, beech and hornbeam residues had a higher rarefied richness than spruce residues (Fig. 1a). The individual comparison of tree species in each decay class gave the following trends. In fresh logging residues, oak was the richest tree species, before hornbeam, beech and spruce; moreover, oak were significantly different to beech and spruce according to the confidence limits (Table 3a). In decayed residues, oak was the richest tree species whereas spruce was the least species-dense, beech and hornbeam being intermediate.

Table 3a: *Numbers of beetle species from the different tree species sampled in one-summer-old (fresh) and 3-5-year-old clear cuts (decayed) and the numbers of beetle species from the different diameters for each tree species, resulting from the Rarefaction methods. n was the number of textile bags.*

	Oak	Hornbeam	Beech	Spruce
Fresh				
n	50	20	23	15
Total number of species	100	55	52	34
Rarefied (n=15) ± 95% conf. lim.	58 ± 8	47 ±7	42 ± 8	34 ±7
Decayed				
n	45	24	19	16
Total number of species	111	77	61	48
Rarefied (n=15) ± 95% conf. lim.	65± 9	62 ± 10	54 ± 8	46 ± 8
FLR				
n	50	27	22	15
Total number of species	116	69	60	37
Rarefied (n=15) ± 95% conf. lim.	69 ± 8	52 ± 6	49 ± 8	37 ± 7
MLR				
n	45	17	20	16
Total number of species	101	76	67	51
Rarefied (n=15) ± 95% conf. lim.	63 ± 8	71 ± 10	58 ± 7	49 ± 9

From the CAP, among the five factors studied (i.e. diameter, age, tree species, deadwood volume, and canopy closure), which together explained only 9.5% of the total inertia, the "tree species" factor provided the largest contribution to the variance in saproxylic beetles assemblages (56%) (Table 4). PERMANOVA showed a significant effect of tree species on species composition of the total assemblage and for all functional groups. Post-hoc tests showed that assemblages in oak and hornbeam

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

significantly differed from spruce. For the pioneer xylophagous group, species composition significantly differed between each pair of tree species (Table 5). In addition, the composition of the total saproxylic assemblage was significantly affected by the interaction effect between tree species and decay class.

Table 3b: *Number of beetle species emerged from different diameter and age classes of logging residues, resulting from the Rarefaction methods.*

	FLR	MLR
Fresh		
n	58	50
Total number of species	101	97
Rarefied (n=48) ± 95% conf. lim.	94 ± 10	95 ± 11
Decayed		
n	56	48
Total number of species	121	120
Rarefied (n=48) ± 95% conf. lim.	113 ± 11	120 ± 11

INDVAL analysis showed that the species Cartodere nodifere (Latridiidae, IVmax = 41), Rhizophagus bipustulatus (Monotomidae 34), Cryptolestes duplicatus (Laemophloeidae 31) and Xyleborinus saxesenii (Curculionidae – Scolytinae 25) were typical of the deciduous logging residues, whereas D. autographus (Curculionidae – Scolytinae 64), Crypturgus pusillus (Curculionidae – Scolytinae 38), Nacerdes carniolica (Oedemeridae 28) and Pityogenes chalcographus (Curculionidae – Scolytinae 25) were associated to spruce logging residues. Moreover, two species discriminated hornbeam and beech (Leiopus nebulosus (Cerambycidae 25) for hornbeam, Taphrorychus bicolor (Curculionidae – Scolytinae 40) for beech).

Effects of the diameter of logging residues and interaction with tree species and decay class

GLMM with diameter only were never the best to explain beetle abundance and richness. From the CAP, the "diameter" factor accounted for the smallest part of the explained inertia. (8.4%; Table 4), but was slightly significant on total assemblage composition (Table 5). In fact, when we looked at the distribution of the observed species, we found that 14% were exclusively associated with FLR and 11% with MLR;

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

75% of the species occurred in both classes (excluding singletons). The rarefaction curve suggests that cumulative species richness did not differ significantly between the two diameter classes (Fig 1b).

Table 4: *Results of the Canonical Analysis of Principal Coordinates on the saproxylic beetles for the five factors.*

	Total inertia	p	% contraint inertia
Decay class	2.37	0.005	30.07
Tree species	4.38	0.005	55.51
Diameter	0.66	0.015	8.37
Canopy closure	1.14	0.005	14.49
Deadwood volume	0.74	0.005	9.32
Residuals	90.48		

In the model including the interaction between diameter and tree species [h], diameter had a significant positive individual effect ($p < 0.05$) on the mean richness of saproxylic beetles. Moreover, the interaction showed that diameter effect was significant for hornbeam and beech, with FLR having a lower density than MLR (Appendix B). This model [h] was also the best one for predator richness, which differed between diameter classes and was significantly higher in MLR than in FLR (actually in beech only from the interaction effect; Appendix B). The rarefaction curves for different diameters and tree species, showed that only hornbeam had a significant difference in richness between diameter classes (values were higher in MLR than FLR). In the FLR class, the rarefied richness differed between oak and the other tree species, and between hornbeam and spruce. However, for MLR, only spruce differed from hornbeam (Table 3a and Table 3b).

In the best model [h] for all abundances, diameter had a significant effect ($p < 0.05$) on all the abundances (except for saproxylophagous and pioneer xylophagous species). For all beetle species, the mean abundance per bundle tended to be lower in FLR than in MLR. Moreover, for each tree species, there was a significant difference in total abundance between FLR and MLR. The density of pioneer xylophagous individuals was higher in deciduous MLR than in deciduous FLR; the inverse

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

relationship was observed for spruce (lower density in MLR than in FLR). The (diameter × tree species) interaction had effects on species richness and abundances, but not on the assemblage composition (Table 5).

Table 5: *PERMANOVA showing the simple effect of diameter, tree species and their interaction on the assemblage of saproxylic beetles in the bundles on temperate logs in French forests.*

Effect	Source	df	MeanSqs	F.Model	Pr(>F)		Comparisons
Tree species	Saproxylic beetles	3	2.31	5.88	<0.001	***	QU ≠ PI ; CA ≠ FA; CA ≠ PI
	Predators	3	0.01	3.43	<0.001	***	QU ≠ PI
	Mycetophages	3	0.01	1.99	0.011	*	CA ≠ PI
	Saproxylophages	3	0.02	11.86	<0.001	***	QU ≠ FA
	Pioneer xylophages	3	0.05	10.94	<0.001	***	QU ≠ FA; QU ≠ CA; QU ≠ FA; QU ≠ PI; CA ≠ FA; CA ≠ PI
Diameter	Saproxylic beetles	1	0.68	1.74	0.011	*	FLR ≠ MLR
	Predators	1	0.00	0.41	0.842		
	Mycetophages	1	0.01	1.84	0.081		
	Saproxylophages	1	0.00	0.8	0.504		
	Pioneer xylophages	1	0.01	2.67	0.013	*	FLR ≠ MLR
Decay class	Saproxylic beetles	1	4.36	12.12	<0.001	***	Fresh ≠ Decayed
	Predators	1	0.02	11.19	<0.001	***	Fresh ≠ Decayed
	Mycetophages	1	0.01	2.62	0.049	*	Fresh ≠ Decayed
	Saproxylophages	1	0.00	-2.92	1		
	Pioneer xylophages	1	0.06	15.46	<0.001	***	Fresh ≠ Decayed
Tree species : Decay class	Saproxylic beetles	3	1.34	3.74	<0.001	***	
Tree species : Diameter	Saproxylic beetles	3	0.32	0.83	0.883		
Decay class:Diameter	Saproxylic beetles	1	0.66	1.65	0.019	*	

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Saproxylic beetle assemblages in fresh or decayed logging residues

GLMM with decay class only were not the best to explain total beetle abundance and richness. However, the model with decay class was the best for saproxylophagous species richness only: the number of saproxylophagous species was significantly higher in decayed than in fresh residue (Appendix B). In the model including the interaction between decay class and tree species, decay class had a significant individual effect ($p < 0.05$) on the richness of pioneer xylophagous beetles. The

interaction between decay class and diameter was never the best model to explain richness or abundance.

The rarefied richness was lower in fresh than in decayed residues (Fig. 1c). Actually, this trend was also observed for the both diameter classes (significant for MLR), and for all tree species even if the difference was not significant (Table 3a and Table 3b).

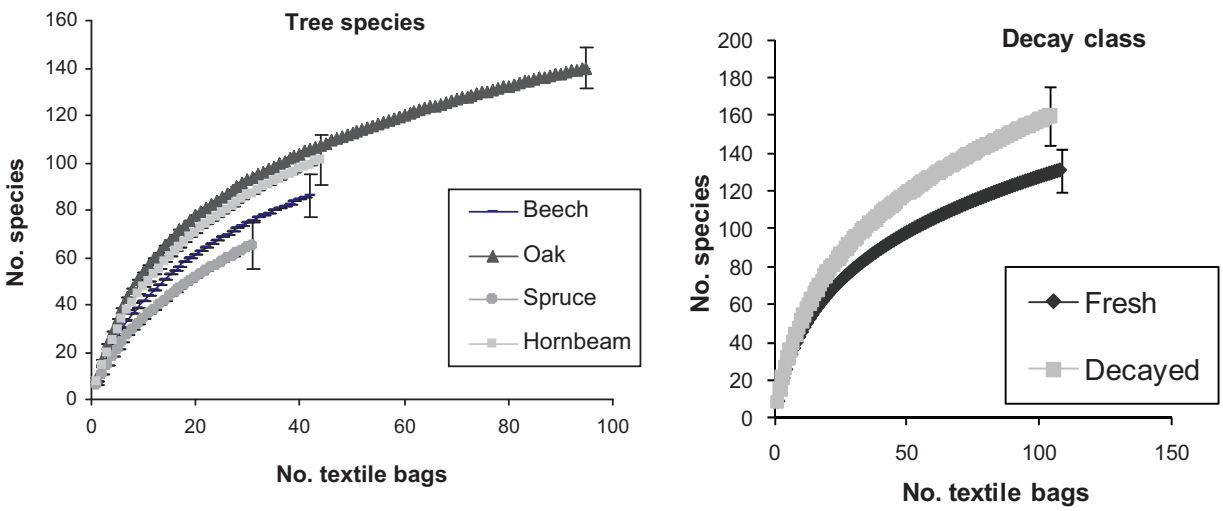
Decay class explained 30% of the constrained inertia. The PERMANOVA analysis showed a significant effect of decay class for total saproxylic and for all trophic groups other than saproxylophagous beetles (Table 5). In addition, the composition of the whole assemblage and the predator species assemblage were affected by the interaction effect between decay class and diameter.

Effects of local context variables on saproxylic beetle assemblages in logging residues

Models including only local environmental variables, such as the canopy closure or the deadwood volume at the plot scale, were never the best models to explain beetle abundance and richness. However, the CAP showed that the "canopy closure" factor contributed to a significant part of the constrained inertia (14.5%; Table 4).

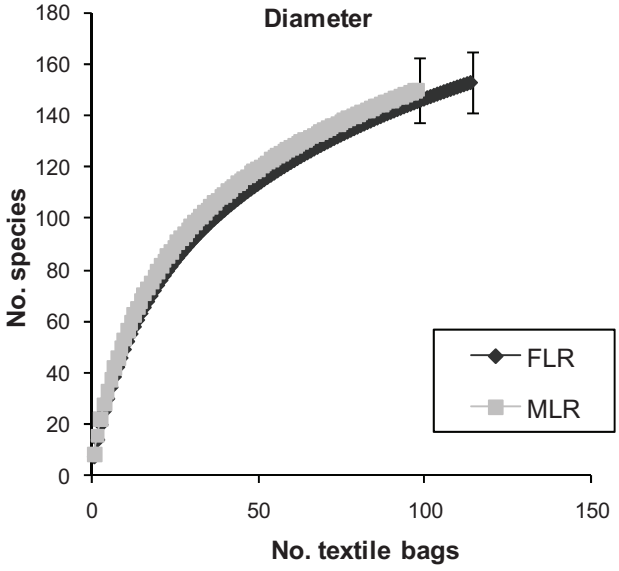
Figure 1: *Rarefaction curve of saproxylic beetle species for the three variables: (a) Tree species, (b) Diameter and (c) Decay class. Error bars indicate 95% confidence limits.*

(a) (b)



tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

(c)



Discussion

Comparably to the studies involving similar factors in boreal ecosystem, we demonstrated that logging residues in temperate forests shelter a rich and abundant diversity of saproxylic beetles under the significant influence of ecological drivers such as tree species, deadwood size and decay class. In our case study, tree species was the main factor influencing saproxylic beetle assemblages, before decay class and far before diameter.

Ecological drivers of biodiversity in logging residues

Associations between saproxylic beetles and tree species have already been well documented (Jonsell et al., 2007 and Nittérus et al., 2004). Our results imply that tree species drives not only assemblage composition, but also species number. Like Dahlberg and Stokland (2004) (in Berglund and Aström (2007)) and Jonsell et al. (1998), we observed the largest difference in species assemblage between coniferous and deciduous tree species. Faunistic comparisons between logging residues in the various tree species revealed that oak and hornbeam logging residues was richer than

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

logging residues from spruce and beech and that the assemblage composition among oak, hornbeam and spruce, and beech was dissimilar, in agreement with Kappes and Topp (2004) among others. The dissimilarity between tree species was particularly significant for pioneer xylophagous species, known to be more closely associated to tree species or tree genus than other feeding guilds (Dajoz, 2000).

The effects of other descriptors, i.e. diameter or decay class, may also interact with tree species. We showed that differences in species richness between diameter classes were significant in hornbeam (higher in MLR than in FLR) even though overall, we measured only a slight effect of diameter class on beetle assemblages. Similarly, Hedin et al. (2008) concluded that diameter had only a limited effect on species density and individual species reproducing in both coarse and fine wood. Diameter class did not significantly correlate to different species numbers. Mean richness and abundance per bag were slightly lower in fine logging residues than in the mid-size logging residues. Conversely the cumulative richness in FLR and in MLR was not different. This result may be related to the narrow diameter range we explored in the study and indicated that the intra-class dissimilarity was higher in FLR than in MLR. Generally, fine woody debris is thought to host fewer saproxylic species than coarse woody debris (Jonsell et al., 2007), but contrasting results coexist in the literature. In fact, most studies suggest that species richness or abundance is positively correlated to deadwood diameter (Jonsell et al., 1998 and Ranius and Jansson, 2000). However, Nordén et al., 2004b and Wu et al., 2008 found a higher number of insect and fungus species in fine wood than in coarse woody debris. On the contrary, Heilmann-Clausen and Christensen, 2004 and Kappes and Topp, 2004 respectively suggested that insect and fungus species diversity was richer on intermediate diameter (15–21 cm) deadwood than on small (5–7 cm) or large diameter (40–60 cm) deadwood. More generally, the contrary results observed in the literature may be due to differences in the range of diameters explored, in the sampling methodology (trap vs. emergence), and in the way numbers were standardized in each study (standardization by volume, by sample unit or by surface unit) (Jonsell, 2008a). We should keep in mind that our sampled bark area per bundle was slightly higher for FLR than for MLR (in favor of subcortical species). Accordingly, in spruce logging residues, where beetle assemblages are

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

dominated by phloeophagous species, the abundance of xylophagous species was lower in MLR than in spruce FLR. We should also be aware that the deadwood volume enclosed in each bag was slightly lower for FLR than for MLR (potentially impacting the core xylophagous species). This may contribute to the higher abundance of xylophagous beetles observed in deciduous MLR (compared with FLR), given that beetle assemblages in deciduous residues are less dominated by subcortical species than spruce ones. In our study, even though the effect of diameter class was significant on richness or abundance, dissimilarity was small (75% of species were shared by both classes): diameter was actually only a minor explanatory factor for assemblage composition, compared with other features. In a study with a slightly different threshold diameter, Brin et al. (2011) found a clear distinction for oak assemblage composition around the 5-cm diameter threshold, whereas no similar pattern occurred around the 10-cm value. This result was not totally consistent with ours. According to several authors, coarse woody debris has been identified as a critical habitat for rare or red-listed beetle species (Jonsell et al., 1998 and Langor et al., 2008), but endangered species have also been found in small-diameter branches (Gedminas et al., 2007 and Jonsell et al., 2007). Moreover, it seems that the definition of the thresholds defining small and coarse woody debris may differ according to tree species. In our study, too few red-listed species were collected to be analyzed. Only *Wagaicis wagai* was found, in small deadwood only, whereas *Hylis foveicollis*, *Rhizophagus aeneus* and *Hylis simonae* were observed in larger logs only (the latter two species being singletons). All other rare species were equally observed in both diameter classes. As a conclusion, fine woody debris, targeted by biomass harvesting in temperate forests, appear to be an interesting microhabitat for saproxylic beetles.

Finally, as already seen in some Scandinavian studies (Jonsell et al., 2007), the decay stage has an influence on saproxylic beetles associated to logging residues. Indeed, assemblage composition in fresh and decayed residues was dissimilar, revealing a succession of species and a shift in feeding guilds during the decaying process (Jonsell, 2007). Pioneer xylophagous species, namely bark beetles, and their predators are found in higher numbers during the early stages of decay than during advanced deadwood decomposition (Kleinevoss et al., 1996). This is possibly due to the large

amounts of nutrient-rich resources offered by fresh deadwood, which would attract a large number of beetle species that breed and feed in fresh xylem and phloem. Contrary to Wu et al. (2008), but as Jonsell et al. (2007) we found higher saproxylic beetle species richness in decayed logging residues in our dataset. This may be partly due to greater substrate heterogeneity in the deadwood samples we included in our "decayed" category: in this category wood was indeed 5 years old, and encompassed a larger range of decay than fresh wood. Moreover, along the decay gradient, different fauna occurred, thus resulting in higher cumulative species richness. This higher cumulative species richness in decayed logging residues, whereas the mean richness was not different between decay classes, is in line with a higher intra-class in decayed than in fresh logging residues. The decay type of deadwood, mostly dependent on wood-rotting fungi, is another factor that influences the host specificity for saproxylic beetles (Yee et al., 2001) and species richness, such as predators, tend to increase (Vanderwel et al., 2006).

Implications for conservation and forest management

Most of the studies on the ecological impacts of logging residues removal that have been used to define forestry guidelines have been conducted in Sweden and Finland. In the few Scandinavian references related to deciduous residues in nemoral forests, aspen and oak residues were species richer, especially in red-listed species, than coniferous residues (Hedin et al., 2008, Jonsell et al., 2007 and Nordén et al., 2004a). Consequently, forest fuel harvesting guidelines in Sweden restrict the extraction of deciduous logging residues. In France, the harvesting pressure mainly focuses on deciduous tree species. In our study, we found results comparable to those from Finland and Sweden: spruce and beech were poorer tree species than oaks and hornbeams. Moreover, assemblages in spruce and beech vs. oak and hornbeam gave totally different results. In conclusion, from a biodiversity point of view, it appears that coniferous logging residues should be harvested preferably to deciduous logging residues, even though some logging residues of all tree species should be left.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Jonsell (2008b) showed that host specificity was lower in decayed wood than in recent deadwood. However, like Jonsell (2007), we found that decayed logging residues were more species-rich than fresh ones, and decay class was one of the most important factors structuring beetle assemblage composition. In addition, temporarily retained deadwood could act as an ecological trap (Hedin et al., 2008, Jonsell et al., 2007 and Jonsell, 2008b), and fauna could be exported from the site when harvesting does occur. We therefore do not advocate delayed extraction (after only one retention season; (Egnell et al. 2001 (in Jonsell et al. (2007))) of woody biomass. Rather, we suggest indefinite retention, i.e. we recommend to letting some debris naturally and completely decay in the cutting area. If residues must be harvested, we recommend harvesting during the first cold season after logging, to decrease the trap effect and allow a first reproduction and egg-laying period to occur.

From our results, fine logging residues create different habitats for saproxylic beetles from mid-size logging residues. In managed landscapes poor in woody debris, it is likely that fine woody debris contributes to maintaining the diversity of the so-called common species.

In the case of intensive residue harvesting, could other deadwood types become refuges for insects associated to lying fine woody debris? Short stumps and suspended aerial deadwood should probably be considered as an alternative. However, a clear difference between stumps and logs in terms of assemblage composition was shown for (spruce on 10 clear-cuts in northern Sweden, Hjältén et al., 2010). In addition, previous studies demonstrated that suspended aerial deadwood (dead branches) constitutes a significantly different substrate than lying logs and that it cannot provide an alternative breeding site for all the species that reproduce in small ground-lying logs (Bouget et al., 2011).

In the available literature, logging residues have mainly been considered as sun-exposed substrates colonized by insects that prefer sunny open habitats (Berglund and Aström, 2007). In our study, despite the fact that the number of saproxylic beetle species was not affected by canopy closure, this environmental variable had a strong and significant effect on beetle assemblages in logging residues (being the third

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

explanatory factor after tree species and decay class in inertia partitioning, therefore more important than deadwood diameter). This trend strengthens the ecological interest of residue retention under different cutting regimes (that leave behind more or less shaded or sun-exposed patches).

The volume of deadwood harvested during the extraction of logging residues varies among available studies. Some studies in boreal biome indicate that roughly 65–75% of existing deadwood and residues formed in final harvesting may be removed from a clear-cut when subjected to residue harvest (Ericsson, 2003 and Rudolphi and Gustafsson, 2005). Dahlberg (2005) (in Berglund and Aström (2007)) estimated that in a production forest, the total amount of deadwood decreases by 30% and the fine woody debris by 20%. Dahlberg et al. (2011) showed also, in a recent model on spruce, that the amount of FWD decrease by 35–45% at the landscape level with present cutting regimes. Rudolphi and Gustafsson (2005) showed that roughly 40% of the decomposing logs present before residue extraction were harvested during the process. But still, globally at the European level, according to a scenario with an intensification of log biomass removal, Verkerk et al. (2011) estimated that the amount of deadwood in 2030 decrease by 5.5%, below the 2005 levels. In our study, the deadwood volume, assessed at a small local scale, was not a key factor for saproxylic beetle communities in logging residues. This observation possibly partly results from the narrow gradient of local deadwood volume we explored (Table 1). Moreover deadwood volume could have been measured at a larger scale, but at a non negligible cost. At the landscape scale, such extraction of logging residues may indeed have negative effects on saproxylic organisms, both because it reduces the amount of available habitats and because saproxylic insects can get trapped in the wood (Jonsell et al., 2007). Moreover, other significant (and mainly negative) effects of residue harvesting should be pointed out in the literature, for example, on ground-dwelling biodiversity (Invertebrates (Gunnarsson et al., 2004) or Vertebrates (Ecke et al., 2002)), on ectomycorrhizal fungi (Smith et al., 2002), on flora (Aström et al., 2005) and on soil productivity (Wall and Hytönen, 2011).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

As a conclusion, the balance between retention and removal of logging residues to ensure both biodiversity conservation and fuelwood production must still be defined at the landscape scale.

Acknowledgements

We thank Carl Moliard, Stéphane Matz and Christian Gaillard for their technical assistance, Frédéric Gosselin for his advice on statistical approaches, Yoan Paillet for his advice and support during this study. We are also grateful to Benoit Nusillard for his help with identifications and the lab work, Antoine Brin for helpful comments on an earlier version of the manuscript, and Victoria Moore for checking the English language. Considerable technical assistance was provided by the staff of the National Forest Office at several State Forests.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

References

Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. Ecology 84, 511-525.

Araya, K., 1993. Relationship between the decay types of dead wood and occurrence of lucanid beetles (Coleoptera: Lucanidae). Applied Entomology and Zoology 28, 27-33.

Aström, M., Dynesius, M., Hylander, K., Nilsson, C., 2005. Effects of Slash Harvest on Bryophytes and Vascular Plants in Southern Boreal Forest Clear-Cuts. Journal of Applied Ecology 42, 1194-1202.

Berglund, H., Aström, M., 2007. Harvest of logging residues and stumps for bioenergy production. Baltic Forest Project, Sweden.

Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends in Ecology & Evolution 24, 127-135.

Bouget, C., Brin, A., Brustel, H., 2011. Exploring the "last biotic frontier": Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? Forest Ecology and Management 261, 211-220.

Bouget, C., Brustel, H., Zagatti, P., Noblecourt, T., 2010. The French information system on saproxylic beetle ecology (FRISBEE) : an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. Online database http://frisbee.nogent.cemagref.fr/index.php/en/.

Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Jactel, H., 2011. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. Journal of Insect Conservation 15, 653-669.

Colwell, R.K., 1994-2004. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. (http:// viceroy.eeb.uconn.edu/estimates).

Dajoz, R., 2000. Insects and forests: the role and diversity of insects in the forest environment. Insects and forests: the role and diversity of insects in the forest environment, xii + 668 pp.

Djupström, L.B., Weslien, J., Schroeder, L.M., 2008. Dead wood and saproxylic beetles in set-aside and non set-aside forests in a boreal region. Forest Ecology and Management 255, 3340-3350.

Du Plessis, M., 1995. The effects of fuelwood removal on the diversity of some cavity-using birds and mammals in South Africa. Biological Conservation 74, 77-82.

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67, 345-366.

Ecke, F., Lofgren, O., Sorlin, D., 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. Journal of Applied Ecology 39, 781-792.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Ericsson, E., 2003. Carbon accumulation and fossil fuel substitution during different rotation scenarios. Scandinavian Journal of Forest Research 18, 269-278.

Ferro, M.L., Gimmel, M.L., Harms, K.E., Carlton, C.E., 2009. The Beetle Community of Small Oak Twigs in Louisiana, with a Literature Review of Coleoptera from Fine Woody Debris. The Coleopterists Bulletin 63, 239-263.

Gedminas, A., Lynikiene, J., Zeniauskas, R., 2007. Cambio-xylofauna abundance and species diversity of cutting residues in Scots pine and Norway spruce clear-cuts in Lithuania. Biomass & Bioenergy 31, 733-738.

Gibb, H., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., Hjältén, J., Danell, K., 2005. The effects of management on coarse woody debris volume and quality in boreal forests in northern Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research 20, 213-222.

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.

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

Gunnarsson, B., Nitterus, K., Wirdenas, P., 2004. Effects of logging residue removal on ground-active beetles in temperate forests. Forest Ecology and Management 201, 229-239.

Hall, D.O., 1997. Biomass energy in industrialised countries--a view of the future. Forest Ecology and Management 91, 17-45.

Hedin, J., Isacsson, G., Jonsell, M., Komonen, A., 2008. Forest fuel piles as ecological traps for saproxylic beetles in oak. Scandinavian Journal of Forest Research 23, 348-357.

Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. Forest Ecology and Management 201, 105-117.

Herrick, S., Kovach, J., Padley, E., Wagner, C., 2008. Wisconsin's Forestland Woody Biomass Harvesting Guidelines Rationale for the Guidelines, pp. 1-72. State of Wisconsin \ Departement of natural ressources.

Jacobs, J.M., Spence, J.R., Langor, D.W., 2007. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. Agricultural and Forest Entomology 9, 3-16.

Jonsell, M., 2007. Effects on biodiversity of forest fuel extraction, governed by processes working on a large scale. Biomass and Bioenergy 31, 726-732.

Jonsell, M., 2008. Saproxylic beetle species in logging residues: which are they and which residues do they use? Norwegian Journal of Entomology 55, 109-122.

Jonsell, M., Hansson, J., Wedmo, L., 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. Biological Conservation 138, 89-99.

Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. Biodiversity and Conservation 7, 749-764.

Kappes, H., Topp, W., 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. Biodiversity and Conservation 13, 1905-1924.

Kleinevoss, K., Topp, W., Bohac, J., 1996. Dead wood: an essential habitat for saproxylic insects in a commercial forest. Zeitschrift fuer Oekologie und Naturschutz 5, 85-95.

Kouki, J., LÃfman, S., Martikainen, P., Rouvinen, S., Uotila, A., 2001. Forest fragmentation in Fennoscandia: Linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. Scandinavian Journal of Forest Research 16, 27-37.

Kruys, N., Jonsson, B.G., 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. Canadian Journal of Forest Research 29, 1295-1299.

Landis, D.A., Werling, B.P., 2010. Arthropods and biofuel production systems in North America. Insect Science 17, 220-236.

Langor, D.W., Hammond, H.E.J., Spence, J.R., Jacobs, J., Cobb, T.P., 2008. Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: Diversity, ecology, and conservation. Canadian Entomologist 140, 453-474.

Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecological Indicators In Press, Corrected Proof.

Lattimore, B., Smith, C.T., Titus, B.D., Stupak, I., Egnell, G., 2009. Environmental factors in woodfuel production: Opportunities, risks, and criteria and indicators for sustainable practices. Biomass and Bioenergy 33, 1321-1342.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. Forest Ecology and Management 203, 1-20.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005. Saproxylic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation to Substrate Sun-exposure and Diameter. Biodiversity and Conservation 14, 3033-3053.

Manak, V., 2007. Saproxylic beetles in two types of fine woody debris of Norway spruce.
Nittérus, K., Gunnarsson, B., Axelsson, E., 2004. Insects reared from logging residue on clear-cuts. Entomologica Fennica 15, 53-61.

Nordén, B., Götmark, F., Tönnberg, M., Ryberg, M., 2004a. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. Forest Ecology and Management 194, 235-248.

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

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

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

Robertson, A.L., Kilgore, M.A., Ek, A.R., 2008. Tools to minimize the impacts of energy wood harvesting on the environment and soil productivity in Minnesota. Staff Paper Series - Department of Forest Resources, University of Minnesota, vi + 45 pp.

Rudolphi, J., Gustafsson, L., 2005. Effects of forest-fuel harvesting on the amount of deadwood on clear-cuts. Scandinavian Journal of Forest Research 20, 235-242.

Schiegg, K., 2001. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. Forest Ecology and Management 149, 295-304.

Selonen, V.A.O., Ahlroth, P., Kotiaho, J.S., 2005. Anthropogenic disturbance and diversity of species: Polypores and polypore-associated beetles in forest, forest edge and clear-cut. Scandinavian Journal of Forest Research, Supplement 20, 49-58.

Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. Ecological Bulletins 49, 11-41.

Smith, J.E., Molina, R., Huso, M.M.P., Luoma, D.L., McKay, D., Castellano, M.A., Lebel, T., Valachovic, Y., 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii) in the Cascade Range of Oregon, USA. Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique 80, 186-204.

Speight, M.C.D., 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Publications and Documents Division, Strasbourg, France.

Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.M., Islam, N., 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. Forest Ecology and Management 225, 190-199.

Verkerk, P.J., Lindner, M., Zanchi, G., Zudin, S., 2011. Assessing impacts of intensified biomass removal on deadwood in European forests. Ecological Indicators 11, 27-35.

Wall, A., Hytönen, J., 2011. The long-term effects of logging residue removal on forest floor nutrient capital, foliar chemistry and growth of a Norway spruce stand. Biomass and Bioenergy In Press, Corrected Proof.

Woodall, C., Williams, M.S., 2005. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program. General Technical Report - North Central Research Station, USDA Forest Service, iii + 47 pp.

Wu, J., Xiao-Dong, Y., Hong-Zhang, Z., 2008. The saproxylic beetle assemblage associated with different host trees in Southwest China. Insect Science 15, 251-261.

Yee, M., Yuan, Z.Q., Mohammed, C., 2001. Not just waste wood: decaying logs as key habitats in Tasmania's wet sclerophyll Eucalyptus obliqua production forests: the ecology of large and small logs compared. Tasforests 13, 119-128.

Appendix A: Number of textile bags harvested for all variables: Tree species. Decay class. Diameter and Type of cut

		Fresh		Decayed		Total
Tree species	**Type of cuts**	**FLR**	**MLR**	**FLR**	**MLR**	
Carpinus betula	coppice cutting	13	7	14	10	44
Quercus sp (peduncula or petraea)	coppice cutting	2	2	2	2	8
	thinning young	8	8	8	8	32
	thinning mature	8	6	8	8	30
	regeneration cut	8	7	5	4	24
Picea abies	thinning young	4	4	4	4	16
	thinning mature	4	4	4	4	16
Fagus silvatica	coppice cutting	2	2	2	2	8
	thinning young	4	4	4	3	15
	thinning mature	2	2	2	2	8
	regeneration cut	4	3	2	2	11
Total		59	49	55	49	212

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Appendix B: Values of the estimates from generalized mixed effects models with Poisson error distribution for the total richness and guild richness of saproxylic beetles. Values were re-transformed with the exponential function. SE: standard error.

Richness	Explanatory variables	Level	Mean value of the estimated	SE	Comparaison
Saproxylic beetles	Diameter	FLR	7.09	1.08	FLR ≠ MLR**
		MLR	7.87	1.08	
	Tree species	Hornbeam	7.76	1.10	Beech ≠ Oak *
		Beech	6.14	1.11	
		Oak	8.36	1.08	
		Spruce	6.04	1.14	
	Tree species : Diameter	Hornbeam : FLR	6.69	1.11	CA:FLR ≠ CA:MLR**
		Beech: FLR	5.51	1.13	FA:FLR ≠ FA:MLR*
		Oak: FLR	8.62	1.09	
		Spruce: FLR	5.48	1.17	
		Hornbeam : MLR	9.57	1.12	
		Beech : MLR	6.93	1.13	
		Oak : MLR	8.29	1.09	
		Spruce : MLR	6.54	1.16	
Predator	Diameter	FLR	1.41	1.14	FLR ≠ MLR**
		MLR	1.75	1.11	
	Tree species	Hornbeam	1.32	1.26	QU ≠ CA*
		Beech	1.63	1.30	QU ≠ FA*
		Oak	2.82	1.24	QU ≠ PI***
		Spruce	1.02	1.34	
	Tree species : Diameter	Hornbeam : FLR	1.13	1.30	
		Beech: FLR	1.24	1.34	FA:FLR ≠ FA:MLR*
		Oak: FLR	2.90	1.26	
		Spruce: FLR	0.68	1.46	
		Hornbeam : MLR	1.68	1.32	
		Beech : MLR	2.07	1.32	
		Oak : MLR	2.77	1.26	
		Spruce : MLR	1.33	1.37	
Mycophages	Tree species	Hornbeam	2.21	1.14	QU ≠ CA*
		Beech	2.29	1.16	QU ≠ PI*
		Oak	2.45	1.12	
		Spruce	1.23	1.23	

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Richness	Explanatory variables	Level	Mean value of the estimated	SE	Comparaison
Saproxylophages	Decay classes	Fresh	0.18	1.30	Fresh ≠ Decayed*
		Decayed	0.50	1.21	
Pioneer Xylophages	Tree species	Hornbeam	2.52	1.14	
		Beech	1.37	1.18	
		Oak	2.53	1.10	Fresh:FLR ≠ Decayed:FLR*
		Spruce	1.96	1.20	
	Decay classes	Fresh	2.79	1.14	
		Decayed	1.89	1.15	
	Tree species : Diameter	Hornbeam : Fresh	2.02	1.19	
		Beech : Fresh	1.62	1.20	FA ≠ CA **
		Oak : Fresh	2.88	1.09	QU ≠ FA **
		Spruce : Fresh	3.56	1.20	
		Hornbeam : Decayed	3.15	1.14	Fresh ≠ Decayed**
		Beech : Decayed	1.24	1.25	
		Oak : Decayed	1.29	1.14	PI: Fresh ≠ PI : Decayed **
		Spruce : Decayed	1.69	1.27	QU: Fresh ≠ QU: Decayed ***

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Appendix C: Values of the estimated from generalized mixed effects models with Poisson error distribution for the abundance of saproxylic beetles. Values were re-transformed with the exponential function. SE: standard error

Abundance	Explanatory variables	Level	Mean value of the estimated	SE	Comparison
Saproxylic beetles	Diameter	FLR	21.39	1.15	FLR ≠ MLR***
		MLR	24.62	1.15	
	Tree species	Hornbeam	24.89	1.22	FA ≠ CA***
		Beech	10.48	1.23	QU ≠ FA***
		Oak	23.86	1.21	
		Spruce	25.51	1.46	
	Trees species :				
	Diameter	Hornbeam : FLR	18.89	1.21	CA:FLR ≠ CA:MLR***
		Beech: FLR	9.23	1.21	FA:FLR ≠ FA:MLR***
		Spruce: FLR	29.49	1.43	PI:FLR ≠ PI:MLR***
		Oak: FLR	24.27	1.19	QU:FLR ≠ QU:MLR**
		Hornbeam : MLR	34.65	1.21	
		Beech : MLR	13.33	1.21	
		Spruce: MLR	22.81	1.43	
		Oak: MLR	27.00	1.19	
Predators	Diameter	FLR	1.95	1.21	FLR ≠ MLR***
		MLR	3.25	1.20	
	Tree species	Hornbeam	1.84	1.43	QU ≠ FA***
		Beech	2.07	1.45	QU ≠ PI***
		Oak	5.59	1.41	QU ≠ CA*
		Spruce	1.56	1.60	
	Tree species :				
	Diameter	Hornbeam : FLR	1.42	1.44	
		Beech: FLR	1.16	1.47	
		Spruce: FLR	0.57	1.68	
		Oak: FLR	5.27	1.41	
		Hornbeam : MLR	2.71	1.44	
		Beech : MLR	3.09	1.45	
		Spruce: MLR	2.48	1.60	
		Oak: MLR	6.19	1.41	
Mycophages	Diameter	FLR	4.47	1.23	FLR ≠ MLR*
		MLR	4.89	1.24	

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Abundance	Explanatory variables	Level	Mean value of the estimated	SE	Comparison
	Tree species	Hornbeam	5.34	1.24	QU ≠ FA**
		Beech	8.97	1.28	PI ≠ FA***
		Oak	4.69	1.22	PI ≠ CA*
		Spruce	1.92	1.48	
	Tree species :				
	Diameter	Hornbeam : FLR	4.23	1.24	CA:FLR ≠ CA:MLR***
		Beech: FLR	8.96	1.27	
		Spruce: FLR	1.69	1.49	
		Oak: FLR	5.02	1.21	
		Hornbeam : MLR	7.16	1.24	
		Beech : MLR	9.46	1.27	
		Spruce: MLR	2.08	1.48	
		Oak: MLR	4.78	1.21	
Saproxylophages	Diameter	FLR	0.17	1.30	
		MLR	0.51	1.29	
	Tree species	Hornbeam	0.39	1.44	
		Beech	0.25	1.70	
		Oak	0.23	1.37	
		Spruce	1.12	1.75	
	Tree species :				
	Diameter	Hornbeam : FLR	0.41	1.48	PI:FLR ≠ PI:MLR***
		Beech: FLR	0.24	1.78	
		Spruce: FLR	0.27	1.80	
		Oak: FLR	0.28	1.39	
		Hornbeam : MLR	0.37	1.55	
		Beech : MLR	0.25	1.79	
		Spruce: MLR	1.90	1.75	
		Oak: MLR	0.17	1.45	
Pioneer Xylophages	Diameter	FLR	7.40	1.20	
		MLR	7.26	1.20	
	Tree species	Hornbeam	8.77	1.28	QU ≠ FA***
		Beech	2.85	1.27	FA ≠ CA***
		Oak	9.33	1.23	
		Spruce	9.14	1.62	

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Abundance	Explanatory variables	Level	Mean value of the estimated	SE	Comparison
Pioneer Xylophages	Tree species : Diameter	Hornbeam : FLR	5.60	1.30	CA:FLR ≠ CA:MLR***
		Beech: FLR	2.46	1.28	FA:FLR ≠ FA:MLR**
		Spruce: FLR	14.21	1.61	PI:FLR ≠ PI:MLR***
		Oak: FLR	9.12	1.23	QU:FLR ≠ QU:MLR***
		Hornbeam : MLR	13.56	1.29	
		Beech : MLR	3.52	1.27	
		Spruce: FLR	4.53	1.62	
		Oak: FLR	10.54	1.23	

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. Compléments de résultats

En complément de l'article précédent (paragraphe III), un tableau supplémentaire récapitulatif des effets sur les données de l'article, mais aussi 2 projets : RESINE et REGIX, ainsi qu'un complément de prélèvements réalisé dans le Lubéron, vont être incorporés et discutés pour avoir une vision plus globale de l'impact potentiel des prélèvements de rémanents sur la biodiversité saproxylique en France. Cela permet d'intégrer deux essences supplémentaires : le pin maritime (*Pinus pinaster)*, en reprenant les résultats d'Antoine Brin obtenus dans le cadre de sa thèse soutenue en 2008, ainsi que le chêne pubescent (*Quercus pubescens*). Le pin maritime est d'une grande importance économique par le fait qu'il représente 9 % du volume sur pied en France (Inventaire Forestier National (IFN) 2010). Au sein du projet RESINE une partie sur les mycètes a également été étudiée pour le chêne et le charme en forêt de Rambouillet.

1. Complément de résultats à l'article (paragraphe III)

1.1. Supplément sur l'article : résumé des effets des différents facteurs sur la biodiversité

Dans le tableau 3, reprenant et résumant en partie les résultats de l'article, on peut voir que 62 % des espèces n'ont été trouvées que dans les feuillus. A l'inverse seulement 5 % des espèces trouvées dans l'épicéa semblent être spécialistes de cette essence d'arbre. Pour le stade de décomposition, on constate que 3 espèces sont indicatrices du stade frais contre 1 pour le stade âgé.

Enfin, les proportions d'espèces des groupes trophiques ne varient pas énormément avec le diamètre. Au sein des résineux/feuillus, à l'inverse, ont peut noter une plus forte proportion de saproxylophages dans les résineux par rapport aux feuillus, ou leur nombre semble assez faible. De plus, deux tendances se dégagent selon les stades de décomposition : une plus forte proportion de xylophages secondaires dans les bois morts frais que dans les bois morts âgé de 5 ans, et inversement pour les saproxylophages.

Tableau 3 : *Résumé des effets du diamètre, essence et du stade de décomposition des pièces de bois mort sur la richesse et la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques.*

Facteurs	Modalité	Contribution à la richesse spécifique	Nbr d'espèces indicatrices	% espèces "spécialistes " Venn (1)	Groupes trophiques (2)
Diamètre	**Classe 5**	81%	0	14%	64% xy2; 20% myc; 8% pred ; 2% sapro
	Classe 10	75%	0	11%	47% xy2; 13% myc; 14% pred ; 7% sapro
Essence	**Chêne**	70%	0	10%	65% xy2; 19% myc; 10% pred ; 1% sapro
	Charme	50%	1 *Leiopus nebulosus*	6%	35% xy2; 39% myc; 15% pred ; 4% sapro
	Hêtre	43%	1 *Taphrorychus bicolor*	4%	32% xy2; 43% myc; 16% pred ; 2% sapro
	Epicéa	32%	0	1%	63% xy2; 5% myc; 8% pred ; 21% sapro
	Feuillus	92%	4 *Cartodere nodifere* *Rhizophagus bipustulatus* *Cryptolestes duplicatus* *Xyleborinus saxeseniis*	62%	56% xy2; 25% myc; 11% pred ; 2% sapro
	Résineux	32%	4 *Dryocoetes autographus* *Crypturgus pusillus* *Nacerdes carniolica* *Pityogenes chalcographus*	5%	63% xy2; 5% myc; 8% pred ; 21% sapro
Age du bois mort (stade de décomposition)	**1 an**	67%	3 *Xylosandrus germanus* *Rhizophagus biputulatus* *Xyleborinus saxeisenii*	12%	68% xy2; 18% myc; 9% pred ; 1% sapro
	5 ans	83%	1 *Leptura aurulenta*	20%	27% xy2; 34% myc; 17% pred ; 15% sapro

(1) espèces n'ayant été observées que dans la modalité considérée ; les singletons ne sont pas pris en compte.

(2) proportion de l'abondance des groupes trophiques (xy2 : xylophages secondaires, myc : mycétophages, pred : prédateurs, et sapro : saproxylophages).

Cependant, les résultats sur le facteur "essence" doivent être en partie nuancés du fait que les tests d'assemblages ne permettent pas de prendre en compte l'effet géographique. Pour nous en affranchir, nous avons testé par Permanova l'effet essence seulement si 2 essences avaient été prélevées au sein d'un même massif. Les résultats obtenus sont :

- massif d'Ingrannes : chêne – charme => R=0.015, p=0.41
- massif de Lisles : chêne – hêtre => R= 0.099, p=0.011*
- massif de Remiremont : hêtre – épicéa => R= 0.355, p=0.001**

Comme on peut le voir, il semble que le chêne et le charme soient différents du hêtre, qui est lui-même différent de l'épicéa en termes de composition des assemblages de coléoptères saproxyliques.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

1.2. Résultats sur le chêne pubescent

Les rémanents de chêne pubescent ont été récoltés au sein des parcs régionaux du Lubéron et du Verdon, selon le même plan d'échantillonnage que l'expérimentation qui a fait l'objet d'une publication au sein de ce chapitre, paragraphe III. Cependant, les rémanents de la classe 10 étant inexistants en raison du diamètre moyen du chêne pubescent, uniquement la classe 5 a été récoltée. Ainsi, 12 nasses ont été récoltées : 6 d'un stade de décomposition que l'on peut qualifier de frais (D1), et 6 autres à un stade dégradé (D3). En raison du faible nombre de nasses, il n'a pas été réalisé de test statistique mais uniquement des courbes de raréfaction.

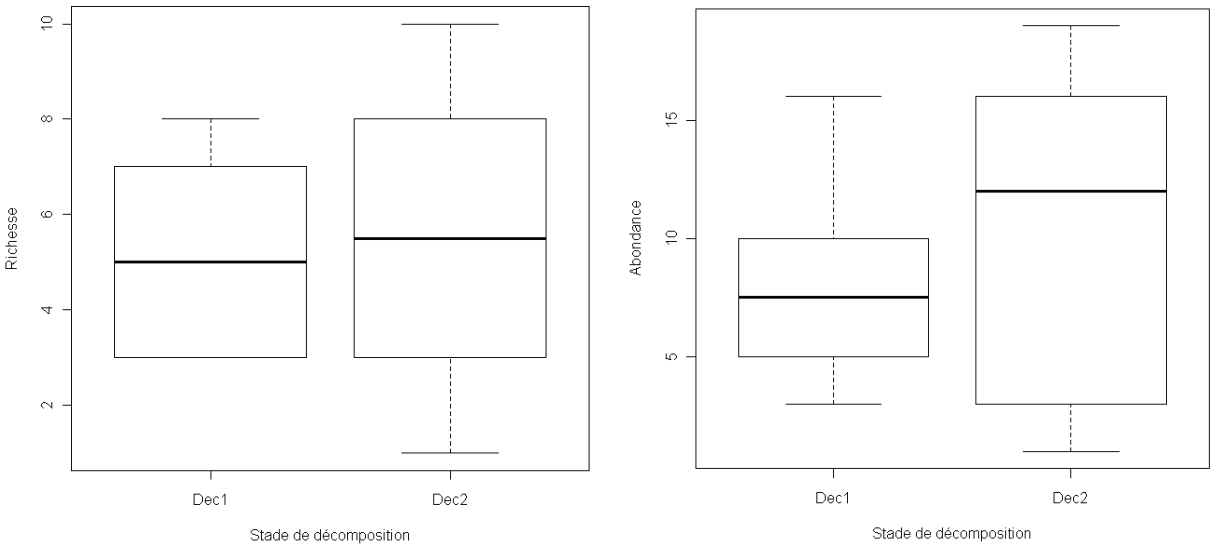


Figure 11 ***:*** *Boxplot représentant (a) la richesse, (b) l'abondance moyenne par nasse à émergence, selon le stade de décomposition.*

D'après les boxplots (Figure 11), il semble que le stade de décomposition n'influence pas la richesse en coléoptères saproxyliques dans les rémanents de chêne pubescent. A l'inverse, il se dégage une tendance pour l'abondance, avec un nombre d'individus plus important dans les stades de décomposition dégradés.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Tableau 4 : *Comparaison, par interpolation, de la richesse spécifique cumulée (RScum) entre les essences (en reprenant celles de l'article paragraphe III). Les richesses spécifiques ont été considérées comme différentes, et donc affectées de deux lettres distinctes, en l'absence de recouvrement de leurs intervalles de confiance (IC) à 95%.*

	Raréfaction (nasses=12)	IC (95%) -	IC (95%) +	Abondance à nasses=12
Chêne sessile/pédonculé	59 a	50	68	565
Hêtre	46 ab	39	53	291
Charme	38 b	31	45	424
Epicéa	53 a	46	60	230
Chêne pubescent	42 ab	32	52	112

Le tableau des richesses cumulées, qui reprend les essences traitées dans l'article, montre que la richesse spécifique du chêne pubescent, pour n=12, est intermédiaire entre charme et hêtre – chêne – épicéa, mais pas significativement différente des autres essences (Tableau 4).

2. Le projet REGIX

Projet réalisé pendant l'hiver 2007-2008 dans 2 forêts (Chaux et Rambouillet), qui avait pour but d'observer à très court terme l'impact de différents chantiers d'exploitation forestière sur l'entomofaune saproxylique ainsi que sur la macrofaune du sol. Pour cela, deux situations contrastées - rémanents maintenus ou rémanents exportés - ont été étudiées. La comparaison des faunes circulant sur ces 2 types de placettes n'est pas reprise ici. En revanche, différents types de rémanents récoltés sur ces chantiers ont livré des résultats faunistiques par émergence

2.1. Rappel du plan d'échantillonnage

Au total, 30 nasses de chêne, charme et hêtre de deux diamètres (classe 5 et classe 10) ont été récoltées (voir tableau 5). En raison du faible nombre de réplicats ainsi que la forte autocorrélation spatiale entre les pseudoréplicats sur chaque parcelle, l'emploi des descripteurs de biodiversité ainsi que l'utilisation d'un grand nombre d'approches statistiques ont été impossibles (Tableau 5). Par conséquent, les statistiques simples présentées ci-dessous doivent être considérées avec prudence.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Tableau 5 **:** *Plan d'échantillonnage réalisé dans le cadre du projet Regix.*

Massif	Essence	Classe de diamètre	Nbr Nasses
CHAUX	Charme	CL10	3
		CL5	4
	Chêne	CL10	3
		CL5	4
	Hêtre	CL10	2
		CL5	4
ORLEANS	Charme	CL5	5
	Chêne	CL5	5

2.2. Rappel des résultats REGIX

2.2.1. Effet de l'essence

Dans le tableau 6, on peut voir qu'à Orléans les différences (non testées) d'abondance et de richesse entre charme et chêne semblent très faibles (5.4 espèces en moyenne). L'abondance des coléoptères saproxyliques est supérieure dans le chêne par rapport au charme (avec respectivement 167,6 et 152 individus). A Chaux, les rémanents de hêtre ne montrent pas non plus une abondance ou une richesse spécifique significativement différente du charme. Le chêne quant à lui possède un nombre d'espèces mais surtout une abondance plus élevée que le charme et le hêtre.

Tableau 6 ***:*** *Nombre moyen d'espèces et d'individus de coléoptères saproxyliques par nasses en fonction de l'essence et des massifs de prélèvement.*

		Moyennes par nasse		
Massif	Essence	Nb. nasses	Nb. d'espèces	Nb. d'indivus
	Charme	7	3,14	7,71
	Chêne	7	6	130,14
CHAUX	Hêtre	6	3,17	39,17
	Charme	5	5,4	167,6
ORLEANS	Chêne	5	5,4	152

Du point de vue de la composition spécifique des assemblages, à Chaux, le test ANOSIM[5] a montré un effet « essence » significatif sur la composition spécifique des assemblages.

2.2.2. Effet du diamètre

A Chaux, il a été montré que, toutes essences confondues, aucune différence significative n'apparaît entre les classes 5 et 10 au niveau de l'abondance ou de la richesse. Néanmoins, il semble que pour le hêtre, les rémanents de classe 5 soient plus riches que les rémanents de la classe 10 (abondance et richesse). La même observation a pu être faite sur le chêne mais uniquement lorsque l'on considère la richesse, car pour ce qui est de l'abondance, davantage d'individus ont été trouvés dans les rémanents de classe 10 que dans ceux de classe 5. Enfin, pour le charme, nous retrouvons cette même différence au niveau de l'abondance, mais plus aucune du point de vue de la richesse (tableau 7).

Tableau 7 : *Nombre moyen d'espèces et d'individus de coléoptères saproxyliques par nasse pour chacun des croisements : essence et classe de diamètre, en forêt de Chaux.*

		Moyennes par nasse		
Essence	Classe de diamètre	Nb. nasses	Nb. d'espèces	Nb. d'indivus
Charme	CL10	3	3,33	10,67
	CL5	4	3	5,5
Chêne	CL10	5	5,33	18,2
	CL5	3	6,5	273,33
Hêtre	CL10	4	2,5	12,25
	CL5	5	3,5	37,2

[5] L'ANOSIM est un test statistique non-paramétrique de similarité qui évalue la pertinence d'un regroupement en calculant la différence entre la distance intra-groupe et la distance inter-groupes. Le regroupement est pertinent quand la distance intra-groupe est faible, c'est-à-dire que les stations d'un même groupe sont écologiquement similaires, et quand la distance inter-groupes est grande. L'ANOSIM a été appliquée à la matrice des distances de Bray-Curtis sur les données d'abondance intégrées après une transformation par racine carrée.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

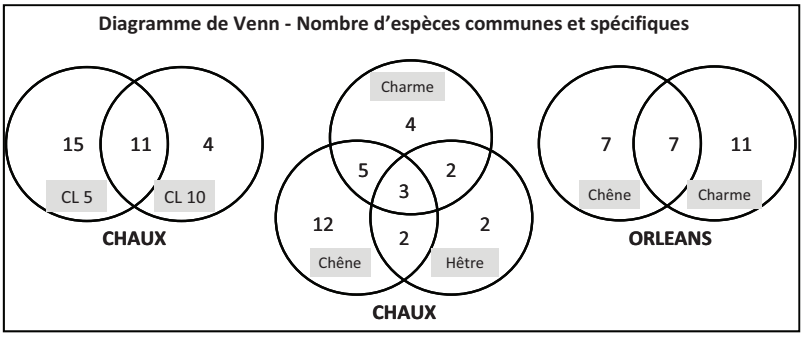


Figure 12 : *Diagramme de Venn représentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les essences, à Chaux et à Orléans, et les diamètres pour la forêt de Chaux.*

Concernant la composition spécifique des assemblages, à Chaux (test non réalisable à Rambouillet), le test ANOSIM a montré un effet « diamètre » non significatif (p> 0,05).

Toutefois, il faut noter que sur les 30 espèces observées, 11 sont communes aux 2 dimensions, 15 ne se trouvent que dans les petits rémanents et 4 dans les rémanents de classe 10 (Figure 12).

3. Le projet RESINE

Projet visant à évaluer la relation entre différents descripteurs du bois mort (volume, qualité, diversité) et la biodiversité spécifique des Coléoptères saproxyliques et des Mycètes, afin d'orienter les pratiques de gestion forestière et de valider ou de redéfinir les indicateurs de biodiversité fondés sur le bois mort.

3.1. Pour le pin maritime dans les Landes

(résultats issus de la Thèse d'Antoine Brin)

Echantillonnage réalisé dans le cadre de la thèse d'Antoine Brin en 2006 – 2007, sur le pin maritime dans les Landes Gascogne. Il ne sera repris ici que la partie sur la mise en émergence du bois mort gisant.

Le plan expérimental consistait à tester de façon factorielle l'effet du diamètre (4 classes : TP =1-2.5cm ; P = 3-5cm ; M= 10-15 cm ; G=>20 cm) ainsi que le stade de décomposition (3 classes : pas, peu et très dégradé) sur la biodiversité saproxylique. (Tableau 8)

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Tableau 8 *: Plan d'échantillonnage avec uniquement les pièges à émergence dans lesquels au moins un Coléoptère saproxylique a été observé.*

	Décomposition			
Diamètre	D1	D2	D3	Total
G	6	5	5	16
M	5	5	5	15
P	10	1	6	17
TP	9	3	2	14
Total	30	14	19	62

Tableau 9 **:** *Comparaison, par interpolation, de la richesse spécifique cumulée (RScum) entre les classes de diamètre et entre les stades de décomposition. Les richesses spécifiques ont été considérées comme différentes, et donc affectées de deux lettres distinctes, en l'absence de recouvrement de leurs intervalles de confiance à 95%.*

Facteur		n	RS_{cum}	IC95%	Groupes
Diamètre	TP	93	8	4-12	a
	P	90	18	11-25	b
	M	93	23	17-28	b
	G	90	19	14-23	b
Décomposition	D1	229	37	30-44	a
	D2	227	22	16-28	b
	D3	230	32	27-38	a,b

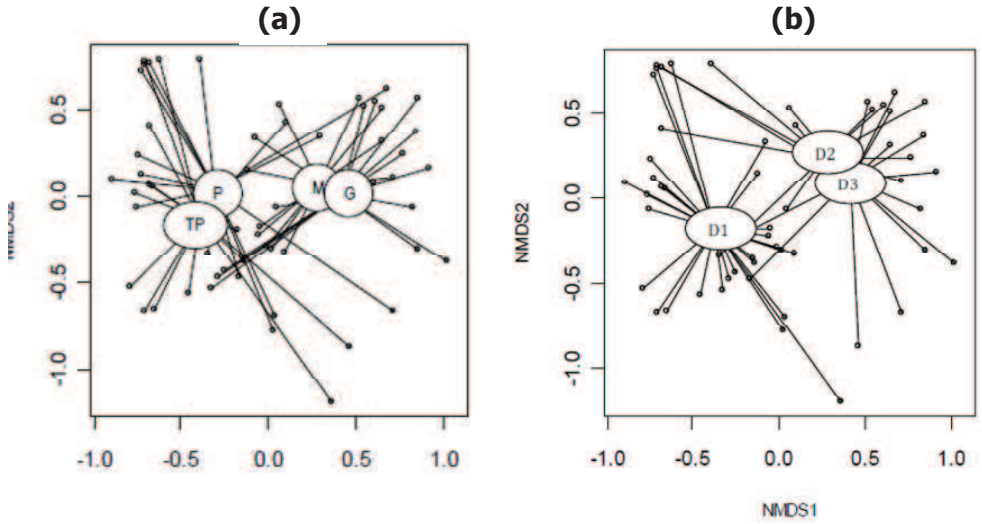


Figure 13 ***:*** *Projection des pièges dans les plans factoriels de l'ordination NMDS (k=4, Stress= 0.16) avec identification des groupes associes au facteur diamètre (a) et stade de décomposition (b). Le choix de présentation des plans factoriels parmi le différentes combinaisons possibles repose sur la meilleure discrimination possible des groupes.*

Au niveau des résultats, il a été montré que les pièces de très petit diamètre sont moins riches en coléoptères saproxyliques que les autres classes de diamètre, avec 2 à 3 fois moins d'espèces (Tableau 9). D'autre part, les classes de diamètre de plus de 3 cm ne se différencient pas entre elles.

Concernant les stades de décomposition, il est apparu que D2 (peu dégradé) est celui qui présente la richesse spécifique cumulée la plus faible, alors que le stade D1 (bois mort frais) est le plus riche (Tableau 9).

Les ordinations réalisées permettent néanmoins de discriminer nettement deux groupes pour les diamètres (Figure 13 a et b) mais aussi pour les stades de décomposition :

- TP + P d'une part → M+G de l'autre, se caractérisant par des assemblages d'espèces de Coléoptères saproxyliques similaires.
- D1 (frais) ≠ stades D2 et D3.

Sur les 27 espèces incluses dans l'analyse IndVal (toutes les espèces représentées par plus de 5 indvidus), 20 ont été identifiées comme étant indicatrices dans la typologie à 12 groupes.

La moitié de ces espèces indicatrices sont associées au bois mort frais (stade D1), avec 6 espèces de xylophages secondaires (*Pityogenes bidentatus, Hylastes attenuatus, H. ater, Chrysobothris solieri, Rhagium inquisitor, Arhopalus rusticus*), 2 espèces prédatrices (*Paraphloeostiba gayndahense, Paromalus paralellepipedus*), 1 espèce mycophage (*Sepedophilus nigripennis*) et 1 espèce saproxylophage (*Anidorus nigrinus*). A l'autre extrémité du gradient de décomposition (stade D3), il a été identifié 4 espèces indicatrices : *Ergates faber* (xylophage secondaire), *Chrysanthia viridissima* (saproxylophage), *Eucinetus meridionalis* (autre) et *Scaphisoma agaricinum* (mycophage). Seulement trois espèces sont indicatrices des pièces de diamètre inférieur à 5 cm (*Pityogenes bidentatus*, *Atheta amicula* et *Chrysanthia viridissima*) contre 10 espèces pour les grumes d'un diamètre supérieur à 20 cm.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Tableau 10 : *Résumé des effets du diamètre et du stade de décomposition des pièces de bois mort au sol sur la richesse et la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques.*

Facteurs	Modalités [1]	Contribution à la RS [2]	Nombre d'espèces indicatrices (IndVal)	% d'espèces "spécialistes" (Venn) [3]	Groupes trophiques [4]
Diamètre	TP+P (1-5cm)	36%	3	11%	70% xy2, 10% sapro
	M (10-15cm)	44%	5	0%	50% xy2, 20% sapro
	G (>20cm)	72%	10	26%	50%xy2, 30% sapro
Stade de décomposition	D1	66%	10	33%	60% xy2, 15% sapro
	D2+D3	55%	8	33%	35% xy2, 50% sapro

(1) des regroupements ont été opérés sur la base des analyses multivariées.
(2) RS : Richesse Spécifique totale du sous-jeu de données grumes et branches au sol,
(3) espèces n'ayant été observées que dans la modalité considérée; les singletons et les doubletons ne sont pas pris en compte.
(4) proportion de l'abondance des groupes dominants (xy2 : xylophages secondaires, sapro : saproxylophages).

D'un point de vue des groupes trophiques, il a été montré que la proportion d'espèces de chaque groupe trophique n'était pas significativement influencée par le diamètre ou le stade de décomposition, contrairement à la répartition de l'abondance (Tableau 10). Globalement, les espèces xylophages secondaires ont toujours représenté au moins 1/3 de la richesse spécifique totale. Les trois autres groupes trophiques – saproxylophages, mycophages et prédateurs – représentant chacun environ 20 % de la richesse en espèces.

Sur l'effet du diamètre, A. Brin a montré que les xylophages secondaires constituent plus de 70 % de l'abondance totale dans les branches (P+TP) contre moins de 50 % pour les grumes (M et G). La tendance inverse s'observe pour les saproxylophages (grumes : 25 à 30 % ; branches < 10 %) (Tableau 10).

3.2. Pour le chêne, à Rambouillet : Coléoptères & Mycètes

3.2.1. Pour les coléoptères

Cette deuxième partie portant sur de la chênaie de plaine (Rambouillet), a également été réalisée en 2006-2007, sur la même base de protocole que celui réalisé sur le pin maritime. Ainsi 66 nasses ont été récoltées (Tableau 11).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Tableau 11 : *Plan d'échantillonnage avec le nombre de pièges à émergence par catégorie.*

	Décomposition			
Diamètre	D1	D2	D3	Total
G	4	8	/	12
M	5	7	8	20
P	5	7	7	19
TP	5	3	7	15
Total	19	25	22	66

Dans cette étude, pour l'effet du stade de décomposition, la richesse cumulée et la contribution à la richesse totale en coléoptères étaient plus importantes dans les stades de décomposition intermédiaires (Tableau 12). D'autre part, l'abondance et la richesse moyenne des espèces rares de coléoptères ont été équivalentes dans les différents stades de dégradation. Le stade de dégradation D1 a comporté un grand nombre d'espèces indicatrices.

La diversité fonctionnelle (indice de Shannon fondé sur l'abondance des groupes trophiques) a été plus importante dans les stades D2 et D3. Ces derniers étant moins dominés par le groupe des xylophages secondaires que les stades D1.

Concernant le diamètre des pièces de bois, la richesse cumulée et la contribution à la richesse totale sont ici plus importantes pour les gros diamètres. Ces mêmes pièces présentent un grand nombre d'espèces indicatrices et une forte proportion d'espèces spécialistes (Tableau 12).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Tableau 12 : *Statistiques générales : (i) nombre d'espèces indicatrices IndVal sur la typologie du plan factoriel (diamètre et décomposition), (ii) proportion d'espèces spécialistes, i.e. observées seulement dans cette modalité (hors singletons et doubletons), (iii) richesse cumulée interpolée à effort minimal standard (basé sur le nombre d'échantillons).*

Variables		Contribution à la richesse spécifique (%)	Nb. d'espèces indicatrices	% d'espèces spécialistes	RS cumulée
Décomposition	D1	53.3	16	2.5	149.2 [a]
	D2	79	8	12.6	192.5 [b]
	D3	44.7	3	2	130 [a]
Diamètre	TP	24.4	3	9.1	53.5 [c]
	P	47.6	5	2.2	90.8 [b]
	M	52	7	1	101.5 [b]
	G	61.8	33	16.8	150 [a]

En termes de composition des assemblages les grosses pièces ont été significativement différentes des petites et des très petites. Cependant, les grosses pièces n'ont pas abrité davantage d'espèces rares (abondance ou richesse) que les petites et moyennes pièces. Seulement 20 à 25 % des espèces de coléoptères se sont retrouvées dans les très petites pièces (<5 cm) et l'abondance et la richesse des espèces rares y ont été plus faibles que dans les autres classes de diamètre. Les assemblages sont également distincts entre les stades de décomposition.

3.2.2. Pour les Mycètes

L'échantillonnage des mycètes a été réalisé sur la Forêt de Rambouillet durant 4 tournées (de juin à octobre) en 2007. Il a consisté en un inventaire, principalement des basidiomycètes (notamment Aphyllophoromycetidae, champignons lignicoles résupinés ou porés), sur tout substrat ligneux de diamètre > 5 cm, dans un rayon de placette de 20m (1250 m^2).

Les échantillons ont été déterminés par Moreau et al. (université de Lille 2, SMF), et 15-20 % l'ont été *in situ*. Les données ont été traitées dans le cadre de cette thèse, avec une comparaison de moyenne grâce à des modèles linéaires généralisés en

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Négative Binomiale (glm.nb), des courbes de raréfaction réalisées sous EstimatesS, et des tests de dissimilarité par PERMANOVA.

Tableau 13 *: Résultats des modèles linéaires généralisés (glm) en Négative Binomiale, sur l'abondance et la richesse en mycètes en fonction du plan factoriel (Essence, Diamètre et Décomposition). Des lettres distinctes ont été attribuées lorsque la richesse ou l'abondance moyenne a été significativement différente entre les modalités de chacune des variables.*

		Richesse			Abondance		
Variables		Richesse moyenne	Standard error		Abondance moyenne	Standard error	
Essence	Chêne	7,82	5,91	a	8,89	3,59	a
	Charme	2,96	0,62	b	3,39	0,95	b
Diamètre	Classe 5	4,82	1,40	a	5,39	1,63	a
	Classe 10	5,93	1,16	a	6,39	1,31	a
Décomposition	Cortiqué	1,93	0,56	a	2,25	0,67	ab
	Décortiqué	3,07	1,28	ab	3,39	1,48	ab
	Pourri	4,89	2,00	b	5,25	2,24	b
	Sec	1,39	0,62	a	1,43	0,66	a

On peut voir dans le tableau 13, qu'il y a un effet décomposition aussi bien sur l'abondance que sur la richesse, qui est significativement plus élevée dans le chêne que dans le charme. A l'inverse, nous n'observons pas d'effet diamètre.

Concernant la décomposition, on peut voir que la richesse et l'abondance en champignons lignicoles est la plus forte statistiquement dans les stades très dégradés, caractérisés ici par la catégorie « pourris » (D3) (Tableau 13).

Tableau 14 ***:*** *Comparaison, de la richesse spécifique cumulée (RScum) entre les essences, entre les classes de diamètre et entre les stades de décomposition. Interpolée à l'effort minimal standard, basé sur le nombre d'échantillons. Les richesses spécifiques ont été considérées comme différentes, est donc affectées de deux lettres distinctes, en l'absence de chevauchement de leurs intervalles de confiance à 95%.*

Variables		RScum	IC 95%	
Essence	Chêne	108	96 - 120	a
	Charme	54	43 - 65	b
Diamètre	Classe 5	75	64 - 86	a
	Classe 10	90	76 - 103	a
Décomposition	Cortiqué	36	28 - 44	a
	Décortiqué	42	34 - 51	a
	Pourri	60	52 - 69	b
	Sec	29	21 - 36	a

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

En termes de richesse spécifique, on peut voir que la richesse sur les pièces de bois mort de chêne est significativement supérieure à celle des pièces de charme. Le diamètre quant à lui n'est pas significatif, même si la classe 10 présente une richesse cumulée de mycètes supérieure à la classe 5, il y a chevauchement des intervalles de confiance. Concernant les stades de décomposition, il semble se dégager les stades dégradés : le stade pourri étant significativement différent des autres (Tableau 14).

La composition des mycètes sur les différents types de bois a été testée par PERMANOVA.

Ce test a permis de mettre en évidence des assemblages distincts entre le chêne et le charme ($p < 0,05$; 36 espèces communes), mais également entre les diamètres ($p<0,05$; 42 espèces communes). Pour le stade de décomposition il y a uniquement une différence d'assemblage entre le stade pourri et le stade cortiqué ($p < 0,05$; 23 espèces communes).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

V. Synthèse des résultats

1. Comparaison des classes de diamètre

L'une des grandes difficultés de la synthèse de mes résultats avec ceux des projets antérieurs dans le même contexte tempéré, demeure la variation des classes de diamètre seuil utilisées dans les études. Pour l'expérimentation réalisée dans la thèse, nous avons placé volontairement le seuil de distinction entre les FLR (« fine logging residues », classe 5) et les MLR (« medium logging residues », classe 10) à 7,5 cm, en raison des tendances sylvicoles française. En effet, actuellement les branches sont récoltées pour bois de chauffage jusqu'aux environs de 7 cm, et les pressions de récolte existantes à cause du développement de la filière bois énergie se situent donc sur les diamètres inférieurs. Au sein du projet RESINE, il a été considéré les petits diamètres comme inférieurs à 5 cm (TP =1-2.5cm ; P = 3-5cm) tandis que les diamètres « intermédiaires » sont situés entre 10 et 15 cm.

D'une manière générale, dans l'article (paragraphe III), il a été montré que le diamètre n'est pas le facteur le plus important pour expliquer la biodiversité des coléoptères saproxyliques. Les fins diamètres ont été globalement moins riches en coléoptères saproxyliques que les diamètres supérieurs. Le même résultat a été observé sur le pin par Antoine Brin dans le projet RESINE où il a pu mettre en évidence que les très petits bois morts (1 à 3 cm) étaient 2 à 3 fois moins riches que les autres diamètres. A l'inverse sur le projet REGIX, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les classes 5 et 10 au niveau de l'abondance ou de la richesse ; seulement une tendance à l'augmentation de l'abondance dans les rémanents de la classe 5. En raison de la faiblesse de l'échantillonnage du projet REGIX, cette tendance qui contredit les autres résultats est difficilement interprétable. D'autre part, Antoine Brin, a montré que sur le pin maritime, ce sont les classes de diamètre « intermédiaire » (au sein de son étude, correspondant à des diamètres compris entre 10 et 15 cm) qui présentent la richesse spécifique la plus élevée.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

En termes d'assemblage d'espèces, l'article met en évidence que le diamètre influence significativement la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques, et cela plus particulièrement pour les xylophages secondaires. La composition des espèces au sein des fins diamètres (FLR (2,5 – 7,5cm)), diffère des morceaux de bois mort au diamètre plus important, ce qui a été également le cas pour les mycètes à Rambouillet. Les résultats trouvés au sein de la thèse d'Antoine Brin, et du projet RESINE ont différé légèrement, avec une nette distinction des assemblages, principalement entre les groupes TP-P et M-G.

En termes d'espèces indicatrices, aucune n'a été trouvée au sein de notre étude pour l'un ou l'autre des deux diamètres alors qu'Antoine Brin a montré que sur 15 espèces qui n'ont été observées que dans les pièces de petits diamètres, 3 ont été identifiées comme indicatrices : *Pityogenes bidentatus, Chrysanthia viridissima* et *Atheta amicula.* Parmi celles-ci seule *Pityogenes bidentatus* est à la fois significativement et exclusivement associée aux petits diamètres de pin. Dans le projet RESINE, sur le chêne, 8 espèces ont été considérées comme indicatrices pour les très petits ou les petits bois morts. La présence d'espèces indicatrices détectées dans l'étude RESINE est sûrement due au fait que les classes de diamètre sont davantage différenciées par rapport à notre étude ou les classes 5 et 10 sont deux classes contiguës. Les diagrammes de Venn montrent quant à eux que 75 % des espèces sont présentes dans les deux diamètres et que 14 % étaient spécifiques aux FLR et 11 % aux MLR (singletons écartés) dans notre étude. L'un des intérêts d'avoir intégré le projet RESINE dans cette synthèse est que le gradient exploité est plus large et englobe des classes de diamètre supérieures. On peut voir ainsi que la proportion d'espèces spécifiques est quasi identique et corrobore ainsi nos résultats avec 11 % d'espèces spécifiques dans les petits diamètres sur le pin (11 espèces dont 6 singletons ou doubletons) et sur le chêne par rapport aux classes de diamètre supérieures (M et G). Au sein du projet REGIX, portant sur les mêmes classes de diamètre, les assemblages n'ont pas été considérés comme significativement différents, mais pourtant 15 espèces sur 30 n'ont été retrouvées que dans les diamètres de classe 5.

Ainsi il semble que les rémanents hébergent des espèces caractéristiques à une hauteur d'environ 10-15% du pool total, espèces que l'on ne retrouvera pas dans les pièces de plus gros diamètre.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

2. Comparaison des essences de rémanents

A l'opposé de l'effet « diamètre », un fort effet « essence » voire « essence x diamètre ou stade de décomposition » a pu être observé sur mes données. Le modèle comprenant l'interaction entre l'essence et le diamètre, s'est avéré être le meilleur modèle pour expliquer la richesse totale en coléoptères saproxyliques ainsi que toutes les abondances.

Dans cette thèse, la comparaison entre les résidus de coupe pour les diverses espèces d'arbres a révélé que les rémanents de chêne sessile ou pédonculé ainsi que de charme étaient plus riches que ceux du hêtre ou de l'épicéa. Le chêne étant celui qui en termes d'abondance, richesse spécifique et richesse cumulé prédomine sur les autres essences.

Au sein du projet REGIX, aucune différence n'a été observée en termes d'abondance ou de richesse entre le chêne, le charme et le hêtre, cependant la même tendance que dans notre étude se dégage, avec un grand nombre d'individus dans le chêne. Pour les mycètes, davantage de champignons saproxyliques ont été trouvés sur le chêne que sur le charme, aussi bien en abondance qu'en richesse cumulée.

Pour ce qui est de la composition des assemblages, notre étude permet de montrer des différences selon les essences. En réalisant le test de comparaison (Permanova) des assemblages sur des essences présentes au sein d'un même massif forestier, on a pu montrer que les assemblages entre chêne – charme étaient similaires et que ceux pour le chêne – hêtre ainsi que hêtre – épicéa sont significativement différents. Pour les assemblages mycètes, il semble n'y avoir aucune différence entre le chêne et le charme. Si l'on sépare le résineux des feuillus, le diagramme de Venn nous indique que 62 % des espèces sont spécifiques des feuillus (3 feuillus), contre 5 % pour les résineux (épicéa). Cependant, ce dernier résultat ne prend pas en compte l'effet géographique, qui même si on ne se situe que sur la partie quart nord est de la France, peut être important. D'autre part, 4 espèces indicatrices : *Cartodere nodifere ; Rhizophagus bipustulatus ; Cryptolestes duplicatus ; Xyleborinus saxesenii* ont été trouvées pour les feuillus et 4 pour l'épicéa : *Dryocoetes autographus ; Crypturgus pusillus ; Nacerdes carniolica ; Pityogenes chalcographus.* On peut noter également la

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

forte différence de proportions des saproxylophages entre l'épicéa (21 %) et les feuillus (2%).

Pour le chêne pubescent, prélevé dans le sud de la France (Lubéron –Verdon) la richesse et l'abondance ne semblent pas différentes des autres essences, mais la faiblesse de l'échantillonnage amène à la prudence vis-à-vis de cette tendance, surtout qu'à notre connaissance aucune étude sur le chêne pubescent n'a été réalisée. Pour ce qui est de la composition, elle n'a pas été comparée aux autres essences, car elle serait en grande partie expliquée par des facteurs géographiques et pédoclimatiques.

3. Comparaison des différentes classes de décomposition des rémanents

Au sein de notre expérience le stade de décomposition a été étudié de façon indirecte puisque nous avons considéré des bois de 1 an comme frais et des bois de 5 ans comme décomposés. Le bois mort est un élément qui se décompose de façon aléatoire, selon sa position, son exposition, son diamètre et son essence, ainsi il est possible que des bois d'un même âge recouvrent plusieurs catégories de décomposition. En effet, les mesures classiques du stade de décomposition avec le test du couteau prenant en compte la pénétration de ce dernier et la présence ou non d'écorce n'a pas été mis en œuvre pour la sélection des rémanents. Cette différence d'échantillonnage rend difficile la comparaison avec les travaux réalisés par Antoine Brin et Christophe Bouget dans RESINE. Néanmoins, dans une optique d'élaborer des directives simples pour la gestion forestière et la conservation de la biodiversité, il paraissait important d'étudier les rémanents sur leur durée de vie, afin de mieux comprendre l'importance de laisser après chaque coupe des rémanents.

Le stade de décomposition seul a eu un effet significatif sur la composition des assemblages. L'impact du stade de décomposition s'est avéré moindre sur l'abondance et sur la richesse excepté pour les saproxylophages. Globalement, le bois mort d' 1 an a présenté une richesse cumulée inférieur au bois mort âgé de 5 ans. Cependant, comme indiqué dans le paragraphe précédent, son interaction avec l'essence a permis d'expliquer la richesse en colèoptères saprpoxyliques, ainsi que l'abondance par son interaction avec le diamètre. Au total, 18 espèces (12 %) n'ont été observées que dans les bois âgés de 1 an et 29 espèces (20 %) dans les bois âgés de 5 ans, 3

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

(*Xylosandrus germanus, Rhizophagus biputulaus et Xyleborinus saxeisenii* : Scolitidae) et 1 espèce (*Leptura aurulenta*, Cerambycidae) ont été respectivement significativement indicatrices de ces stades.

Sur le pin maritime, Antoine Brin a montré que c'est le stade D1 qui a présenté la richesse cumulée la plus élevée et que celle-ci a diminué au stade D2 pour augmenter à nouveau au stade D3. La différence entre D1 et D3 étant non significative. Cependant, il est fort possible que ce patron « en U » soit lié à deux biais méthodologiques : l'échantillonnage imparfait des stades D2 et D3 des branches et la caractérisation de ces deux stades de décomposition. D'autre part, cette différence de résultats entre notre étude et la sienne pourrait s'expliquer par le fait que le pool régional de coléoptères saproxyliques serait tronqué dans les plantations de pin maritime gérées intensivement.

Le stade de décomposition a également un effet significatif sur la composition des assemblages, avec une nette individualisation de ceux associés au bois mort frais. Au total, il a trouvé que 43 espèces (28 %) n'ont été observées que dans le stade D1 et 20 espèces sont significativement indicatrices de ce stade. Il s'agissait principalement d'espèces xylophages secondaires (10) ou prédatrices (6) se nourrissant principalement aux dépens des scolytes. La même tendance se retrouve dans notre étude pour les xylophages secondaires, lesquels représentent une proportion de 68 % dans les bois d'un an, contre 27 % pour les bois de 5 ans. Pour le chêne sur Rambouillet, ce fût le stade D2 qui comportait une plus grande richesse. Une diversité fonctionnelle plus grande a été mesurée au stade D2 et D3. Les mycètes quant à eux montrent une abondance et une richesse plus forte dans les stades pourris.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

4. En résumé:

L'étude des trois facteurs : diamètre – essence – stade de décomposition, au sein de notre étude a permis de dégager de grandes tendances :

• **Ces facteurs seuls ne permettent pas d'expliquer au mieux les variations d'abondance et de richesse en coléoptères ou en mycètes saproxyliques.** Ces facteurs semblent davantage agir en interaction les uns avec les autres.

- **L'effet du diamètre** sur la richesse et l'abondance de coléoptère semble **limité** et parfois contradictoire avec les résultats de RESINE et REGIX, montrant alors la dépendance de l'effet aux seuils de diamètre ainsi qu'a la largeur du gradient pris en considération au sein des études. Pour les mycètes nous n'observons aucunes différences en termes de richesse et d'abondance entre les diamètres.

- **Les feuillus présentent davantage d'individus et d'espèces** que les résineux. Au sein même des feuillus, les différences sont nettement moins marquées. Pour les mycètes la richesse et l'abondance sont significativement supérieures dans le chêne par rapport au charme.

- **L'âge de la "mort" du bois semble jouer un rôle plus probant** que le diamètre pour expliquer la richesse et l'abondance en coléoptères, avec davantage d'espèces et d'individus trouvés dans les bois âgés de 5 ans. Mais là encore les résultats divergent avec les résultats de RESINE, sûrement à cause de l'utilisation d'une technique de caractérisation des stades de décomposition différente, et des limites de celle-ci à les distinguer clairement.

• A contrario pour la composition des assemblages les trois facteurs et leurs interactions expliquent les coléoptères saproxyliques trouvés, avec une spécification essence, notamment feuillus-résineux. Pour les mycètes les facteurs diamètre et essence différencie les assemblages alors que le stade de décomposition ne différencie que le stade "pourri" du stade "cortiqué"

A noter, cependant, que tous ces facteurs considérés n'expliquent qu'une faible proportion de la variation des assemblages de coléoptères saproxyliques récoltés sur les rémanents. Et que, par conséquent, d'autres facteurs intervenant à l'échelle du peuplement ou du paysage doivent intervenir.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Chapitre 5 :
Volet « Taillis Vieillis »

Impact du vieillissement des taillis de taillis-sous-futaie sur la biodiversité saproxylique

I. Définition d'un taillis et d'un taillis-sous-futaie

Le taillis correspond à un peuplement issu de la multiplication végétative par rejets de souche et drageons. Il est composé en majorité de cépées, avec possibilité, d'une part, d'avoir des tiges isolées sur souches, et d'autre part, d'obtenir des brins de franc-pied, ces derniers appelés baliveaux. L'ensemble de ces éléments ayant le même âge. Ce régime ne concerne que les peuplements feuillus car les résineux ne rejettent pas à partir des souches. On distingue le taillis simple (TS) et le taillis-sous-futaie (TSF).

Le taillis simple peut comporter quelques réserves, c'est-à-dire des arbres dominant le taillis, donc supposés plus vieux, tant que le couvert de ces réserves reste inférieur à 1/10.

A l'inverse le taillis-sous-futaie, correspond à une juxtaposition de 2 régimes : le taillis et la futaie, qui se caractérisent alors par 2 niveaux de végétation, un étage inférieur avec le taillis simple constitué de baliveaux, et un étage supérieur de futaie.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

II. Le taillis à travers l'histoire

Autrefois le taillis, de par la grande quantité de petit bois produit dans un laps de temps relativement court, a été très largement développé et utilisé pour produire du bois de chauffage domestique et industriel. Néanmoins, au cours du dernier siècle, ce mode de traitement a été progressivement abandonné pour se diriger vers une conversion en futaie, productrice d'une plus forte proportion de gros bois. En effet, l'avènement du charbon, puis du pétrole, a réduit considérablement leur importance.

Actuellement, les taillis subsistent encore pour une utilisation traditionnelle au sein du monde rural comme bois de chauffage, ou encore de façon ponctuelle comme zone de "coupe vent". L'avènement de l'augmentation des récoltes de biomasse ligneuse comme bois énergie dans les années à venir tend à voir réapparaître l'utilisation des taillis pour la production de biomasse.

III. Les taillis-sous-futaie à taillis sur-âgés

Dans un taillis de taillis-sous-futaie, le bois est géré par des coupes d'éclaircies à courtes rotations (20-40 ans pour des taillis composés de charme et de chêne) puis se régénère à partir des souches et des racines. En France de nombreuses zones de peuplements issus de ces traitements subsistent encore sur près de 28% de la surface totale boisée, soit environs 4,3 millions d'hectares (Inventaire Forestier National (IFN) 2010). Les taillis de charme représentent entre 30 000 et 50 000 hectares. D'après Spitzer et al. (2008), un taillis est considéré comme vieilli quand le cycle de coupe est supérieur à 80 ans. Pour notre étude, nous avons considéré un taillis comme âgé pour des cycles de rotation dépassant 60 ans.

Comparativement aux taillis dits jeunes, ces peuplements forestiers présentent des changements au niveau de la surface terrière, de la densité de tiges mortes mais également de l'ambiance lumineuse. La prolongation de l'âge de rotation favorisant la création de bois mort (Koskela et al. 2007).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Il existe en France différents types de taillis, répartis selon les régions. On peut trouver des taillis de chêne rouvre et pédonculés, de châtaigniers, de frêne ou encore de charme (Inventaire Forestier National (IFN) 2010). Nous avons choisi d'étudier ces derniers, présents principalement dans le Centre et le Nord-Est de la France (Tableau 1) car il fait un excellent bois de chauffage, et risque par conséquent d'être soumis aux futures pressions de récoltes.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. Objectif

Au sein de ce chapitre, l'objectif a été de comparer les taillis-sous-futaie avec un taillis mature ou avec un taillis sur-âgé en termes de caractéristiques du peuplement, et de la biodiversité associée.

En d'autres termes, nous nous sommes efforcés de répondre aux questions suivantes :

- Est-ce que le vieillissement du taillis induit des changements de structure au sein du peuplement, en particulier pour ce qui est du volume et de la diversité en bois mort ?

- Est–ce que la diversité des coléoptères saproxyliques est plus originale et plus riche dans les taillis sur-âgés ? et si oui, ces éventuels changements de biodiversité saproxylique peuvent-ils être reliés aux changements de structure du peuplement ?

V. Echantillonnage

La comparaison entre taillis jeunes et vieillis a été réalisée dans différents départements : Yonne, Nièvre, Haut Rhin, Yvelines, Côtes d'Or.

Pour chaque massif forestier, les 2 types de taillis (mature et sur-âgé) ont été choisis de telle sorte que les peuplements soient relativement équivalents et proches dans l'espace afin de minimiser un biais géographique. Les critères de sélections, autre que l'âge, des taillis comprenaient :

- évitement des zones de coupes de cloisonnements récentes
- une densité de réserves de chêne ni trop forte ni trop faible
- une composition en essences similaires : taillis dominé par du charme et la présence de tremble/bouleau comme essence pionnière au sein des taillis sur-âgés et jeunes.
- évitement des fortes densités de chablis, de la proximité de la lisière et des surfaces de taillis trop petites (< quelques hectares)

Au final, 29 parcelles correspondant à nos critères ont été sélectionnées (Tableau 15)

Tableau 15 : *Nombre de parcelles pour chaque catégorie de taillis.*

		Nombre de Taillis	
Département	**Massif forestier**	**Taillis entre 20 et 40 ans**	**Taillis de plus de 60 ans**
Yonne	Frétoy (Domaniale)	1	2
	Saint-Moré (Communale)	1	1
Nièvre	Brignon (Privée)	1	1
	Chabet (Chabet)	1	1
	Prémery (Communale)	2	2
	Reux (privée)	0	1
	Dompierre-sur-Nièvre (privée)	1	1
Haut Rhin	Kastenwald (Domaniale)	1	1
	Sainte-Croix-en-Plaine (Communale)	1	1
	Hardt (Domaniale)	1	1
Yvelines	Rambouillet (Domaniale)	2	1
Côte-d'Or	Etangs (Domaniale)	2	2
	Total	**14**	**15**

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

VI. Article dans Forest Ecology and Management

"Coppice-with-standards with an overmature coppices enhance saproxylic beetle biodiversity: a case study in French deciduous forests"

Forest Ecology and Management 266 (2012) 273–285

AUTHORS: AURORE LASSAUCE[1,2*], PENELOPE ANSELLE[1], FRANCOIS LIEUTIER[3], CHRISTOPHE BOUGET[1]

[1] Cemagref (IRSTEA), UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

[2] French Agency for Environment and Energy Management (ADEME), 2 square La Fayette, BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France.

3 University of Orleans, Laboratory of Woody Plants and Crops Biology, Rue de Chartres - BP 6759 - 45067 Orleans Cedex 2

*corresponding author: aurore.lassauce@cemagref.fr

Abstract

Until its replacement by high forest systems in the 19th centuries, coppicing had been practiced in the deciduous broad-leaved forests of Central Europe for many centuries, serving as a source of fuel wood, charcoal and tan-bark for the local populations. Nowadays, some coppice-with-standards (CWS) stands have been converted to high forest by singling (sprout thinning), but many others were simply abandoned, resulting in CWS stands with an overmature coppice component. Little knowledge exists on the biodiversity hosted by such abandoned CWS.

In this study, we compared stand features and saproxylic beetle biodiversity in CWS stands with a mature (20-year-old) coppice component to those in stands with an overmature (60-year-old) coppice component. For our study area, we selected 29 plots in 12 oak-hornbeam forests in five regions in northern France.

We show that extending rotation age increases the amount of woody debris and alters the deadwood profile. The older the trees and the stands, the more coarse woody debris was created; this includes debris resulting from natural disturbance events. We demonstrated that overmature CWS stands have a higher saproxylic beetle richness than mature CWS. Moreover, even though we found few red-listed beetle species, their number tended to increase in the overmature CWS stands. These results are in line with the observed shift in deadwood profile. Indeed, the increase in deadwood volume along the maturity gradient seems to positively affect saproxylic beetle diversity. Consequently, we conclude that conserving CWS stands with an overmature coppice component can be a useful tool in biodiversity restoration management, in addition to set aside areas.

Key Words: overmature forest, coppice-with-standards (CWS), rotation age, dead wood dynamics

Abbreviation: CWS = coppice-with-standard

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Introduction

Coppicing is a management technique in which the coppice is harvested in short rotations (10–25 years) to mainly produce firewood or charcoal. Trees are cut to the ground purposefully to stimulate resprouting from stumps and roots (Spitzer et al., 2008). Coppice-with-standards (CWS) is a silvicultural system where some trees among the coppice, called "standards", are left to grow to a larger timber size. This traditional two-story woodland management system was developed over the past thousand years in Western and Northern Europe to sustain both permanent forest

cover and a continuous flow of a wide range of forest products (construction timber, fencing and furniture parts, fruits and wild game). More recently, mainly during the 19th century, CWS have progressively been converted to high forests, e.g., by selecting the most vigorous coppice shoots in order to achieve a structure akin to generative high forest. Yet, even today, traditionally-managed CWS still represent a large part of the forested surface area in France (about 30%, (National Forest Inventory (NFI)). However, some of these stands have been abandoned and the coppice component unmanaged for decades, especially in private forests. This is due to several reasons: fragmented ownership and the cost of felling operations, the decrease in firewood demand due to the development of fossil fuels, and declining timber prices (Coppini and Hermanin, 2007). In these abandoned forests, also called "overmature CWS stands", the ordinary rotation age of the coppice component has been exceeded and changes in stand structure and biodiversity have potentially occurred.

Recent changes in forest management perspectives and a heavier emphasis on increasing profitable harvesting tend to favor the development of multifunctional forests and the structural diversification of stands (Wohlgemuth et al., 2002). Indeed, current energy use projections for Europe, and more specifically for France, predict that woody biomass will be an important source of renewable energy in the forthcoming decades. Depending on the location, the forestry and the dominant tree species, changes in forestry practices to provide fuelwood will imply (i) an extension of traditional fuelwood collection, (ii) the development of specialized forestry practices (whole-tree extraction, harvesting logging residues and stumps) and (iii) mono-specific plantations or short-rotation coppices of fast-growing species (Bouget et al., submitted for publication). A resurgence in the interest for coppices and CWS may bring about the felling of previously unmanaged woodlots and a broad-scale increase in cutting.

Though the effects of coppicing on biodiversity have been explored in previous studies (Key, 1990, Fuller and Warren, 1993 and Van Calster et al., 2008), the influence of overmature CWS stands in particular has not yet been investigated. The ecological value of overmature CWS is not known.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Longer coppicing rotations cause changes in the forest structure over the years as a result of forest growth. Globally, habitat conditions such as spatial structure, structural density, vegetation complexity, shade and humidity and deadwood profiles change as the CWS stands age from mature to overmature and these changes subsequently impact forest biodiversity. Young managed CWS are expected to have a high number of small stems and low amounts of dead wood, particularly of large-diameter logs or snags (Kirby et al., 1991). Deadwood-associated species may respond to changes in micro-climate and deadwood substrate availability along the maturity gradient of CWS. Saproxylic beetle assemblages, for instance, are known to be driven by deadwood volume (Müller et al., 2007 and Lassauce et al., 2011) and by deadwood type quality, e.g., in terms of dimension (Brin et al., 2011).

Consequently, our study compared CWS with mature and overmature coppices in terms of stand features and saproxylic beetle diversity. We endeavored to answer the following questions: Does overageing in CWS induce significant changes in stand structure, especially as regards the deadwood profile? Do these potential changes impact saproxylic biodiversity? Are saproxylic assemblages more original or richer in overmature than in mature CWS? We also discuss the possible loss of biodiversity associated with coppice harvesting operations, and the potential benefits of preserving some of these overmature CWS as set-aside areas.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Materials and methods

Study area, sample plots and stand characteristics

The study was conducted in northern France, i.e., in the central part of the European temperate forest zone. Twenty-nine study plots (1 plot = 1 stand) were established in 2009 in 12 forests in five regions (Fig. 1). The selected stands (higher than 3–5 ha in area) were oak–hornbeam forests (*Quercus petrea* (Matt.), *Quercus robur* (L.); *Carpinus betulus* (L.)), accompanied by beech (*Fagus sylvatica* (L.)), birch (*Betula pendula* (L.)) and aspen (*Populus tremulus* (L.)). Oak (*Q. petrea* (Matt.) or/and *Q. robur* (L.)) standards, i.e., oak trees with a diameter at breast height (DBH) higher

than 30 cm, represented 42% of the total basal area on average in mature CWS stands (10 ± 6.22 m2/ha, 55 stems/ha on average) and 36% of the total basal area in overmature CWS stands (9.7 ± 7.6 m2/ha, 53 stems/ha on average). Conversely, coppice trees were mainly hornbeams (8.5 ± 6 m2/ha in mature CWS and 13.2 ± 6.8 m2/ha in overmature CWS stands).

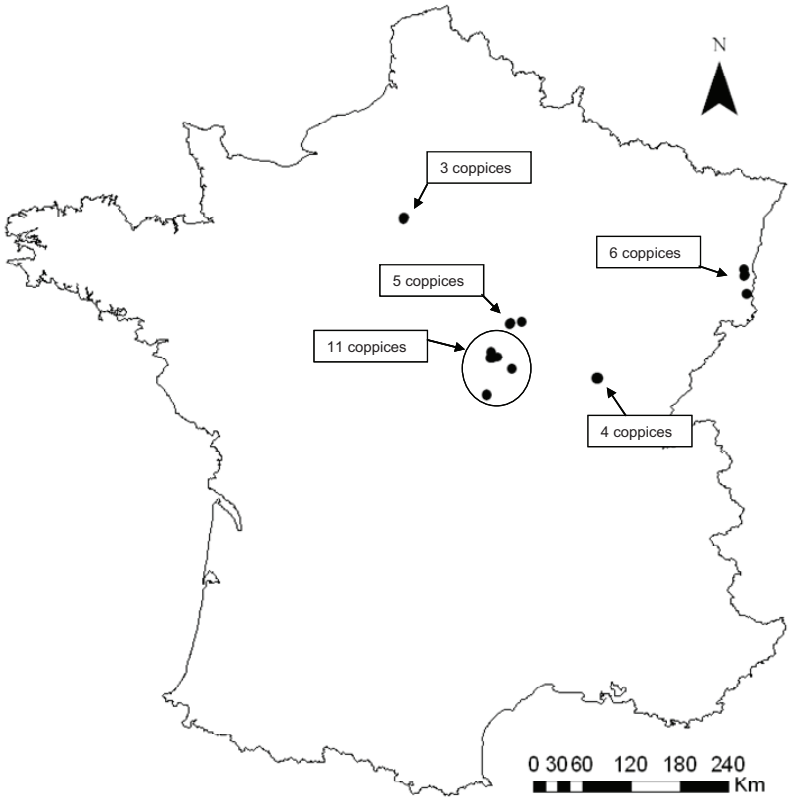


Figure 1: *Location of study plots: overmature CWS stands . n=16 and mature CWS stands. n= 13. in 12 forests stands.*

Spatially-paired CWS stands were selected with similar soil type, ground cover, elevation and vegetation. Each pair was composed of a managed CWS stand with mature coppice around the normal coppice rotation age (mature coppice = 20–25 years old) and a CWS with overmature coppice (unmanaged coppice for at least 60 years). Moreover three additional CWS stands with overmature coppice were sampled. Landscape effects were not controlled in this study; study stands were located both in large and small forests.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Sampling design, species identification and ecological classification

Beetles were sampled using the multidirectional PolytrapTM (EIP, Toulouse, France; Brustel, 2004), a cross-vane window flight trap with a cumulative panel area of 1 m2 (Bouget et al., 2009). Each window trap consisted of two perpendicular intercepting transparent plastic panes (40–60 cm) and a funnel leading into a 1 L container below the panes. A mixture of salt water and detergent was used in the containers for insect preservation. Two traps were set up approximately 30 m apart in each sample stand, for a total number of 58 traps. The traps were emptied four times during the sampling period (from April 9th to July 30th, 2009). All saproxylic beetles were identified to the highest possible taxonomic level and grouped into four main trophic guilds based on their feeding ecology as extracted from the Frisbee database (FRISBEE, Bouget et al., 2010): (i) secondary xylophagous species associated with fresh deadwood, (ii) saproxylophagous species dependant on decayed deadwood, (iii) mycetophagous species, here restricted to beetles associated with corticolous macrofungi, and (iv) predator species, which prey on other saproxylic invertebrates.

Living tree and deadwood measurements

The total area for each plot covered 0.34 ha. Each plot contained four subplots of different radii: one 20 m-radius central subplot and three circular 15 m-radius satellite subplots. On each subplot, living trees and snags were measured as follows: all living trees with a DBH >10 cm and all snags with DBH >5 cm were measured within a radius of 5 m from the center of the plot; living trees with DBH >20 cm and all snags with DBH >10 cm within a radius of 10 m; living trees with DBH >30 cm and all snags with DBH >15 cm within a radius of 15 m (or 20 m for the central plot). Stumps larger than 20 cm in diameter were measured in all subplots. In addition, we measured the amount of downed woody debris larger than 2.5 cm in diameter on four 50 m-long transects extending from the center of the plot, as per the Line Intersect Sampling (LIS) method (Woodall and Williams, 2005). All types of deadwood (both snags and logs) were classified into one of two decay stages based on a "knife test" and the remaining bark cover: (i) "Fresh": bark present, or at least partially present, and usually firmly attached, knife penetration <1/3 of the diameter, wood hard; (ii)

"Decayed": moderately to strongly decayed wood, soft or partly destroyed wood, knife penetration >1/3 of the diameter. These measurements were carried out in autumn 2009, just after beetle sampling.

Data processing

We first analyzed the influence of CWS maturity on plot characteristics using Wilcoxon tests. The response variables considered among possible stand features are summarized in Table 1.

Second, we tested the influence of CWS maturity on saproxylic beetles using generalized linear mixed models (GLMM) (Bolker et al., 2009) with a Poisson error distribution and forest stand as a random factor. Models were fitted using the "lme4" package (Bates and Maechler, 2009) in the R program (version R 2.13, R Development Core Team, 2011). We used the abundance/richness of all saproxylic beetles, red-listed species and trophic groups as response variables. In addition, we used rarefaction methods (software "EstimateS v.7" (Colwell, 1994-2004) to analyze the accumulation rate of species number. Appropriate standardization to compare species richness between coppice age classes in CWS may consider the number of sampling units or individuals (Heilmann-Clausen and Christensen, 2004). Because the mean wood volume and surface area varied significantly with coppice age in our study, we chose the number of CWS stands as our standardization unit.

Similarly, we analyzed the influence of CWS stand maturity on the abundance of individual saproxylic beetle species using GLMM with a Poisson error distribution for the abundance and forest stand as a random factor. Only species caught in more than 60 individuals and in more than 10 stands were analyzed.

Third, to model the effect of stand features on abundance or richness of all saproxylic beetles, red-listed species and feeding guilds, we used a generalized linear mixed model (GLMM) with a Poisson error distribution and "forest stand" as a random factor, within an Akaike information criteria and model averaging framework (AIC-IT) (Burnham and Anderson, 2002). We used correlation matrices to investigate co-

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

linearity between explanatory variables and excluded any variables with associations from the modeling process. Co-linearity among predictor variables can be a problem in model selection and may lead to unreliable parameter estimates (Freckleton, 2011). The explanatory variables considered to have the most direct effects on the response variables were selected for use in the statistical models. The final set of predictors includes: CWS maturity (mature vs. overmature), basal area of large living trees (DBH > 30 cm) (LargeLiving), log volume (DWL), large log volume (DBH > 30 cm) (VDeadLargeLogs), snag volume (DWS), fresh and decayed deadwood volume (Fresh, Decayed), and volume of oak, hornbeam and pioneer tree species deadwood (VDeadoak, VDeadHornbeam, VDeadPioneer).

All the explanatory variables were standardized to a mean of 0 and a standard deviation of 0.5 as recommended by (Gelman, 2008). We used the "standardize" function in the "arm" R package (Gelman et al., 2009). The R package "MuMIn" was used for model selection and model averaging, following an information theoretic approach (Burnham and Anderson, 2002 and Barton, 2009). To identify the most parsimonious models, the models were ranked using the Akaike information criterion corrected for small samples (AICc) (Burnham and Anderson, 2002). The AICc is a measure of relative model fit proportional to the likelihood of the model and the number of parameters used to generate it. The best fitting model is the one with the lowest AICc. For each saproxylic richness and abundance, we generated the null model and models with all valid combinations of the explanatory variables (two variables maximum), including first-order interactions. While the best-fitting in the set has the minimum AICc score, we also calculated differences in the AICc scores between each model and the best model ($\Delta AICci = AICci - AICcmin$) as well as the Akaike weights (wi) for each model. All models with $\Delta AICc < 2$ entered the best model subset for model-averaged estimates that were obtained by computing means and standard errors of the estimates weighted by the model weights. For total abundance, there was only one best model (no model with $\Delta AICc < 2$), so maximum likelihood and standard error predictions from that model were used.

We also tested the hypothesis that the composition of saproxylic beetle assemblages differs with the coppice maturity by running PERMANOVA (Anderson and Willis, 2003)

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

with the Bray–Curtis similarity index on 4999 permutations. Species assemblage data were square-root transformed to reduce the importance of extremely abundant species in the analysis. Singletons were excluded from our analyzes.

Finally, we performed a Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP) to examine variations in assemblage structure related to the explanatory variables. In addition to a traditional unconstrained ordination (principal coordinates analysis), this technique allowed us to perform a constrained ordination with reference to a specific a priori hypothesis – in our case, that there was no difference among traps. We carried out an inertia partitioning with the "capscale" function from the vegan R-library to obtain the total inertia as well as the inertia explained by each variable (Anderson and Willis, 2003).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Results

A total of 24,305 specimens corresponding to 247 species was recorded. This includes 1695 red-listed individuals belonging to 30 red-listed species. The most abundant species were: *Xyleborus dispar* (Scolytidae) (25% of the catches), *Xyleborinus saxesenii* (Scolytidae) (18%) and *Isorhipis marmotanni* (Eucnemidae) (6%).

Effects of CWS maturity on stand characteristics

The average basal area of the living stand was not significantly different in mature and overmature CWS. However, in overmature CWS, the large trees (DBH > 30 cm) represented a greater proportion of the basal area with a mean of 20 m2 ha−1, vs. 16 m2 ha−1 in mature CWS (Table 1). Concerning the volumes of different types of deadwood, almost all were significantly higher in overmature than in mature CWS. Only the volumes of small snags, large logs, and beech and oak deadwood were not significantly different between the two types of CWS. For all other dead wood variables (VDeadSmallLogs, VDeadSmallTot, DWS, DWL, DWT, Fresh, Decomposed, VDeadHornbearm, VDeadPioneer), mean deadwood volumes were significantly higher in overmature CWS than in mature CWS (Table 1). Globally, an important proportion of the recent dead wood in the overmature CWS stands came from the coppice trees:

VDeadHornbearm and VDeadPioneer were significantly higher in overmature CWS (Table 1).

Table 1: *Stand features (mean ± SD). Probability (p) of a significant difference between mean values is indicated by: NS= not significant, *p<0.05, **p<0.01,***p<0.001, produced by Wilcoxon tests*

Variables	Registration	Mean mature coppice	S.D.	Mean overmature coppice	S.D.	p value
Basal area	Basal area (m^2 ha^{-1})	23.8	5.9	27.3	4.6	NS
LargeLiving	Living tree with DBH>30 cm (m^2 ha^{-1})	15.8	4.4	20.2	3.6	*
VDeadSmallSnags	Volume of snags with DBH< 10 cm (m3 ha-1)	0.5	0.5	0.4	0.3	NS
VDeadSmallLogs	Volume of logs with DBH< 10 cm (m3 ha-1)	5.1	1.0	7.1	1.8	**
VDeadSmallTot	Volume of total deadwood with DBH< 10cm (m^3 ha^{-1})	5.7	0.9	7.5	1.8	**
VDeadLargeLogs	Volume of logs with DBH>30cm (m^3 ha^{-1})	0.7	2.1	3.3	6.5	NS
DWL	Volume of logs (m3 ha-1)	10.3	5.6	23.0	9.9	***
DWS	Volume of snags (m3 ha-1)	1.6	1.3	6.0	2.8	*
DWT	Total volume of CWD (m3 ha-1)	11.9	6.5	27.1	8.4	***
Fresh	Volume of CWD in decay stage 1 and 2 (m3 ha-1)	4.9	2.4	10.6	4.0	*
Decomposed	Volume of CWD in decay stage 3 and 4 (m3 ha-1)	6.9	4.7	16.5	4.9	***
VDeadOak	Volume of oak CWD (m3 ha-1)	3.2	4.4	7.9	9.4	NS
VDeadHornbearm	Volume of hornbearm CWD (m3 ha-1)	3.8	2.1	9.8	5.0	***
VDeadBeech	Volume of beech CWD (m3 ha-1)	0.7	2.2	0.7	1.3	NS
VDeadPioneer	Volume of aspen + birch deadwood (m^3 ha^{-1})	2.0	1.7	7.9	6.1	*

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Effects of CWS maturity on biodiversity

CWS maturity had a significant effect on the mean total richness of saproxylic beetle species. The overmature CWS had a significantly higher mean number of species (estimate = 61.4 species) than younger CWS (estimate = 54.2 species) (Table 2). Concerning the red-listed saproxylic beetle and trophic guilds, there were no differences between the two age classes, except for the saproxylophagous species richness, which was higher in overmature CWS. The rarefaction curves suggest that cumulative species richness did not differ significantly between the two maturity classes (Fig. 2). Saproxylophagous abundance was the only abundance shown to be statistically higher in overmature than in mature CWS.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Table 2: *Values of the estimates from generalized linear mixed effect models with a Poisson error distribution for richness and abundance in mature and overmature CWS stands. Values were back transformed. S.E: standard error. Probability (p) of a significant difference between mean values is indicated by: NS= not significant. *p<0.05. **p<0.01.***p<0.001.*

Response Variables		Mean richness / abundance for mature CWS	S.E.	Mean richness / abundance for overmature CWS	S.E.	p-value
Richness	all species	54.2	2.7	61.4	3.2	**
	red-listed species	2.6	0.5	2.8	0.7	NS
	Mycetophagous	15.1	1.1	16.6	1.6	NS
	Predators	13.6	1.1	16.67	1.6	NS
	Saproxylophagous	4.5	0.8	7.00	1.1	*
	Secondary Xylophagous	14.3	1.2	16.4	1.7	NS
Abundance	Total	655.0	68.3	730.0	75.9	NS
	red-listed species	18.9	9.7	26.3	13.53	NS
	Mycetophagous	138.0	18.0	139.4	18.12	NS
	Predators	82.4	6.4	90.9	6.9	NS
	Saproxylophagous	7.7	1.8	12.9	2.8	***
	Secondary Xylophagous	341.7	64.9	381.6	72.4	NS

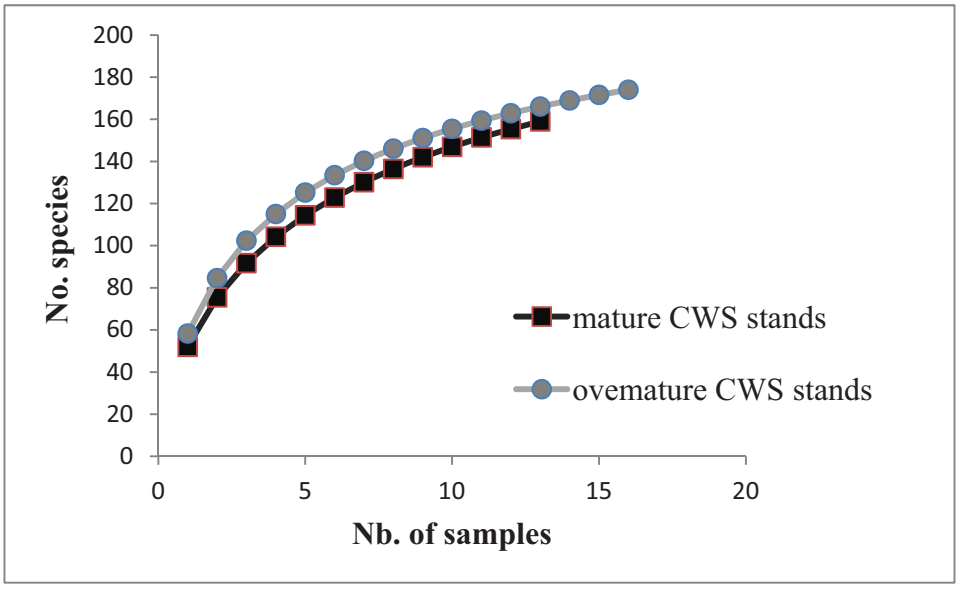


Figure 2: *Rarefaction curve of saproxylic beetle species in mature and overmature coppice-with-standards stands.*

At the species level, for several species (Scolytinae [*Xyleborinus saxesenii*, *Xyleborus monographus, Xylosandrus germanus*], Eucnemidae [*Isoriphis melasoides*, but also *Isoriphis marmottani* a red-listed species], Anobiidae [*Hemicoelus fulvicornis*] for example) significantly more individuals were caught in CWS with overmature coppice than in CWS with mature coppice. In contrast, some Scolytinae (*Xyleborus dispar, Trypodendron signatum*), Latridiidae (*Corticaria* spp.) and Nitidulidae (*Soronia grisea*) were significantly more abundant in CWS with mature coppice than in CWS with overmature coppice. Overall, species whose abundance varied significantly with coppice maturity are mycophagous or secondary wood-decayers, whereas no saproxylophagous species and only two predator species were sensitive to coppice maturity (Table 3).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Table 3: *Multimodel-averaged estimates for standardized coefficients of CWS features determining saproxylic beetles richness in CWS. Relative importance is the weight of evidence for each parameter across all of the models.Table 4: Parameter estimates with associated standard errors (SE) for the best model describing saproxylic beetle abundances using a generalized linear mixed model with a Poisson error distribution. NS= not significant *p<0.05. **p<0.01.***p<0.001*

	Total Species Richness		Richness of red-listed species		Mycetophagous		Predators		Saproxylophagous		Secondary xylophagous	
Variables	Standardized coefficient ± (SE)	Relative importance	Standardized coefficient ± SE	Relative importance	Standardized coefficient ± SE	Relative importance	Standardized coefficient ± SE	Relative importance	Standardized coefficient ± SE	Relative importance	Standardized coefficient ± SE	Relative importance
Intercept	4.06 ± (0.04)		0.995 ± (0.11)		2.76 ± (0.047)		2.69 ± (0.05)		1.65 ± (0.13)		2.72 ± (0.05)	
LargeLiving	-0.008 ± (0.03)	0.09	-0.194 ± (0.28)	0.51					-0.045 ± (0.14)	0.15	-0.179 ± (0.15)	0.69
CWS age (overmature)	0.144 ± (0.07)	0.32					0.182 ± (0.116)	0.46	0.058 ± (0.15)	0.17	0.06 ± (0.11)	0.25
VDeadLargeLogs	-0.026 ± (0.06)	0.27			-0.122 ± (0.16)	0.52	-0.018 ± (0.059)	0.08			-0.019 ± (0.07)	0.11
VDeadLogs	-0.008 ± (0.04)	0.09	0.087 ± (0.21)	0.21	0.024 ± (0.08)	0.10	-0.01 ± (0.048)	0.17				
VDeadSnags	0.018 ± (0.05)	0.17			0.025 ± (0.08)	0.15			0.078 ± (0.17)	0.24		
Fresh					0.06 ± (0.13)	0.18	-0.015 ± (0.06)	0.11			0.052 ± (0.11)	0.22
Decomposed	0.294 ± (0.11)	0.60			0.093 ± (0.11)	0.25	0.006 ± (0.03)	0.08	0.018 ± (0.08)	0.07	-0.018 ± (0.06)	0.10
VDeadOak							0.005 ± (0.03)	0.07	0.06 ± (0.14)	0.20		
VDeadHornbearm					-0.015 ± (0.06)	0.08	0.016 ± (0.05)	0.13	0.161 ± (0.22)	0.46	0.112 ± (0.13)	0.53
VDeadPioneer					0.155 ± (0.09)	0.31						

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Table 4: *Parameter estimates with associated standard errors (SE) for the best model describing saproxylic beetle abundances using a generalized linear mixed model with a Poisson error distribution. NS= not significant *p<0.05. **p<0.01.***p<0.001.*

Abundances	AICc Null	AICc best model	Best Model	Explanatory variables	Estimates	S.E.	p value
Total	1241	1086	VDeadPioneer + VDeadLargeLogs	Intercept	6.532	0.111	NS
				VDeadPioneer	0.161	0.017	***
				VDeadLargeLogs	0.218	0.024	***
Red-listed species	849	604	VDeadOak + VDeadLargeLogs	Intercept	3.008	0.503	NS
				VDeadOak	0.327	0.045	***
				VDeadLargeLogs	1.343	0.091	***
Predators	143.2	120	Fresh + VDeadLogs	Intercept	4.447	0.091	NS
				Fresh	-0.471	0.092	***
				VDeadLogs	0.468	0.089	***
Mycetophagous	602	497	VDeadHornbearm + Decomposed	Intercept	4.933	0.144	NS
				VDeadHornbearm	-0.613	0.06	***
				Decomposed	0.507	0.057	***
Saproxylophagous	114.5	89	VDeadHornbearm + VDeadOak	Intercept	2.28	0.195	NS
				VDeadHornbearm	0.615	0.14	***
				VDeadOak	0.335	0.133	*
Secondary xylophagous	1337	910	VDeadOak + Fresh	Intercept	2.358	0.197	NS
				VDeadOak	0.458	0.146	**
				Fresh	-0.099	0.185	NS

In terms of composition, PERMANOVA analyses did not show any significant differences between CWS with mature coppice and CWS with overmature coppice. However, 29 species (incl. 12 singletons) were found only in CWS with mature coppice, whereas 74 species (incl. 42 singletons) were caught only in CWS with overmature coppice, and 144 species in both stand types.

The model–averaged parameters (Table 4) showed the importance of variables such as the volume of decayed deadwood, CWS age class and, to a lesser extent snag volume, in determining the total saproxylic beetle richness. The number of red-listed species was positively influenced by an increase in log volume. Pioneer tree species (birch and aspen) deadwood volume had a positive effect only on the number of mycetophagous species. Predators were affected by CWS maturity and, to a lesser extent by the volume of hornbeam deadwood; their richness increased with CWS maturity and with the volume of hornbeam deadwood (Table 4). Similarly, hornbeam deadwood volume, but also oak deadwood volume and snag volume had a positive influence on the richness of saproxylophagous beetles. Hornbeam deadwood volume had the strongest (positive) impact on the number of saproxylophagous and secondary xylophagous species (Table 4).

The model combining the volume of pioneer tree species deadwood and of large logs as predictors was the best explanatory model for total mean abundance. These two variables had a significant positive effect on total abundance. Large deadwood volume and, to a lesser extent oak deadwood volume had a significant positive effect on the abundance of red-listed species.

We found that fresh deadwood volume has a negative influence on predator abundance. Conversely, predators increased with log volume. Oak deadwood volume positively influenced the number of secondary xylophagous and saproxylophagous individuals. However, the variable with the strongest effect on saproxylophagous abundance was hornbeam deadwood volume. Hornbeam deadwood volume had a negative effect on the abundance of mycetophagous species, which increased with the volume of decayed deadwood (Table 5).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

From the CAP, the studied factors (i.e., stand characteristics such as the CWS age class, the basal area of large living trees, and deadwood volumes) explained 26% of the total inertia in beetle data. The basal area of large living trees provided the highest contribution to the variance in saproxylic beetle assemblages (11%) (Table 6). This was the only significant factor; all the other factors explained only a small part of the inertia.

Table 5: *Effect of stand features on saproxylic beetle assemblages (Canonical Analysis of Principal Coordinates).*

Variables	Total inertia	Probability	% contraint inertia
LargeLiving	0.6501	0.015*	11.5
Fresh	0.3314	0.12	5.9
VDeadSnags	0.3176	0.21	5.6
VDeadLogs	0.2979	0.21	5.3
VDeadLargeLogs	0.2567	0.55	4.5
VDeadHornbearm	0.2429	0.62	4.3
VDeadPioneer	0.2427	0.57	4.3
Decomposed	0.2211	0.67	3.9
VDeadOak	0.19	0.85	3.4
CWS age	0.1711	0.92	3.0
Residual	5.12		

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Discussion

Structural changes in CWS with an overmature coppice component

Our study shows how the CWS structure evolves from mature (i.e., "harvestable") to overmature stands. Indeed, as already found in previous studies focusing on coppices (Kirby et al., 1998 and Coppini and Hermanin, 2007), the 60-year-old coppices were characterized by higher volumes of small and total lying deadwood as well as standing deadwood compared to the younger 20-year-old coppices. This increase is related to the self-thinning process, which decreases the number of living sprouts per stump. Self-thinning generates small snags, which break once an advanced decay stage is reached, thus increasing the stocks of lying fine woody debris (Harmon et al., 1986). The death of dominated branches in living crowns also contributes to the volume of lying deadwood. Due to natural senescence of pioneer trees after stand shading, modifications in large deadwood volume may be observed, even though this increase was not significant in our data. (Sturtevant et al., 1996 and Lee et al., 1997) indicated that gradual stem exclusion accompanying stand maturation and random disturbances were the two main sources of coarse woody debris in North American boreal forests. We also demonstrated a change in decay class composition, with the strongest values of decayed deadwood in overmature CWS. In conclusion, the extension of the rotation age increases the amount of woody debris and alters the deadwood profile. Longer periods between harvesting let living trees grow large enough to bear more trunk microhabitats (Larrieu et al., 2011) and to generate woody debris, and encompass more natural disturbance events (strong wind, for example) (Jonsson et al., 2010). The rate of dead wood input is therefore driven by disturbance and tree mortality (Meyer and Schmidt, 2011).

Saproxylic beetle diversity affected in CWS with an overmature coppice component

In line with the observed shift in deadwood profile, we demonstrated higher mean richness and abundance of saproxylic beetles in overmature than in mature CWS, although neither the cumulative number of species nor the assemblages differed

between the two age classes. More specifically, we show that the volume of decayed deadwood, logs, large deadwood and oak or pioneer tree deadwood has a positive effect on saproxylic beetle diversity. Our results corroborate previous data highlighting a significant, positive correlation between local deadwood quantity or quality and species richness of saproxylic beetles (e.g., Martikainen et al., 2000, Similä et al., 2002 and Moning and Müller, 2008). The increase in decayed deadwood in overmature CWS explains the significantly higher number of saproxylophagous individuals and species we found in these stands. The significantly higher basal area of large trees in overmature CWS stands is a crucial driver of beetle assemblage composition. Although some species found in our samples may depend on oak standards, but since the proportion of standards did not significantly differ between mature and overmature CWS stands, we considered their influence in our comparison as not significant. We may assume that younger CWS stands support fewer saproxylic species because they lack: (i) large mature trees, which provide more microhabitats than younger trees due to their architectural complexity (Vuidot et al., 2010). (ii) a diversity of woody debris (fine, coarse, fresh or decayed) necessary to saproxylic beetle specialists. Deadwood position is also a key factor for saproxylic biodiversity, since saproxylic beetle assemblages differ between snags and logs (Ulyshen and Hanula, 2009). In oak, small snags are known to be colonized by saproxylic species different from those found in larger pieces (Bouget et al., 2011). Nonetheless, large oak snags host more species and more rare species than smaller ones (Bouget et al., 2011). However, Brunet and Isacsson (2009) showed that the density of beech snags at the landscape level had a positive effect on the number of red-listed species. In our overmature CWS stands, few red-listed beetle species and snag specialists were found. Since tree species preferences of saproxylic beetle species (e.g., hornbeam preference) are not sufficiently known and recorded, we were not able to test that overmature CWS stands host more hornbeam specialists than mature stands. In our study, the increase in deadwood volume along the maturity gradient seems to have had a positive effect on red-listed species richness. Indeed, the number of red-listed individuals increased slightly, though not significantly, in overmature CWS, compared with mature stands. Perhaps the overmature CWS stands in our study were not yet old enough to host a large number

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

of red-listed species or sources of red-listed species in the surrounding landscape were too few to allow those species to colonize CWS stands. Contrary to our results, Barbalat (1996) showed that the species richness and abundance of selected wood-eating beetles (Buprestidae, Lucanidae and Cerambycidae) has not increased in unmanaged stands (since 1945) compared to managed CWS forests and that abundance has been favorably influenced by the presence of clearings.

Conservation value of overmature CWS and sustainable management of forest landscapes

Rotation age is a topical issue for foresters because there is a potential trade-off between the benefits of harvesting and biodiversity preservation. Indeed, short rotation systems benefit several groups other than beetles, whereas other ecological advantages are associated with long rotations.

In traditional coppicing, the regular and frequent cutting of the shoots created vigorous growing conditions for many heliophilous plant species (present in the seed bank) such as bluebell, anemone and primrose (Van Calster et al., 2008). This vegetation tends to disappear later because of diminishing light under the regrowing coppice (Ash and Barkham, 1976 and Ford and Newbould, 1977). Light conditions obviously depend on the number of standard trees retained after coppice harvesting (Joys et al., 2004) and on the previous density and vitality of the coppice layer (Barkham, 1992).Coppicing also favors a wider range of wildlife, e.g., butterfly and bird species associated with early serial stages before the canopy has closed (Fuller and Warren, 1993). Often brambles grow around the stools, encouraging insects or various small mammals that can use the brambles as protection from larger predators. Whenever left in the stands, woodpiles may also favor dead-wood associated insects (Hedin et al., 2008).

Conversely, in CWS stands with an overmature coppice, stems have grown tall, forming heavily shaded and humid stands of closely-spaced stems, and causing a decrease in ground cover (Steel and Mills, 1988). This can be detrimental to some

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

butterflies (Warren, 1993). The open-woodland animals leave these stands or survive there only in small numbers. However, CWS stands with an overmature coppice are generally biodiversity-rich (Key, 1990). This trend, confirmed in our study for saproxylic beetles, has also been observed for mosses and fungi (Fuller and Warren, 1993). We suppose that these habitat changes are mainly linked with canopy closure and an increase in deadwood volume and large living tree density. Such habitats will be at stake in a changing context driven by fuelwood-forestry interests. Energy use projections for Europe predict that biomass will be an important source of renewable energy in the coming decades, and short-rotation woody plants will be the prime source of this biomass (Volk et al., 2004). Commercial interest in coppicing (in simple coppice stands or CWS) is reviving due to the increasing domestic use of woodfuel, accompanied by the widespread acceptance of wood-burning stoves. Moreover, the development of new technologies for the use of forest biomass for energy production (Jansen and Kuiper, 2004) could also lead to a reconsideration of coppice or CWS selection systems in forest management planning. Thus, coppicing is likely to intensify, especially in the form of short rotation coppice (Murach, 2009 and Knust, 2009 in Schulz et al., 2009).

In the same way, coppices and coppices-with-standards abandoned today may be harvested in the future. However, hornbeam, which was widely used in the past due to its high calorific value, is today considered to be too slow-growing a species for modern biomass requirements. We therefore recommend that some overmature hornbeam-dominated CWS stands be preserved at the landscape scale to supplement set aside forest area stand as a tool for restoration management. In addition, it would be interesting to extend the present study to (i) stands previously managed as CWS and converted to high forests; (ii) stands that have always been managed as high forests and (iii) strict forest reserves. Such a study would show the contribution of coppice-with-standards, especially overmature stands, to the regional saproxylic beetle biodiversity, compared with high forest stands and unmanaged forests.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Acknowledgements

We thank Carl Moliard for his technical assistance, and Yoan Paillet for his advice. We are also grateful to Benoit Nusillard, Thierry Noblecourt, Olivier Rose and Jacques Chassain for their help with species identification and lab work, and Victoria Moore for checking the English language. This work was funded by the French Environment and Energy Management Agency and the Cemagref. Considerable assistance was provided by the staff of the National Forest Office at several State Forests (F. Arnaboldi, C. Couratier, G. Godinat, C. Jobard, C. Mouy, J. Racaud, JL Temoin et B. Terreaux, by the CRPF (Y. Moziconacci) and by private owners.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

References

Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. Ecology 84, 511-525.

Ash, J.E., Barkham, J.P., 1976. Changes and Variability in the Field Layer of a Coppiced Woodland in Norfolk, England. J. Ecol. 64, 697-712.

Barbalat, S., 1996. Influence of forest management on three wood-eating Beetles families in the Areuse Gorges (Canton of Neuchâtel, Switzerland). Rev. Suisse Zool. 103, 553-564.

Barkham, J.P., 1992. The effects of coppicing and neglect on the performance of the perennial ground flora. In: Buckley, G.P. (Ed.), Ecology and Management of Coppice Woodlands. Chapman & Hall, London, pp. 115-146.

Barton, K., 2009. MuMIn: multi-model inference. In, R package: http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/.

Bates, D., Maechler, M., 2009. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes [Computer software manual]. http://CRAN.R-project.org/package=lme4.

Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends Ecol. Evol. 24, 127-135.

Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., Valladares, L., 2009. Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: The effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. Agric. For. Entomol. 11, 143-152.

Bouget, C., Brustel, H., Zagatti, P., Noblecourt, T., 2010. The French information system on saproxylic beetle ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation statuts.
http://frisbee.nogent.cemagref.fr/index.php/en/.

Bouget, C., Lassauce, A., Jonsell, M., subm. . Fuelwood-based forestry and biodiversity conservation - a literature review focused on the European case study. Canadian Journal of Forest Research.

Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X., Ricou, C., 2011. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. Insect Conservation and Diversity.

Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Jactel, H., 2011. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. J. Insect Conserv. 15, 653-669.

Brunet, J., Isacsson, G., 2009. Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. J. Insect Conserv. 13, 515-528.

Brustel , H., 2004. 'Polytrap ™ ' a window flight trap for saproxylic beetles. In, Proceedings of the 3rd Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Petrovskis & Ko, Riga, pp. 128 - 129.

Burnham, K.P., Anderson, D.R. (Eds.), 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed, Berlin.

Colwell, R.K., 1994-2004. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. In, http:// viceroy.eeb.uconn.edu/estimates.

Coppini, M., Hermanin, L., 2007. Restoration of selective beech coppices: A case study in the Apennines (Italy). For. Ecol. Manage. 249, 18-27.

Ford, E.D., Newbould, P.J., 1977. The Biomass and Production of Ground Vegetation and Its Relation to Tree Cover Through a Deciduous Woodland Cycle. J. Ecol. 65, 201-212.

Freckleton, R.P., 2011. Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: Model averaging and the problems of measurement error. Behav. Ecol. Sociobiol. 65, 91-101.

Fuller, R.J., Warren, M.S., 1993. Coppiced woodlands: their management for wildlife, 2nd ed. Out of Print, p. 34.

Gelman, A., 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. Stat. Med. 27, 2865-2873.

Gelman, A., Su, Y.-S., Yajima, M., Hill, J., Pittau, M.G., Kerman, J., Zheng, T., 2009. arm: data analysis using regression and multilevel / hierarchical models. R package, version 9.01. Available at: http://CRAN.R-project.org/package=arm.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K., Cummins, K.W., 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Adv. Ecol. Res. 15, 133-302.

Hedin, J., Isacsson, G., Jonsell, M., Komonen, A., 2008. Forest fuel piles as ecological traps for saproxylic beetles in oak. Scand. J. For. Res. 23, 348-357.

Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. For. Ecol. Manage. 201, 105-117.

Jansen, P., Kuiper, L., 2004. Double green energy from traditional coppice stands in the Netherlands. Biomass Bioenergy 26, 401-402.

Jonsson, M., Ranius, T., Ekvall, H., Bostedt, G., 2010. Cost-effectiveness of silvicultural measures to increase substrate availability for wood-dwelling species: A comparison among boreal tree species. Scand. J. For. Res. 25, 46 - 60.

Joys, A.C., Fuller, R.J., Dolman, P.M., 2004. Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England. For. Ecol. Manage. 202, 23-37.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Key, R.S., 1990. Valuable coppice. New Sci. 125, 72-73.

Kirby, K.J., Reid, C.M., Thomas, R.C., Goldsmith, F.B., 1998. Preliminary Estimates of Fallen Dead Wood and Standing Dead Trees in Managed and Unmanaged Forests in Britain. J. Appl. Ecol. 35, 148-155.

Kirby, K.J., Webster, S.D., Antczak, A., 1991. Effects of forest management on stand structure and the quantity of fallen dead wood: some British and Polish examples. For. Ecol. Manage. 43, 167-174.

Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2011. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. European Journal of Forest Research, 1-14.

Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecol. Indicators 11, 1027-1039.

Lee, P.C., Crites, S., Nietfeld, M., Van Nguyen, H., Stelfox, J.B., 1997. Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. Ecol. Appl. 7, 691-701.

Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. Biol. Conserv. 94, 199-209.

Meyer, P., Schmidt, M., 2011. Accumulation of dead wood in abandoned beech (Fagus sylvatica L.) forests in northwestern Germany. For. Ecol. Manage. 261, 342-352.

Moning, C., Müller, J., 2008. Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. For. Ecol. Manage. 256, 1198-1208.

Müller, J., Hothorn, T., Pretzsch, H., 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech Fagus sylvatica L. For. Ecol. Manage. 242, 297-305.

Schulz, U., Brauner, O., Gruss, H., 2009. Animal diversity on short-rotation coppices - a review. Landbauforschung Volkenrode 59, 171-181.

Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.-L., 2002. Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. Ecography 25, 42-52.

Spitzer, L., Konvicka, M., Benes, J., Tropek, R., Tuf, I.H., Tufova, J., 2008. Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. Biol. Conserv. 141, 827-837.

Steel, D., Mills, N., 1988. A study of plants and invertebrates in an actively coppiced woodland (Brasenose Wood, Oxfordshire). In: Wright, K.K.F. (Ed.), Woodland conservation and research in the clay veil of Oxfordshire & Buckinghamshire Research and survey in nature conservation. NCC, Peterborough, pp. 116-122.

Sturtevant, B.R., Bissonette, J.A., Long, J.N., 1996. Temporal and spatial dynamics of boreal forest structure in western Newfoundland: Silvicultural implications for marten habitat management. For. Ecol. Manage. 87, 13-25.

Ulyshen, M.D., Hanula, J.L., 2009. Habitat associations of saproxylic beetles in the southeastern United States: A comparison of forest types, tree species and wood postures. For. Ecol. Manage. 257, 653-664.

Van Calster, H., Baeten, L., Verheyen, K., De Keersmaeker, L., Dekeyser, S., Rogister, J.E., Hermy, M., 2008. Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards forest. For. Ecol. Manage. 256, 519-528.

Volk, T.A., Verwijst, T., Tharakan, P.J., Abrahamson, L.P., White, E.H., 2004. Growing fuel: a sustainability assessment of willow biomass crops. Front. Ecol. Environ. 2, 411-418.

Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2010. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. Biol. Conserv. 144, 441-450.

Warren, M.S., 1993. A review of butterfly conservation in central Southern Britain: 1.Protection, evaluation, and extinction on prime sites. Biol. Conserv. 64, 25-35.

Wohlgemuth, T., Burgi, M., Scheidegger, C., Schutz, M., 2002. Dominance reduction of species through disturbance - a proposed management principle for central European forests. For. Ecol. Manage. 166, 1-15.

Woodall, C., Williams, M.S., 2005. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program. General Technical Report - North Central Research Station, USDA Forest Service, iii + 47 pp.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

VII. En résumé

L'étude des taillis-sous-futaie à taillis abandonnés (sur-matures) depuis plus de 60 ans avec des taillis-sous-futaie à taillis arrivés en âge d'exploitation (soit matures : 20 -25 ans) a montré que le vieillissement entrainaît :

Modifications dendrométriques des peuplements

- Augmentation du volume de bois mort, principalement au sol (dont ceux inférieurs à 7cm) ainsi que le volume de bois mort debout dans les taillis sur-matures.

- Modification de la composition des stades de décomposition : davantage de bois mort décomposé dans les taillis sur-matures. Augmentation du bois mort sûrement due à l'exclusion progressive de tiges de la cépée, de branches du houppier lors de la maturation, ainsi qu'aux perturbations aléatoires. Ces modifications de caractéristiques dendrométriques ayant un impact direct sur les coléoptères saproxyliques.

Impacts sur la biodiversité saproxylique

- Richesse et abondance moyennes des coléoptères saproxyliques plus élevées au sein des taillis sur-matures : les volumes de bois mort : au sol, décomposé, d'un diamètre supérieur à 30 cm, de chêne et des essences pionnières ayant un effet positif.

- Un plus grand nombre d'espèces saproxylophages trouvées au sein des taillis sur-matures. Augmentation à relier avec l'augmentation du bois décomposé.

- Peu d'espèces rares, mais tendance à l'augmentation avec le vieillissement et la quantité des larges pièces de bois mort.

En conclusion, notre étude montre que les taillis sur-matures rassemblent de nombreuses conditions favorables à l'augmentation de la richesse en coléoptères saproxyliques. Malgré l'importance des coupes de taillis mature pour d'autres groupes comme les papillons, oiseaux, plantes héliophiles, la conservation des taillis sur-matures peut être une manière de compléter le réseau « d'îlots de vieux bois » de l'ONF pour la conservation des coléoptères saproxyliques.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Chapitre 6 :
« Volet Tronçais »

Impact de la durée de la rotation sylvicole sur les caractéristiques du peuplement et des assemblages de coléoptères saproxyliques au sein d'une futaie régulière de chênes

I. Rappel du contexte et des objectifs

Le stade de vieillissement de la forêt est un élément d'une grande importance pour la biodiversité car il héberge des cortèges d'espèces qui sont à la fois diversifiés et extrêmement spécialisés. Les organismes saproxyliques sont dépendants de la présence de bois mort, mais aussi de vieux et gros arbres porteurs de signes de sénescence : les microhabitats (cavités, coulées de sève, décollements d'écorce, présence de carpophores). Leur nombre a tendance à augmenter avec le diamètre des arbres (Vuidot et al. 2010) et donc de façon plus ou moins directe avec l'âge de l'arbre, augmentant alors l'attractivité de l'arbre vis-à-vis des espèces saproxyliques (Figure 14a). D'après la littérature, il semble y avoir une relation entre la richesse en coléoptères saproxyliques et :

- Le diamètre du tronc (Ranius et Jansson 2000)
- La surface terrière des gros arbres (Grove 2002b) (Figure 14b)
- L'âge de l'arbre (Branquart et al. 2005)

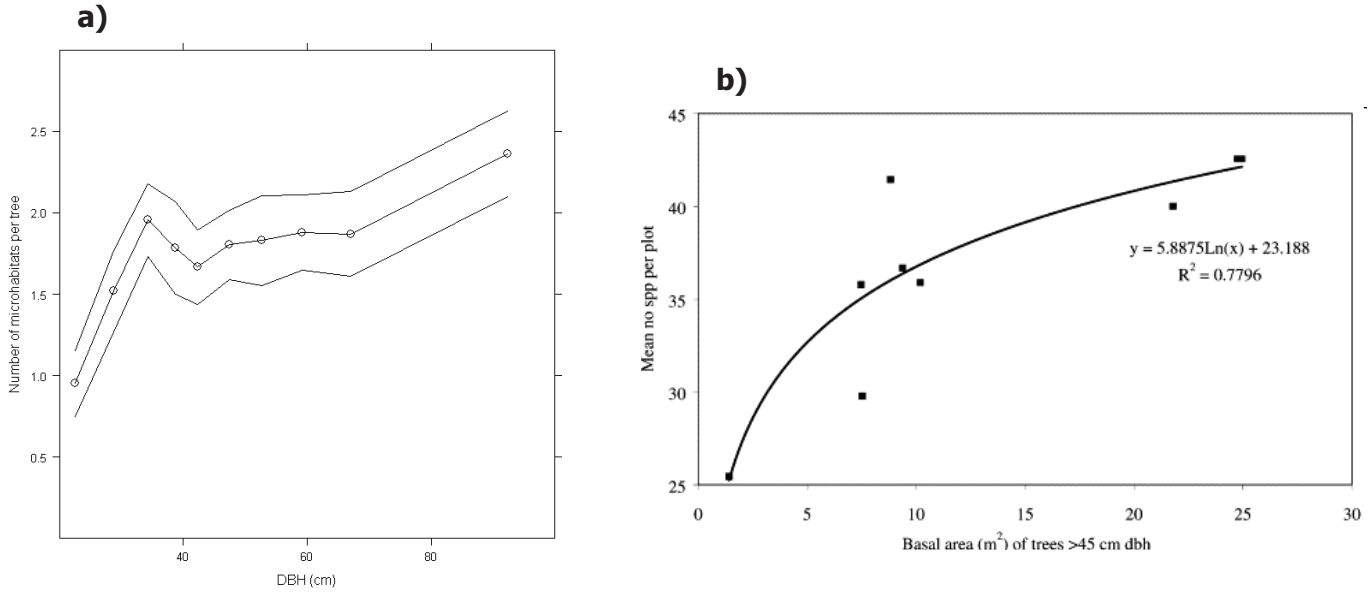


Figure 14 *: **a)** Relation entre le nombre de microhabitats par arbres et le diamètre(DBH) à 1m30. Tiré de Vuidot et al (2010). **b)** Relation entre la surface terrière des arbres d'un diamètre supérieur à 45 cm et le nombre moyen d'espèces de coléoptères saproxyliques par parcelle. Tiré de Grove (2002b).*

L'apparition de multiples microhabitats (signes de sénescence) s'accroît tout particulièrement à partir de la maturité biologique de l'arbre. Or la maturité biologique se situe aux environs des deux tiers de la longévité naturelle de l'arbre (Figure 15). Pour le chêne pédonculé et sessile la maturité est atteinte au-delà des 400 ans, ce qui dans tous les cas de figure, se situe bien après l'âge d'exploitabilité de ces essences d'arbres en France (Vallauri et Poncet 2002).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

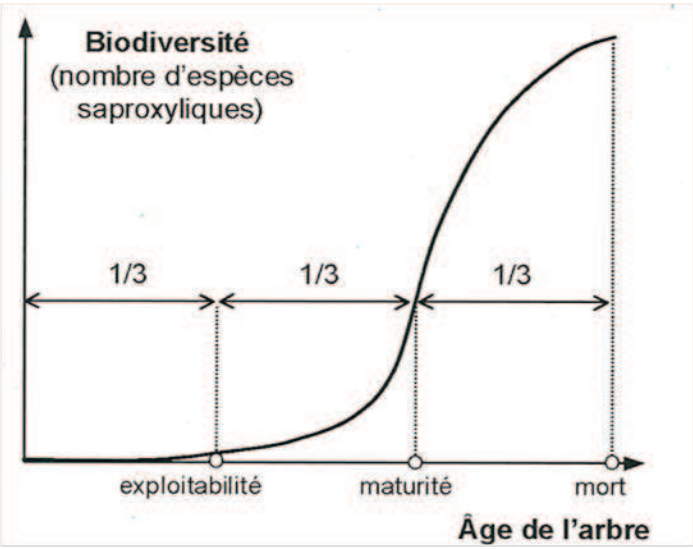


Figure 15 *: Espèces saproxyliques inféodées aux vieux arbres. Relation entre la richesse sécifique et l'âge des arbres. Issu de Branquart et al. (2005).*

Le bois de futaie régulière est avant tout destiné à produire du bois d'œuvre, toutefois, pour augmenter la productivité, l'une des solutions (de plus en plus courante et envisagée) est la réduction de l'âge d'exploitation, avec par conséquent un optimum de récolte situé à un âge inférieur que celui pratiqué actuellement.

Or l'exploitation en elle-même influence déjà le stock de bois mort à plusieurs niveaux (régulation de la mortalité, diminution de la compétition entre arbres, sélection d'essences). Par conséquent, la diminution du cycle risque d'entraîner une diminution du nombre de vieux arbres, et des arbres à microhabitats, en plus de la diminution du volume de bois mort déjà constatée au sein des forêts exploitées (Humphrey 2005 ; Larsson 2001 ; Rudolphi et Gustafsson 2005).

Dans ce chapitre, l'objectif a été d'évaluer l'influence du vieillissement de la futaie régulière sur la composition de l'assemblage saproxylique. Nous avons cherché à identifier les assemblages de coléoptères saproxyliques associés à certaines étapes sylvicoles, le long d'un gradient d'âge autour de l'âge d'exploitabilité, et ainsi à comparer des peuplements dits prématures avec des peuplements plus anciens (ayant dépassé l'âge d'exploitabilité). Nous avons donc souhaité montrer l'impact potentiel qu'auraient d'une part un raccourcissement et d'autre part un allongement

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

de la rotation dans un contexte de préservation de la biodiversité et de la création d'îlots de vieillissement, sur les caractéristiques forestières et sur le nombre de microhabitats disponibles pour les coléoptères.

En d'autres termes, nous nous sommes efforcés de répondre aux questions suivantes :

- Est-ce que les volumes de bois mort et les caractéristiques des arbres vivants sont en relation avec l'âge du peuplement ?
- Est-ce que les stades forestiers matures hébergent des cortèges faunistiques de coléoptères saproxyliques plus riches et différents que les stades jeunes de futaies régulières ?

Cela vise à nous informer sur la valeur écologique de ces gros bois, l'influence du vieillissement sur la composition et l'assemblage des communautés saproxyliques, mais permettrait également de discuter le fait que les vieilles futaies pourraient constituer des réservoirs écologiques pour la biodiversité saproxylique et/ou une source d'espèces pour les peuplements voisins.

II. Quelques points de Matériels et Méthodes

1. Les futaies régulières de chênes en France

Aujourd'hui, les chênes sessiles, pédonculés et pubescents en France occupent un peu plus de 5 millions d'hectares, soit près du tiers de la surface forestière productive totale, ce qui les place largement en tête de toutes les essences (Inventaire Forestier National (IFN) 2010). La France s'avère être le premier producteur de chênes en Europe, en volume et tient le 2e rang mondial après les États-Unis (Bary-Lenger et Nebout 1993). Ces forêts, principalement concentrées dans les régions de plaines et collines, ont été gérées jusqu'au début du 20e siècle en taillis et taillis-sous-futaie. En effet, l'exploitation en taillis et taillis-sous-futaie est un modèle sylvicole en fort déclin car désormais inadapté à la forte demande de bois d'œuvre. Il en subsiste tout de même au sein de forêts privées fragmentées. Concernant les peuplements appartenant au domaine public, ils ont été pour la plupart progressivement convertis en futaie régulière ou irrégulière (Le Tacon et al. 2001). Selon l'Inventaire Forestier

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

National, les futaies régulières du domaine public occuperaient 325 000 hectares, soit 29 % du quart de la chênaie française qui appartient à l'État français ainsi qu'à certaines collectivités locales.

La conversion des chênaies étant toujours en cours ou très récente, les véritables futaies régulières âgées de chêne, ne couvrent qu'une faible superficie du territoire.

La sylviculture du chêne, en France, est économiquement très importante et soumise à de forts enjeux. Malgré sa longévité légendaire, en raison d'une sylviculture intensive, il est rare de trouver des zones dans lesquelles les chênes ont atteint leur maturité biologique. En France, il reste quelques forêts dites « chênaies sanctuaires », connues dans toute l'Europe, où l'on peut encore trouver des arbres agés de plus de 300 ans : Bellême, Bercé, Réno Valdieu et Tronçais, entre autres.

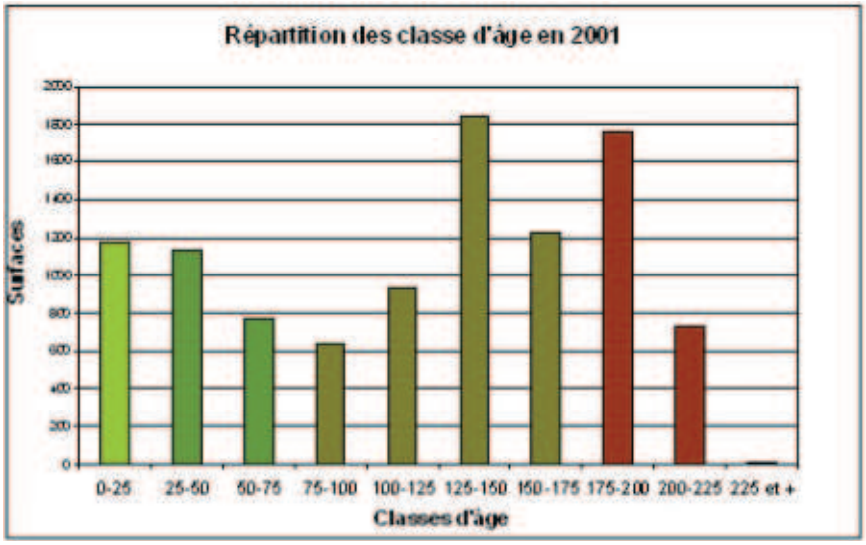


Figure 16 *: Répartition des classes d'âge en 2001 en terme surfacique des arbres au sein de la forêt domaniale de Tronçais. Source ONF 2010: "Tronçais patrimoine d'exception"*

2. Le choix de Tronçais

Le choix de la forêt domaniale de Tronçais est dû au fait qu'elle est la seule chênaie où coexistent les classes d'âge requises par l'étude. (Figure 16), mais aussi à l'ancienneté de son couvert forestier et à son histoire sylvicole ancienne en futaie régulière.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

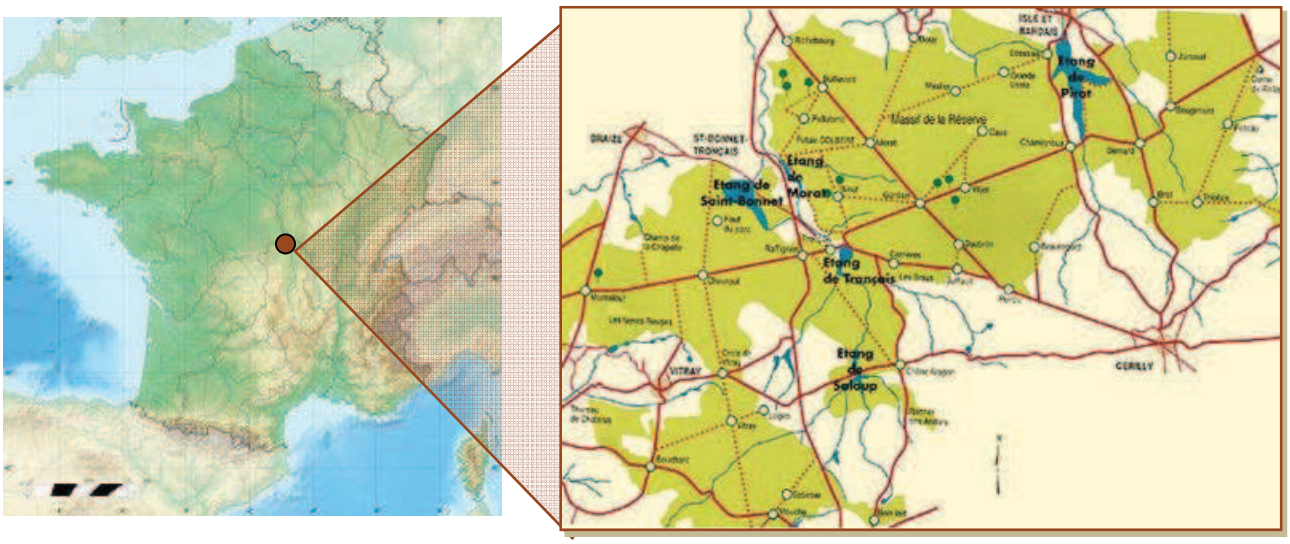


Figure 17 *: Localisation de la zone d'étude : la forêt domaniale de Tronçais, dans l'Allier.*

La forêt de Tronçais est une forêt domaniale de 10 583 ha, gérée par l'Office National des Forêts, située dans l'Allier (Figure 17), mondialement connue pour la qualité de son bois utilisé pour la fabrication des douelles de tonneaux, et connue des milieux naturalistes et scientifiques pour la richesse de sa biodiversité. Cette forêt, s'étageant de 200 à 350 m d'altitude, est constituée principalement de chênes sessiles (*Quercus petraea* (73%)), mélangés avec quelques hêtres (*Fagus sylvatica* (9%)) et chênes pédonculés (*Quercus robur* (8%)). On peut également trouver du charme (*Carpinus betulus*) et du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Le climat, qui règne sur la forêt, est de régime atlantique avec dominance de vents d'ouest. La pluviométrie annuelle est d'environ 780 mm, avec des maxima se situant en mai-juin et septembre-octobre, encadrant une période plus sèche. Les sols de la forêt de Tronçais se sont formés, pour une faible part sur des roches cristallines, mais surtout sur les grès et argiles du Trias, et sur les sables et argiles miopliocènes, qui les recouvrent.

3. La forêt de Tronçais : une forêt remarquable de par son histoire

La première mention de la forêt de Tronçais date du XIIIe siècle et s'étendait alors sur une superficie beaucoup plus vaste. A cette époque, elle est la propriété de quatorze paroisses environnantes et ce n'est qu'en 1527 qu'elle devient propriété de l'Etat.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

C'est en 1670 que Colbert, désireux de doter le royaume de France d'une marine puissante, a décidé de planter plus d'un million d'hectares d'arbres, avec notamment la création de la futaie de chêne de Tronçais, pour fournir l'industrie navale en matière première de grande qualité.

Aux alentours de 1835 la forêt fut progressivement convertie en futaie régulière à partir des taillis et taillis-sous-futaie existants, constituant ainsi l'une des premières forêts françaises à être convertie.

Actuellement, d'un point de vue sylvicole, on vise à obtenir sur Tronçais des arbres droits, de grosse dimension (diamètres supérieurs à 50 cm - 1 m et plus), à accroissement régulier, et à bois tendre fournissant des billes sans défauts. Les coupes successives réservent donc les sujets les plus prometteurs tout en conservant un entourage pour obtenir une croissance optimum (sans émettre de branches latérales). Les hêtres, les charmes, les houx conservés en sous-étage participent à cette fonction. La régénération se fait de façon naturelle par les derniers arbres qui sont maintenus comme semenciers avant de faire l'objet de la coupe définitive. La strate herbacée est constituée surtout de fougères et de ronces dans les zones de clairières, de molinie dans les bas-fonds humides.

La récolte finale des peuplements de chêne sur Tronçais se produit aux alentours de 220 ans alors que partout ailleurs en France, elle se situe plus aux alentours de 180/200 ans. Il y a par conséquent une gamme d'âge au sein de la forêt de Tronçais tout à fait exceptionnelle. En plus de cette extension de rotation, il persiste une relique de la futaie originelle : la « futaie Colbert », dont il ne reste que 15 hectares, mais qui comprend de très beaux sujets dont certains ont plus de 300 ans. Pour se rendre compte du caractère exceptionnel de la futaie Colbert, il est important de garder à l'esprit que la longévité naturelle d'un chêne est de 700 à 800 ans.

4. Plan d'échantillonnage

En utilisant une approche synchronique, 32 parcelles ont été échantillonnées correspondant à 4 classes d'âge : 160/180 ans (9 parcelles), 180/200 ans (7 parcelles), 200/220 ans (12 parcelles), et supérieur à 300 ans (3 parcelles). Ces parcelles de plus de 300 ans sont situées dans une zone de 15 hectares placés en

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

réserve biologique dirigée depuis 1975 par l'ONF, qui est le vestige de la futaie Colbert (Figure 1 dans l'article ci dessous). Le gradient d'âge au sein de l'étude s'est alors étendu de 162 ans à 217 ans pour les trois premiers groupes, ce qui d'après Vallauri et Poncet (2002) correspond à la phase intermédiaire et pré-mature du chêne, alors que les parcelles âgées de 300 ans sont dans la phase dite de maturité (voir tableau 3 p 16 dans Vallauri et Poncet (2002)). Au sein de chaque parcelle, 2 pièges à vitre ont été disposés. Pour plus de détails sur la technique du piège vitre, ainsi que sur la caractérisation du peuplement, se référer au chapitre 3.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

III. Article soumis à Insects Conservation and Diversity

"The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest."

AUTHORS: AURORE LASSAUCE[1,2*], LAURENT LARRIEU[4,5], YOAN PAILLET[1], FRANCOIS LIEUTIER[3], CHRISTOPHE BOUGET[1]

[1] IRSTEA, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

[2] French Agency for Environment and Energy Management (ADEME), 2 square La Fayette, BP 90406, 49004 Angers Cedex 01, France.

[3] University of Orleans, Laboratory of Woody Plants and Crops Biology, Rue de Chartres - BP 6759 - 45067 ORLEANS CEDEX 2

[4] INRA-INPT/ENSAT/EIPURPAN, UMR1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet-Tolosan, France

[5] Centre Régional de la Propriété Forestière de Midi-Pyrénées, 7 chemin de la Lacade, F-31320 Auzeville Tolosane

Abstract

In French oak high forests, current silvicultural trends include two seemingly opposed practices: shortening the forestry cycle, which contributes to forestry intensification; and lengthening rotations in temporary set-aside stands, called "ageing islands", to favour biodiversity and high-quality large-diameter tree production. To derive the potential effects of these two trends, we studied habitat structure and saproxylic beetles biodiversity along an age gradient in a French oak high forest. Four age classes were surveyed: premature (i) 160/180 years and (ii) 180/200 years, (iii) mature 200/220 years, and (iv) overmature 300-year-old stands. Structural features were noted: deadwood volumes, density of large trees with or without microhabitats,

number of cavities, presence of dead large canopy branches, sap droppings and sporophores of saproxylic fungi. Results showed that beetle species richness was positively related to stand age. Globally, overmature stands differed significantly from younger premature and mature forests in species composition and structure. Younger stands tended to show both fewer structural features and lower levels of saproxylic biodiversity.

As the forest aged, the overall structural complexity and saproxylic biodiversity increased. However, no individual stand characteristic influenced preferentially biodiversity, and stand age was the best explaining factor. In conclusion, we discuss how (i) shorter rotations in the high forest production cycle and (ii) temporary set-aside forest islands affect forest structure and deadwood associated assemblages. Shortening rotation length in oak high forests may negatively impact saproxylic biodiversity, whereas temporary set-asides may play a key role for biodiversity conservation in a managed forest matrix.

Key words: Rotation length, Biodiversity, Saproxylic beetles, Stand features, Ageing islands.

Introduction

In French oak (Quercus petrae (M.) Liebl and Q. robur L.) high forests currently represent 12.4% of the total forest surface area, and account for 25.3% of the total high forest surface area (Inventaire Forestier National (IFN), 2010). Due to the production of high quality oak timber, these stands are of crucial economic importance for French wood market. In addition, oak species are known to provide a support for rich biodiversity as it matures (Vodka et al., 2009). Currently, the final harvesting in oak high forest normally occurs between 180 to 220 years depending on forest site productivity and targeted wood products.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

In French oak high forests, current silvicultural trends include two seemingly opposed practices around the rotation age.

Firstly, observable increase in forest productivity and tree growth (Bergès et al., 2000) as well as increasing demand for timber, may lead to shortened rotation length in oak high forests in a close future.

The decrease in rotation length but also the selective thinning of defects bearing trees in intensive managed forests, leads to the removal of old, large and/or microhabitat-bearing trees due to their low economic value, and results in stands that are mostly uniform in tree species, size, and spacing (Hansen et al., 1991). The amount of dead wood and the mean age of forest sites may be reduced at the landscape scale. Conversely, overmature old forests are generally characterized by higher proportions of large, old trees, multiple age-classes and high volumes of fallen and standing dead wood (Humphrey, 2005; Larsson, 2001). Moreover, features such as rough bark, trunk hollows, exposed dead wood, cavities, dead branches and dead tops are often present in old, large trees, and these provide habitats for numerous species(Vuidot et al., 2011; Winter & Möller, 2008) . The disappearance of such structures at the landscape scale and the subsequent homogenization and habitat loss may result in local extinctions of sensitive species (Heliovaara & Vaisanen, 1984; Niemela, 1997; Ulyshen, 2011). Generally, younger managed stands host fewer individuals or saproxylic species than older forests and species assemblages differ as well (Grove, 2002). Indeed, in both living and dead trees, several saproxylic species are restricted to large trees (Ranius & Jansson, 2000; Siitonen & Saaristo, 2000). Johansson et al. (2007) for lichens and Penttilä et al.(2004) for polypores have demonstrated that tree age and size have an important role in explaining tree-level species richness and composition in Fennoscandia.

Secondly, to preserve saproxylic biodiversity and produce high-quality large-diameter trees, temporary set-aside stands ("ageing forest islands") are being promoted by extending the final harvesting by at least 20 years to twice as much as the traditional rotation age (Office National des Forêts (ONF), 2009). Nowadays, only a small proportion of the productive forestland in Europe has escaped intensive harvesting.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Overmature temperate deciduous forests with old, dying and dead trees, have declined to a very small fraction of their original extent (Hannah et al., 1995). In France, high forests with overmature stands are very rare. Only 2.4% of all high forests have a higher-than-normal rotation age, and the proportion is much lower for highly productive species such as oaks (Ministère De L'agriculture Et De La Pêche, 2006). As these measures have been applied quite recently, little is known about their effects on biodiversity.

In our study, we aimed to assess stand characteristics and identify saproxylic beetle assemblages in premature, mature and overmature stands, relative to traditional rotation length. To our knowledge, this study is the first to analyze saproxylic beetle biodiversity along a temperate oak high forest age gradient. In other words, we endeavoured to answer the following questions: Do structural heterogeneity systematically increase with stand age? Do older forest stages host different species assemblages and do they have richer assemblages than younger managed high forests? Is there a relationship between saproxylic beetle biodiversity and changing structural features? We thus hoped to reveal the potential impact of both shortened and lengthened rotations on forest features and microhabitats available for saproxylic beetle assemblages as well as on the beetle assemblages themselves.

Material and methods

Study area, sample plots and stand characteristics.

The study was conducted in the Tronçais forest in central France (02°44’42.9” E; 46°39’52.6” N, Figure 1). This temperate forest covers an area of 10,583 hectares. Q. petraea dominates (73%), mixed with Fagus sylvatica L. (9%), Q. robur (8%), and some Carpinus betulus L. and Pinus sylvestris L. The study area has a long history of forest management dating back to the middle of the 16th century so that management operations were documented since (in particular stand ages). This forest was one of the first French forests to be gradually converted to high forest around 1835. Current management consists in thinning operations every 10 years during the forestry cycle and a final harvest in these highly productive stands not occurring until 220 years (instead of 180/200 years in other French oak high forests).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

In particular, high quality oak wood from Tronçais is used to produce barrel staves. Diameter at breast height (DBH) of harvestable oaks varies from 60 cm to 80 cm according to the quality of the wood required. In addition, some stands are managed with close-to-nature harvesting methods and contain trees over 300 years of age. These could mimic overmature "ageing islands" used for biodiversity conservation (nevertheless, we should keep in mind that the natural longevity of oak trees is usually between 350 and 500 years). Consequently the range of stand ages in the Tronçais forest is exceptionally broad.

Using a synchronic approach, we benefited from this gradient to set up 31 stands in the following 4 age classes, according to a normal rotation length of 220 years for the Tronçais forest: pre-mature 160/180 years (9 stands) and 180/200 years (7 stands), mature 200/220 years (12 stands), and overmature >300 years old (3 stands). These latter stands were very rare in the forest (covering only 15ha in total) so the sample was unbalanced for this age class. The age classes we chose are consistent with the classification used for management planning documents (Office National des Forêts, unpublished). These different stands were randomly distributed within the forest, without any spatial autocorrelation in our dataset. Indeed we checked for spatial autocorrelation between plots using the Moran I test (R-package: spdep, p-value = 0,3). (Figure 1).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

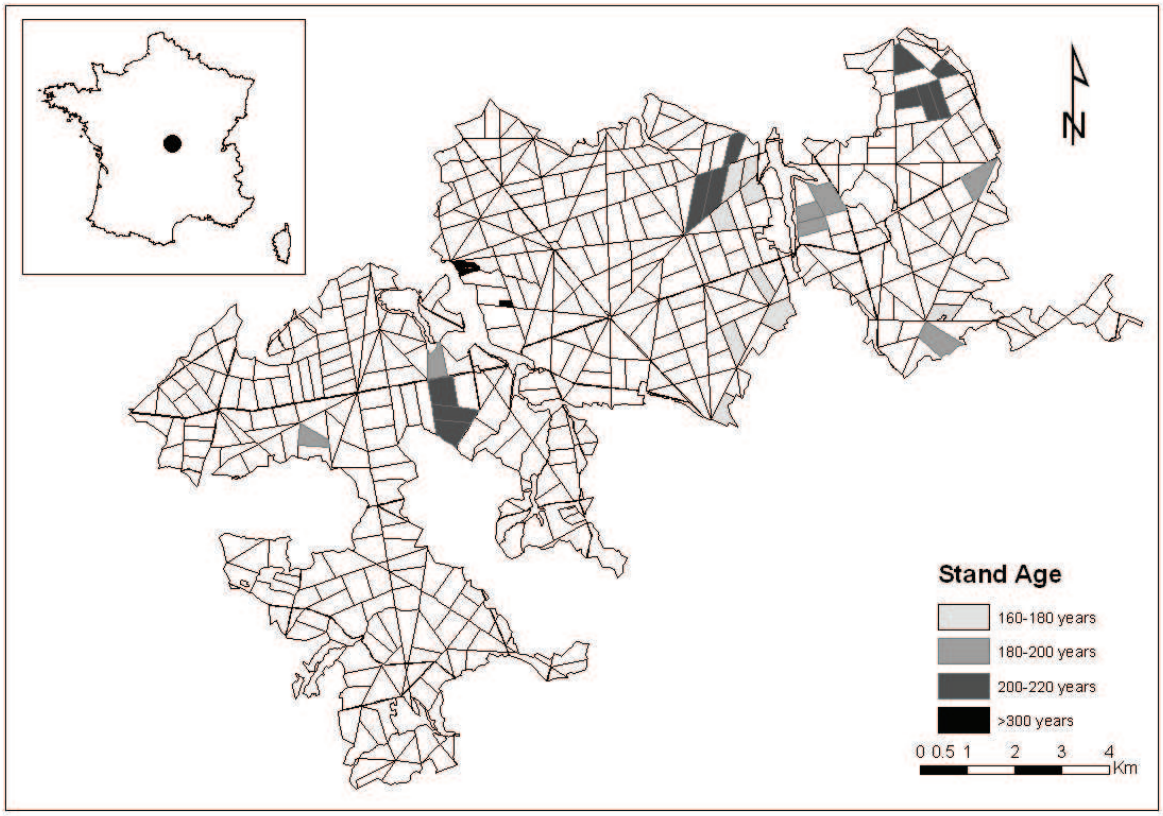


Figure 1 : *Location of the Tronçais forest in central France and the different stands selected: pre-mature stands: 160/180 years (9 stands) and 180/200 years (7 stands); mature stands: 200/220 years (12 stands); and overmature stands: >300 years old (3 stands).*

Living trees and deadwood measurements

In each stand, in the center, we selected a plots with a total surface area of 0.34 ha. Plots were comprised of 4 subplots of different radii: one central subplot with a radius of 20m and three circular satellite subplots each with a radius of 15 m (Figure 2). On each subplot, we measured living trees and snags as follows: all living trees with a DBH>10cm (all snags with DBH>5cm) were measured within a radius of 5m, DBH>20cm (all snags with DBH>10cm) within a radius of 10m, DBH>30cm within a radius of 15m (all snags with DBH>15cm), DBH>40cm (all snags DBH>20cm) within a radius of 20m (central subplot only, see Figure 2). Stumps larger than 20 cm in diameter were measured in the entire subplots. The density of large trees (DBH>40cm) was measured in a 50m radius centred on the previous 0.34ha plots. In the same radius, whenever present, the following microhabitats were recorded

cavity, missing bark (surface 10x10cm), bark pocket, broken stem, broken fork, crack (width 1-5cm), sap drop, ivy, >20% of dead crown and sporophores of saproxylic fungi– and their density was estimated. In addition, we measured the amount of downed woody debris larger than 2.5 cm in diameter on three 50m-long transects, following the Line Intersect Sampling (LIS) method (Woodall & Williams, 2005). All types (snags and logs) of deadwood were classified into one of two decay stages based on a "knife test" and remaining bark cover: (i) "Fresh": bark is present, or at least partially present, and usually firmly attached; the knife tip penetrates < 1/3 of the diameter, the wood is hard; (ii) "Decayed": moderately to strongly decayed wood, form is still apparent but soft or partly destroyed wood appears, the knife tip penetrates > 1/3 the diameter. These measurements were conducted in autumn 2009, just after beetle sampling.

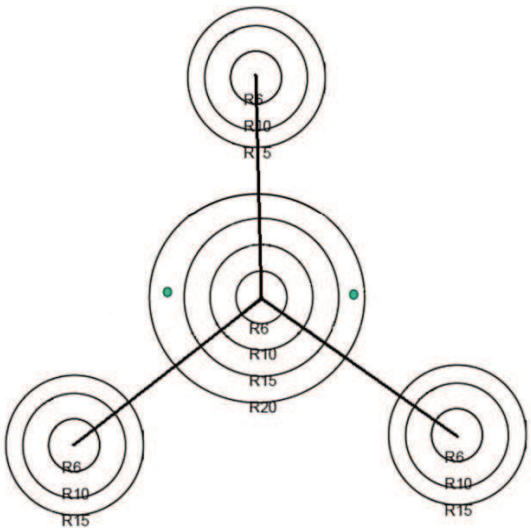


Figure 2: *Plot design for dendrometric measurements. Four subplots of different radii were set up: one 20m-radius central subplot (R20) and three circular 15m-radius satellite subplots. In each subplot, living trees, snags and stumps were measured In addition, the amount of downed woody debris larger than 2.5 cm in diameter was surveyed along three 50m-long transects.*

Beetle sampling and identification

We sampled beetles using the multidirectional PolytrapTM (EIP, Toulouse, France; Brustel 2004), a cross-vane window flight trap with a cumulative panel area of 1m2 (Bouget et al., 2009). The traps were placed at a height of about 1 m. Each window

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

trap consisted of two perpendicular intercepting transparent plastic panes (40 cm – 60 cm), with a funnel leading into a 1L container below the panes. In the containers, a mixture of salt water and detergent was used for insect preservation. Two traps were located approximately 30 m apart in each sample stand, for a total number of 62. The traps were emptied 4 times during the sampling period (9 April to 30 July, 2009). All saproxylic beetles were identified to the highest possible taxonomic level (Appendix A). Species were defined as rare taxa according to a patrimoniality index assigned in Bouget et al. (2010).

Data analysis

We first analysed the influence of stand age on stand characteristics using Wilcoxon tests for continuous variables and quasi-Poisson generalized linear models (GLM) for count data stand variables (R software v. 2.10.1, R Development Core Team, 2007). We considered the following continuous response variables among stand features: basal area of living trees (basal Area) (m2.ha-1), total deadwood volume (DWT) (m3.ha-1), total log volume (DWL) (m3.ha-1), total snag volume (DWS) (m3.ha-1), total volume of fresh deadwood ("Fresh") (m3.ha-1), and total volume of decayed deadwood ("Decayed") (m3.ha-1). Count variables were: density of large living trees per hectare (DBH> 70cm) (TGB), density of large microhabitat-bearing trees (DBH> 70cm) (TGBmicro) per hectare, and the ratio deadwood volume/(deadwood volume + living tree volume) (RATIO). More specifically, concerning the density of microhabitats per hectare, we tested the density of cavities (with or without mould), sporophores of saproxylic fungi (sporophores), dead large canopy branches (deadwood in the canopy above 20% and branches / broken tops with a diameter larger than 20 cm) and sap droppings. Tukey tests were used for pair-wise comparison of these factors.

Second, we used a generalized linear model with a Poisson error distribution to analyse the influence of stand age on species richness and a negative binomial error distribution (glm.nb function in the MASS library) to analyse the influence of stand age on species abundance. We considered the total abundance and the total species

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

richness of saproxylic beetles or rare species as response variables. Finally, we tested the effect of each environmental variable, after the covariate "age", on the abundance and richness of saproxylic beetles. Since none of these additional variables significantly improved the "age" model AICc, results were not included in this article.

We used rarefaction methods (software "EstimateS v.7" Colwell, 1994-2004) to analyze the accumulation rate of species. Appropriate standardization to compare species richness between stand age classes may consider the number of sampling units or individuals (Heilmann-Clausen & Christensen, 2004). Because the mean volume and surface area of living tree varied significantly among age classes in our study, we chose the number of traps as units to have a sufficient number of points. This means that, because there were two polytraps per plot (stand), the sampling design is marginally pseudo-replicated.

We performed a Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP) to examine variation in assemblage structure related to the explanatory variables. In addition to a traditional unconstrained ordination (principal coordinates analysis), this technique allowed us to perform a constrained ordination with reference to a specific a priori hypothesis - in our case, that there was no difference among traps. We carried out an inertia partitioning with the "capscale" function from the vegan R-library, which provided us with the total inertia as well as the inertia explained by each variable (Anderson & Willis, 2003). We tested the hypothesis of diverging composition of saproxylic beetle assemblages between stand age classes by running Permanova (Anderson & Willis, 2003) with the Bray-Curtis similarity index on 4999 permutations. Species assemblage data were square-rooted to reduce the importance of extremely abundant species in the analysis. Pair-wise tests were performed to determine whether there were differences in the composition of beetle assemblages between stand ages. We applied this non-parametric permutation procedure to rank similarity matrices underlying sample ordinations. The test compares between- and within-group distances. Singletons were excluded from the analysis. In addition, we used the Sørensen dissimilarity index (βsor) to compare the dissimilarity between age classes. This measure incorporates both true spatial turnover ((βsim) and nestedness processes (βnes) (i.e. the species from samples with lower species richness are

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

subsets of the species found in richer samples, reflecting a non-random process of species loss). Distance matrices were computed with the 'beta-pairwise.R' functions (Baselga, 2010).

To identify species positively associated with a stand age or a combination of stand age, we used the point-biserial group-equalized phi coefficient (Pearson correlation) as described by De Caceres and Legendre (2009). The MULTIPATT procedure was used in the Indicspecies package (De Caceres et al., 2010) of R version 2.12.1. Correlation coefficients produced by this analysis take into account the absences outside the target group and these absences contribute in increasing the power of the associations as well as presences in stands of that group. This makes the analysis more context dependent than indicator value indices (IndVal index, Dufrêne and Legendre, (1997)) for the determination of species-habitat associations (De Caceres & Legendre, 2009). We excluded singleton and doubleton species.

Results

A total of 9308 specimens corresponding to 236 species were recorded. This included 450 rare individuals belonging to 29 rare species. The most abundant species were: Xyleborus dispar (Scolytidae) (12% of the catches), Xylosandrus germanus (Scolytidae) (12%) and Isoriphis melasoides (Eucnemidae) (5%).

Age effects on stand characteristics

Firstly, we observed that there were no significant differences between 180/200-year-old stands and 200/220-year-old stands in terms of forest characteristics (Table 1).

Secondly, only a few significant differences appeared between 160/180-year-old stands and 180/200 or 200/220-year-old stands. Actually, there were no differences among these age classes regarding mean basal area, deadwood volume and deadwood/living tree volume ratio. However, 160/180-year-old stands had a statistically fewer large trees and microhabitat-bearing large trees than the 180/200 and 200/220-year-old stands (Table 1). More specifically, the density of dead large canopy branches per hectare increased in 180/200-year-old stands compared with 160/180-year-old stands, though the density of cavities, sporophores and sap

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

droppings did not differ between age classes (Table 1). Finally, the 300-year-old stands were totally different for some forest characteristics. Indeed, mean basal area tended to be significantly higher in 300-year-old stands than in younger stands (Table 1).

Table 1: *Stand features (mean ± SD). Letters in rows indicate differences at p<0.05 level in Wilcoxon tests for continuous stand characteristics and using quasi-Poisson generalized linear models for count data stand variables.*

	160/180-year-old plots		180/200-year-old plots		200/220-year-old plots		300-year-old plots	
Variables	Mean (± S.D.)		Mean (± S.D.)		Mean (± S.D.)		Mean (± S.D.)	
Basal area	36.02 (± 5.15)	a	33.52 (± 3.29)	a	35.64 (± 4.88)	a	47.77 (± 8.12)	b
DWT	16.2 (± 8.66)	a	14.48 (± 5.86)	a	16.20 (± 7.73)	a	32.88 (± 9)	b
DWL	8.59 (± 8.64)	a	7.26 (± 4.81)	a	9.33 (± 6.29)	a	24.67 (± 6.91)	b
DWS	2.18 (± 3.74)	a	0.69 (± 1.66)	a	1.12 (± 3.21)	a	0.48 (± 0.83)	a
Fresh	7.31 (± 4.62)	ab	6.52 (± 2.13)	a	5.70 (± 2.84)	a	17.68 (± 11.12)	b
Decayed	8.89 (± 5.60)	a	7.96 (± 4.68)	a	10.49 (± 6.80)	a	15.20 (± 2.34)	a
Ratio	0.30 (± 0.09)	a	0.3 (± 0.09)	a	0.30 (± 0.10)	a	0.41 (± 0.05)	a
TGBmicro	1.11 (± 1.96)	a	4.43 (± 2.37)	b	4.75 (± 3.91)	b	16.67 (± 4.51)	c
TGB	8.56 (± 8.23)	a	19.71 (± 15.55)	b	22.33 (± 9.29)	b	44.33 (± 9.71)	c
Cavity	2.89 (± 2.67)	a	4.57 (± 1.4)	a	4.50 (± 2.65)	a	17 (± 2.65)	b
Sporophores	0.67 (± 1.41)	a	0.43 (± 0.53)	a	0.25 (± 0.62)	a	1.33 (± 0.58)	a
Dead branches	1.56 (± 2.40)	a	4.57 (± 2.3)	b	2.17 (± 1.99)	ab	12 (± 8.544)	c
Sap droppings	0.22 (± 0.44)	a	0.43 (± 0.79)	a	0.42 (± 0.67)	a	0.33 (± 0.58)	a

Mean log and total deadwood volumes were significantly higher in the 300-year-old stands than in all the other age classes, whereas mean snag volume and the ratio deadwood volume/(deadwood volume + living tree volume) did not significantly differ. The proportion of fresh deadwood differed significantly only between 180/220-year-old stands and 300-year-old stands. The same pattern was found for variable RATIO. Globally, the number of large trees (DBH>45cm) both with and without microhabitats (respectively 16.4 trees/ha and 40.4 trees/ha) was significantly higher in the old forest than in the younger stands. In addition, the density of sporophores

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

and sap droppings, the density of dead large canopy branches and the number of cavities (empty or mould-filled) increased in the 300-year-old stands (Table 1).

Stand age effect on biodiversity

The stand age has a significant effect on the mean richness of all saproxylic beetle species. The 300-year-old stands had a significantly higher mean species richness (79 species) than the 3 younger age classes (respectively 60, 55 and 63 species). Species richness was lower in the 180/200-year-old stands than in the 200/220-year-old stands (Figure 3), with the lowest richness measured in the 180/200-year-old stands (55 species on average, Figure 3). No significant difference was observed between age classes in terms of total abundance and abundance of rare species.

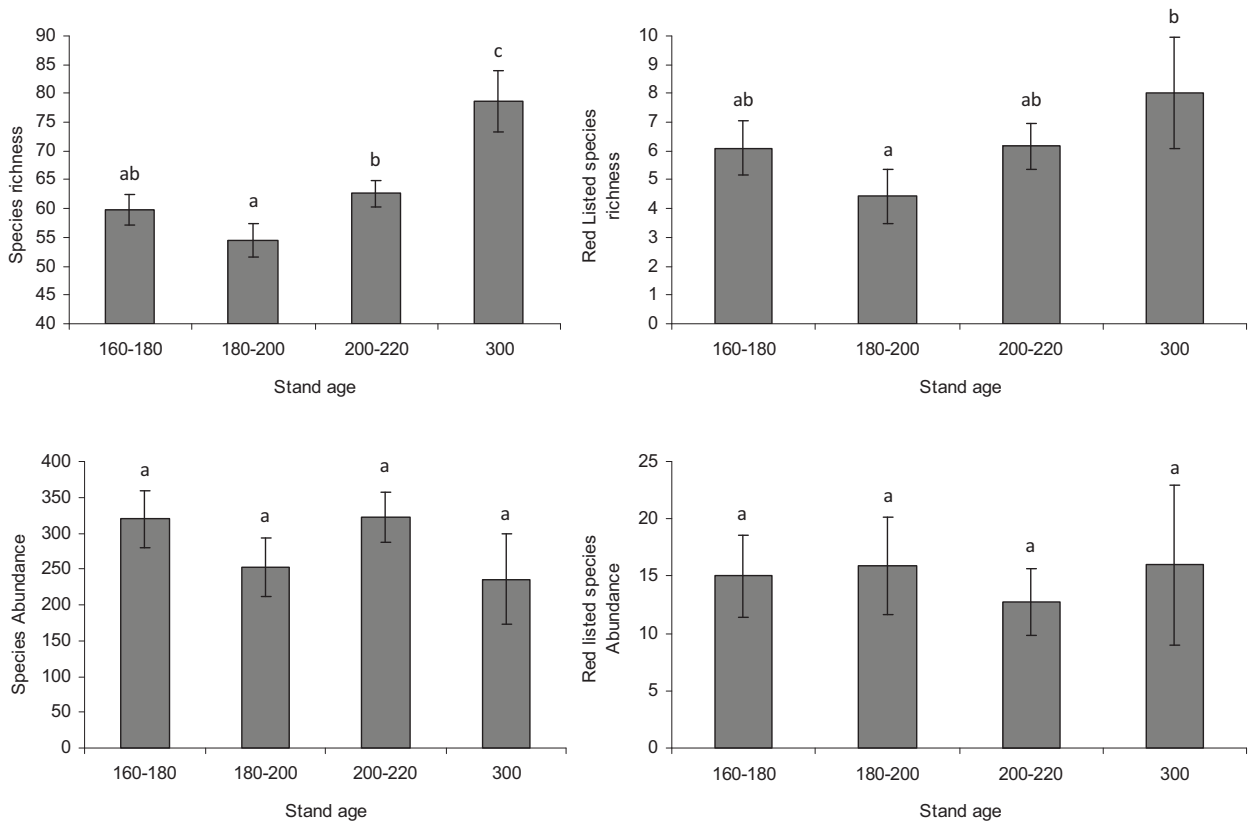


Figure 3: *Estimated species number or abundance of saproxylic beetles or red-listed saproxylic species per plot per age class derived from generalized linear models. Error bars are standard errors. Different letters indicate significantly different levels among age classes.*

Rarefaction curves suggest significant contrasts in cumulative species richness among the four age classes (Figure 4). The highest and lowest saproxylic species

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

richness were respectively found in the 300-year-old and the 180/200-year-old stands, whereas the 160/180 and 200/220-year-old stands were intermediate. Only the 300-year-old age class was significantly different from the others in respect to the confidence limits intervals at the point of comparison.

The mean number of rare species was significantly lower in the 180/200-year-old stands (4.4 species) than in 300-year-old stands (8 species) (Figure 3). We found similar results for cumulative richness using rarefaction curves (Figure 4).

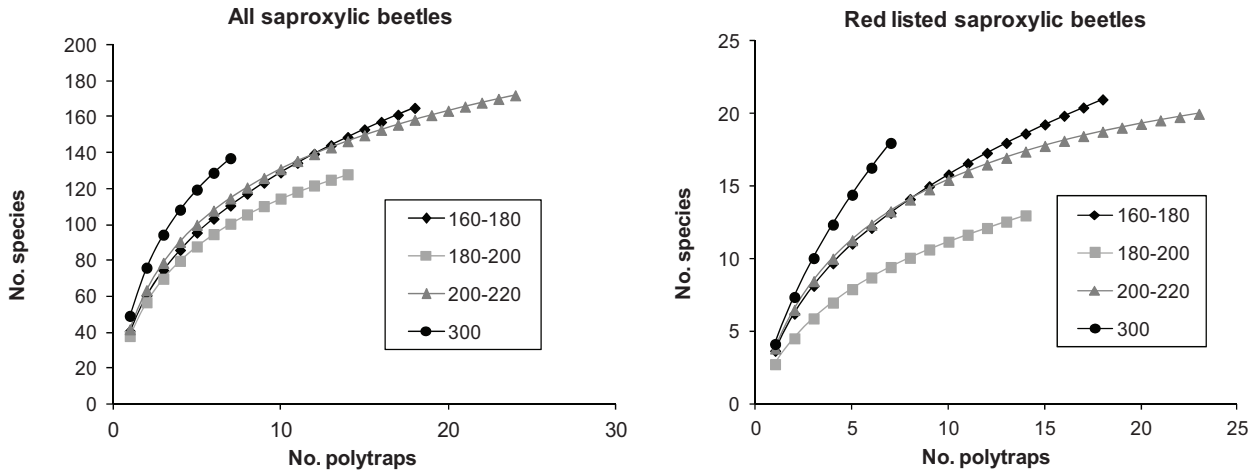


Figure 4: *Rarefied cumulative beetle species richness in the four age classes. (a) all species, (b) red-listed species only.*

From the CAP, the studied factors (i.e. stand characteristics such as age, basal area, deadwood volumes, number of large trees with or without microhabitats, and the deadwood/living tree ratio) explained 60 % of the total inertia in beetle data. The "stand age" factor provided the highest contribution to the variance in saproxylic beetles assemblages (25%, Table 2). The density of cavities and the number of large microhabitat-bearing trees explained 13% and 12% of the constrained inertia respectively (Table 2).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Table 2: *Effect of stand features on saproxylic beetle assemblages (Canonical Analysis of Principal Coordinates).*

	Total inertia	p	% constraint inertia
Stand Age	1.06	0.005	24.94
Cavity	0.54	0.005	12.66
TGBmicro	0.51	0.01	12.10
Dead branches	0.40	0.02	9.43
TGB	0.33	0.083	7.87
Sap droppings	0.31	0.2	7.30
Ratio	0.30	0.14	7.14
Basal area	0.29	0.14	6.91
DWT	0.27	0.34	6.35
Decayed	0.26	0.31	6.17
DWL	0.25	0.48	5.83
Sporophore	0.24	0.49	5.71
Fresh	0.23	0.55	5.39
DWS	0.13	1	3.10
Residuals	3.20		

PERMANOVA showed a significant age effect on species composition. Post-hoc tests showed that assemblages in 160/180-year-old stands were statistically different from 180/200-year-old stands. Moreover, assemblage composition significantly differed between old (300 years) and younger stands (Table 3). The assemblage composition of rare species was also significantly affected by age, the 160/180 and 300-year-old stands being significantly contrasted (Table 3). The Sørensen dissimilarity between age classes was around 45% for all species combined, and 60% for rare species only. The nestedness component of dissimilarity was quite low – much lower than spatial turnover, which was the dominant underlying pattern in the community divergence between the different age classes (Table 4).

Table 3: *Age effect on species composition of saproxylic beetle assemblages. Only significant differences are displayed (PERMANOVA).*

		Df	MeanSqs	F.Model	R2	Pr(>F)	Comparisons	p
Saproxylic beetles	Stand Age	3	0.176	1.68	0.152	<0,001***	160/180 ≠ 180/200	<0,001***
	Residuals	27	0.105		0.848		160/180 ≠ 300	<0,001***
							180/200 ≠ 300	0.041*
Red-listed species	Stand Age	3	0.355	1.60	0.146	0.0488*	160/180 ≠ 300	0.014 *
	Residuals	27	0.222		0.854			

Table 4: *Sorensen dissimilarities between age classes, in grey for red-listed species only and in white for all saproxylic beetle species. The relative contribution of nestedness is displayed in parentheses. Reminder: Sorensen dissimilarity = spatial turnover + nestedness.*

Stand age	160/180	180/200	200/220	300
160/180		0.63 (14%)	0.61 (15%)	0.64 (12%)
180/200	0.43 (6%)		0.60 (17%)	0.63 (13%)
200/220	0.44 (5%)	0.43 (6%)		0.62 (7%)
300	0.46 (9%)	0.44 (11%)	0.43 (7%)	

The species-habitat associations analysis revealed that 1 specie was associated to 180/200-year-old stands and that 8 species were associated to 300-year-old stands. Moreover the analysis showed that 2 species (Salpingus ruficollis and Pediacus depressus) were associated with the combination 160/180 + 180/200 + 200/220 year-old stands. In the same way, 1 species was associated with the two oldest stands (200/220 + 300 year-old stands) (Table 5).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Table 5: *Beetle species significantly associated (P<0.05) with a particular stand age or with a combination of stand age. The Phi coefficient is the point-biserial group-equalized phi coefficient (Pearson correlation; see De Caceres and Legendre 2009 for details) which is an estimate of the strength of an association. *p<0.05. **p<0.01.***p<0.001*

Stand Age	Family	Taxa	Phi coefficient	p.value	
180/200	Cantharidae	Malthinus flaveolus	0.665	0.023	*
300	Scraptiidae	Anaspis thoracica	0.822	0.003	**
	Eucnemidae	Hylis olexai	0.808	0.004	**
	Silvanidae	Uleiota planatus	0.750	0.005	**
	Trogossitidae	Nemozoma elongatum	0.709	0.019	*
	Eucnemidae	Microrhagus pygmaeus	0.690	0.009	**
	Scarabaeidae	Valgus hemipterus	0.667	0.029	*
	Laemophloeidae	Laemophloeus kraussi	0.665	0.016	*
	Cerambycidae	Anoplodera sexguttata	0.640	0.040	*
200/220 + 300	Melyridae	Dasytes aeratus	0.707	0.012	*
160/180 + 180/200 + 200/220	Salpingidae	Salpingus ruficollis	0.881	0.02	*
	Cucujidae	Pediacus depressus	0.841	0.05	*
160/180 + 180/200 + 300	Elateridae	Stenagostus rhombeus	0.844	0.033	*
	Curculionidae	Scolytus intricatus	0.767	0.048	*
180/200 + 200/220 + 300	Anobiidae	Hemicoelus nitidus	0.774	0.028	*
	Melandryidae	Orchesia undulata	0.764	0.020	*

Discussion

To our knowledge, this study is the first to deal with an age gradient in temperate oak forests. To date, most studies on the ecological effects of forest ageing have been conducted in Scandinavia by comparing different successional stages of coniferous forests, e.g. young, clearcut, mature, overmature and old growth forests (Gibb et al., 2006; Martikainen et al., 2000; Similä et al., 2002; Stenbacka et al., 2010). Forest age per se seems to be a key parameter for several taxa including birds, lichens, and molluscs (Moning & Müller, 2009); this is true in particular for saproxylic insect species and some red-listed or declining species associated to oldest stages (Martikainen et al., 2000; Stenbacka et al., 2010). In our study, the total saproxylic beetle richness was highest in 300-year-old stands and rare species richness was higher in 300-year-old than in 180/200-year-old stands. Moreover, although these are not rare species, almost all the indicator species were found in 300-year-old stands. These old forests significantly differ from young forests in

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

species composition and stand structure. The structural complexity resulting from ageing plays an important role in sustaining biodiversity and forest ecosystem functions (Lindenmayer & Franklin, 2002). However, no correlation between beetle biodiversity and forest characteristics was clearly demonstrated in our study. Forest age effect may consequently be interpreted as the combination of different joint effects influencing biodiversity, including structural features such as tree size, microhabitat density, deadwood volumes and management history. We showed that both the basal area and the density of large diameter trees increased with stand age which is consistent with Fan et al. (2003) and Nascimbene et al. (2009). Although tree growth obviously relates to site productivity, large diameters are usually associated with older trees . In many studies, large-diameter trees are an important forest component. Often absent in managed forests, they are a source of large snags and logs, and microhabitats used by many animals (Franklin et al., 2002). Ranius and Jansson (2000) found higher saproxylic beetle species richness in stands with large, free-standing trees. In Sweden, Palm (1959) showed that large oaks sustain the most diverse beetle fauna associated with old trees.

In addition, the density of large microhabitat-bearing trees was significantly higher in overmature stands than in younger ones in our study. More specifically, the density of dead large canopy branches and cavities increased in 300-year-old stands, but also in 180/200-year-old stands for dead large canopy branches. Our results were consistent with Larsson (2001) and Humphrey (2005), who stated that old forests are characterized by higher proportions of large, old trees, multiple age-classes and high volumes of fallen and standing dead wood. The available literature supports a strong correlation between microhabitat density and tree diameter only in old stands (Michel & Winter, 2009; Vuidot et al., 2010), but not in managed or recently unmanaged stands (Winter & Möller, 2008). These factors are especially important for saproxylic organisms (see Winter and Möller (2008) for microhabitats in general and Bouget et al. (2011) for canopy deadwood). Microhabitats, such as broken crowns and stem cavities, are mainly associated with decreasing tree vitality (Franklin et al., 2002; Jonsell et al., 1999). In Sweden, many threatened forest species have very specific substrate requirements and depend largely on the diversity

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

of microhabitats provided by old trees, logs and snags (Berg et al., 1994; Jonsson et al., 2005)

Finally, we recorded higher volumes of logs and total deadwood in the older stands (300 years). We assumed the reduced saproxylic beetle abundance and richness and the distinct assemblage composition in younger forests compared with the 300-year-old stands to be partly due to the limited amount of dead wood and to different habitat/microclimatic conditions. Indeed, number of saproxylic beetle species depends partly on the amount and diversity of deadwood (Lassauce et al., 2011; Müller et al., 2008). Saproxylic beetle species are known to be adapted to particular deadwood substrates, to deadwood spatial organisation (Schiegg, 2000) and to the continuity of dead wood availability over time (Ranius et al., 2008; Siitonen & Saaristo, 2000; Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer, 2003). The low dispersal ability of some saproxylic species is assumed to be one reason for their endangered status (Ranius & Hedin, 2001; Schiegg, 2000).

Research perspectives and implications for conservation and forest management

Our study reveals fewer structural features and lower levels of saproxylic biodiversity in younger stands. The 160/180-year-old stands had a lower density of large trees (with or without microhabitats) and 180/200-year-old stands had the lowest levels of saproxylic beetle diversity. Nevertheless, the youngest premature stands (160/180 years old) were not the least species-rich. Conversely, the 300-year-old stands had greater species richness than the younger stands for all species combined as well as for rare species only. Moreover, they had higher levels of structural attributes that are potentially favorable to saproxylic biodiversity. However, due to the absence of 220-300-year-old stands, our sampling design suffers from a large age gap that remains to be investigated to specify both the dynamics of oak forests and the response of biodiversity to habitat change during this time lapse.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

In high forest, age is one of the parameters which can be most easily controlled by forest management. Our study deals only with the premature to overmature phases of the forest cycle, but we can extrapolate from our results the potential consequences of a decrease in rotation length (i.e. a harvesting in the premature stands) and an increase in rotation length aiming at preserving biodiversity (i.e. preserving overmature stands). Indeed our results suggest that a decrease in rotation length may reduce the density of large diameter trees and microhabitats as well as species diversity.

The current trend to intensify forest production partly relies on shortening rotation lengths and subsequently, mean stand age, the density of large microhabitat-bearing trees and the quantity/diversity of deadwood will likely be reduced. In order to compensate for the negative effects of shortened rotation lengths, forest management solutions may be found in a combination of integrated and conservation-oriented forest management practices. Integrated forest management aims at preserving biodiversity and includes practices that retain microhabitat-rich tree types (Michel & Winter, 2009; Vuidot et al., 2010; Winter & Möller, 2008) such as large diameter snags (see Bouget et al., in press), large logs, old decadent trees, and tree species such as oak and beech, and increase rotation lengths (Curtis, 1997; Franklin et al., 2002; Vuidot et al., 2010). Ranius and Jansson (2000) indicated that managing areas in order to maintain old oaks may help preserve red-listed saproxylic beetle fauna.

In addition, extended rotations have also been proposed as a method of preserving species associated with late successional stages (Curtis, 1997). But very few papers really associate the level of biodiversity to an age gradient (Holien, 1998). This study is one of the first to indirectly assess the effects of such measures on saproxylic biodiversity in the temperate biome. Temporarily setting aside overmature stands (i.e. creation of ageing islands) in French high forests may be used as a management tool for biodiversity conservation and restoration (Ericsson et al., 2005). In addition, ageing islands are partly analogous to other international concepts which preserve small forest areas, with the exception that ageing islands are only set-aside

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

temporarily rather than permanently. For example, Woodland Key Habitats (WKHs) or Green Tree Retention (GTR) patches practiced in Fennoscandia (Timonen et al., 2011) have been shown to significantly favour biodiversity and habitats. Indeed, Jonsson et al. (2005) showed that GTR patches generally have higher deadwood volumes than managed forest stands and, overall, contain many old-growth features (e.g. large old trees, microhabitats) which help maintain biodiversity (Jönsson & Jonsson, 2007). Djupström et al. (2008) showed that the WKHs provide high-quality habitats and high saproxylic beetle species richness. Even individual retention trees are important for saproxylic biodiversity (Kaila et al., 1997).

Finally, conservation-oriented forest management recommends establishing a denser network of strict forest reserves, which can act as a refuge and source areas for logging-sensitive taxonomic groups (Moning & Müller, 2009). At the landscape scale, small permanent or temporary set-asides may be able to supplement the existing network of larger forest reserves and increase the availability and connectivity of potential habitats for several taxa, including saproxylic beetles.

In conclusion, the 300-year-old overmature stands clearly have a higher conservation value than the ordinary mature and premature stands. However, a better understanding of the explanatory factors for saproxylic biodiversity is therefore required to improve conservation targets in high forests which are being primarily managed for wood production. Silvicultural practices preserving natural-like structural features for biodiversity conservation should be promoted in production-oriented forest management.

Acknowledgements

We thank Carl Moliard and Catherine Mann for their technical assistance. We are indebt to Hilaire Martin for his helpful assistance and for good laughs during the field time in the Troncais forest. We are also grateful to Benoit Nusillard, Thierry Noblecourt, Olivier Rose and Jacques Chassain for their help with species identification and lab work, and Victoria Moore for checking the English language. This work was funded by the French Environment and Energy Management Agency and the Cemagref.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

References

Anderson MJ, Willis TJ (2003) Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. Ecology 84 (2):511-525

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecol Biogeogr 19 (1):134-143

Berg A, Ehnstrom B, Gustafsson L, Hallingback T, Jonsell M, Weslien J (1994) Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: Distribution and habitat associations. Conserv Biol 8 (3):718-731

Bergès L, Dupouey J-L, Franc A (2000) Long-term changes in wood density and radial growth of Quercus petraeain northern France since the middle of the nineteenth century. Trees - Structure and Function 14 (7):398-408.

Bouget C, Brin A, Brustel H (2011) Exploring the "last biotic frontier": Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? For Ecol Manage 261 (2):211-220

Bouget C, Brustel H, Brin A, Valladares L (2009) Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: The effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. Agric For Entomol 11 (2):143-152

Bouget C, Nusillard B, Pineau X, Ricou C (2011) Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interests of oak snags. Insect Conservation and Diversity

Brustel H 'Polytrap ™ ' a window flight trap for saproxylic beetles. In: Proceedings of the 3rd Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Petrovskis & Ko, Riga, 2004. Latvijas entomologs. pp 128 – 129

EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. (1994-2004).

Curtis RO (1997) The Role of Extended Rotations. In: Creating a Forest for the 21st Century, Island. Kohm, K.A. and J.F. Franklin (eds.) edn. Press, Washington, D.C. , pp p 165 – 170

De Caceres, M. & Legendre, P. (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology, 90, 3566-3574.

De Caceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010) Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos, 119, 1674-1684.

Djupström LB, Weslien J, Schroeder LM (2008) Dead wood and saproxylic beetles in set-aside and non set-aside forests in a boreal region. For Ecol Manage 255 (8-9):3340-3350

Dodelin B (2006) Ecology of the saproxylic beetles in mountain forests of the northern French Alps. Annales de la Société Entomologique de France 42 (2):231-243

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. Ecol Monogr 67 (3):345-366

Ericsson TS, Berglund H, Östlund L (2005) History and forest biodiversity of woodland key habitats in south boreal Sweden. Biol Conserv 122 (2):289-303

Fan ZF, Shifley SR, Spetich MA, Thompson FR, Larsen DR (2003) Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. Canadian Journal of Forest Research 33 (8):1481-1494.

Franklin JF, Spies TA, Van Pelt R, Carey AB, Thornburgh DA, Berg DR, Lindenmayer DB, Harmon ME, Keeton WS, Shaw DC, Bible K, Chen JQ (2002) Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. For Ecol Manage 155 (1-3):399-423

Gibb H, Hjältén J, P. Ball J, Atlegrim O, Pettersson RB, Hilszczanski J, Johansson T, Danell K (2006) Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: A study using experimental logs for monitoring assemblages. Ecography 29 (2):191-204

Grove SJ (2002) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of Forests. Annu Rev Ecol Syst 33 (1):1-23

Hannah L, Carr JL, Landerani A (1995) Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. Biodivers Conserv 4 (2):128-155

Hansen AJ, Spies TA, Swanson FJ, Ohmann JL (1991) Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. Bioscience 41 (6):382-392

Heilmann-Clausen J, Christensen M (2004) Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. For Ecol Manage 201 (1):105-117

Heliovaara K, Vaisanen R (1984) Effect of modern forestry on northwestern European forest invertebrates: a synthesis. Acta Forestalia Fennica (189):32pp.

Holien H (1998) Lichens in spruce forest stands of different successional stages in central Norway with emphasis on diversity and old growth species. Nova Hedwigia 66 (3-4):283-324

Humphrey JW (2005) Benefits to biodiversity from developing old-growth conditions in British upland spruce plantations: A review and recommendations. Forestry 78 (1):33-53

Inventaire Forestier National (IFN) (2010) La forêt française (www.ifn.fr).

Johansson P, Rydin H, Thor G (2007) Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. Ecoscience 14 (1):81-91

Jonsell M, Nordlander G, Jonsson M (1999) Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. J Insect Conserv 3 (2):145-161

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Jonsson BG, Kruys N, Ranius T (2005) Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. Silva Fenn 39 (2):289-309

Jönsson MT, Jonsson BG (2007) Assessing coarse woody debris in Swedish woodland key habitats: Implications for conservation and management. For Ecol Manage 242 (2-3):363-373

Kaila L, Martikainen P, Punttila P (1997) Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. Biodivers Conserv 6 (1):1-18

Larsson TB (2001) Biodiversity evaluation tools for European forests. Ecological Bulletins 50:1-237

Lassauce A, Paillet Y, Jactel H, Bouget C (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecol Indicators 11, 1027-1039

Lindenmayer DB, Franklin JF (2002) Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach.

Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, Kaila L, Rauh J (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. Biol Conserv 94 (2):199-209

Michel AK, Winter S (2009) Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. For Ecol Manage 257 (6):1453-1464

Ministère De L'agriculture Et De La Pêche (2006) Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises (Indicators for the sustainable management of French forests). 2005 edn., MAP, Paris, http://www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/IDG2005_en-2.pdf

Moning C, Müller J (2009) Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (Fagus sylvatica L.) dominated forests. Ecol Indicators 9 (5):922-932

Müller J, Bubler H, Kneib T (2008) Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. J Insect Conserv 12 (2):107-124

Nascimbene J, Marini L, Motta R, Nimis P (2009) Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. Biodivers Conserv 18 (6):1509-1522

Niemela J (1997) Invertebrates and boreal forest management. Conserv Biol 11 (3):601-610

Office National des Forêts (ONF) (2009) Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques. Instruction nationale INS-09-T-71.

Palm T (1959) Die Holz- und Rindenkäfer der süd- und mittelschwedischen Laubbäume. Opuscula Entomologica Supplement 16:pp. 1-374

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Penttilä R, Siitonen J, Kuusinen M (2004) Polypore diversity in managed and old-growth boreal Picea abies forests in southern Finland. Biol Conserv 117 (3):271-283

R Development Core Team (2007) R: A Language and Environment for Statistical Computing. . R foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria

Ranius T, Eliasson P, Johansson P (2008) Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. Biodivers Conserv 17 (10):2371-2381

Ranius T, Hedin J (2001) The dispersal rate of a beetle, Osmoderma eremita, living in tree hollows. Oecologia 126 (3):363-370

Ranius T, Jansson N (2000) The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. Biol Conserv 95 (1):85-94

Schiegg K (2000) Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. Ecoscience 7 (3):290-298

Siitonen J, Saaristo L (2000) Habitat requirements and conservation of Pytho kolwensis, a beetle species of old-growth boreal forest. Biol Conserv 94 (2):211-220

Sillett SC, Van Pelt R, Koch GW, Ambrose AR, Carroll AL, Antoine ME, Mifsud BM (2010) Increasing wood production through old age in tall trees. For Ecol Manage 259 (5):976-994

Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. For Ecol Manage 174 (1-3):365-381

Similä M, Kouki J, Mönkkönen M, Sippola A-L (2002) Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. Ecography 25 (1):42-52

Stenbacka F, Hjältén J, Hilszczanski J, Dynesius M (2010) Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. Ecol Appl 20 (8):2310-2321

Sverdrup-Thygeson A, Lindenmayer DB (2003) Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: The importance of the landscape matrix. For Ecol Manage 174 (1-3):353-363

Timonen J, Gustafsson L, Kotiaho JS, Mönkkönen M (2011) Hotspots in cold climate: Conservation value of woodland key habitats in boreal forests. Biol Conserv 144 (8):2061-2067

Ulyshen, M.D. (2011) Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. Forest Ecology and Management, 261, 1479-1489.

Vodka S, Konvicka M, Cizek L (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. J Insect Conserv:1-10

Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F (2010) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. Biol Conserv 144 (1):441-450

Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. For Ecol Manage 255 (3-4):1251-1261

Woodall C, Williams MS (2005) Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program. General Technical Report - North Central Research Station, USDA Forest Service (NC-256):iii + 47 pp.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. En résumé

Cette première étude, pour ce qui est de la biodiversité en coléoptères saproxyliques et de la densité de microhabitats, d'un gradient d'âge au sein d'une forêt tempérée de chêne a montré :

- **Des modifications de la structure des peuplements avec le vieillissement**. Augmentation du nombre de très gros arbres, dont ceux avec des microhabitats (cavités, bois mort dans le houppier). Dans les parcelles matures (>300 ans), les différents volumes de bois mort ont été trouvés en quantité nettement plus importante que dans les parcelles pré-matures.

- **Une augmentation significative de la richesse spécifique en coléoptères saproxyliques le long du gradient d'âge**. Les parcelles de plus de 300 ans ayant un nombre plus élevé d'espèces rares que les autres stades pré-matures.

- **Des assemblages en coléoptères saproxyliques distincts entre les classes d'âge**, principalement entre les parcelles de 160 ans et celles de plus de 300 ans. Ces dernières comportant de nombreuses espèces indicatrices.

En conclusion, l'âge, qui peut être un paramètre facilement contrôlable par les gestionnaires forestier, permet, lorsqu'il a dépassé le seuil d'exploitabilité, d'obtenir une complexité structurelle potentiellement favorable aux coléoptères saproxyliques.

Ainsi, la conservation des îlots de vieillissement (comme les parcelles de plus de 300 ans) peut jouer un rôle crucial dans la préservation de la biodiversité saproxylique. A l'inverse, mes résultats suggèrent également que la diminution de la durée de rotation peut réduire les volumes de bois mort, la densité des arbres de gros diamètre et des microhabitats, et donc de façon indirecte la diversité des espèces saproxyliques.

Chapitre 7 :
« Discussion générale »

L'objectif général de cette thèse était de caractériser la réponse des communautés de coléoptères saproxyliques aux changements de pratiques sylvicoles, en particulier ceux liés à l'augmentation des prélèvements dans le contexte global de la valorisation du bois énergie comme énergie renouvelable. Les différentes pratiques sylvicoles traduisent différentes méthodes d'augmentation de la récolte incluant la récolte des rémanents, la diminution des rotations et l'exploitation de zones jusque-là abandonnées. Plus particulièrement, nous sommes intéressé à l'effet de l'augmentation des prélèvements de bois (correspondant à la disponibilité en ressource pour la biodiversité) sur la structure des communautés saproxyliques et les caractéristiques biologiques des espèces les constituant (Brin 2008 ; Jonsell et al. 2007b). Si cette thèse nous a permis d'aborder l'effet potentiel des pratiques sylvicoles sur les communautés de coléoptères saproxyliques, elle permet également de mieux comprendre le rôle de la diversité et du volume de bois mort sur les communautés, ainsi que l'élaboration ciblée de mesures de conservation.

Dans cette étude, nous avons considéré l'intensité de la gestion forestière comme un filtre qui peut favoriser ou éliminer les espèces capables d'atteindre physiquement la communauté, ou qui ne peuvent persister au sein de la communauté, car elles ne possèdent pas les « bonnes » combinaisons de traits de vie.

Ce travail constitue la première approche de ce type dans le contexte des forêts tempérées françaises, et permet de confronter les résultats avec ceux des études existantes, notamment en Scandinavie.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Ainsi, nous avons étudié :

· la magnitude et la significativité de la corrélation existante entre la richesse totale en coléoptères et champignons saproxyliques et les différents volumes de bois mort au niveau local (chapitre 2, (Lassauce et al. 2011))

· les variations d'abondance et de richesse des espèces de coléoptères saproxyliques en fonction des caractéristiques des rémanents d'exploitation (diamètre, essence et stade de décomposition, Chapitre 4 (« Emergence »)) (réponse de la diversité fonctionnelle également),

· les variations d'abondance et de richesse des espèces de coléoptères saproxyliques entre taillis jeunes et taillis vieillis (chapitre 5) (réponse de la diversité fonctionnelle également),

· les variations de la richesse et l'abondance en coléoptères saproxyliques en fonction de l'âge des peuplements de futaie et la présence de microhabitats (chapitre 6).

Ces résultats nous ont permis d'identifier des facteurs sur lesquels il est possible d'intervenir afin de favoriser la biodiversité saproxylique dans le cadre d'une gestion forestière durable. L'objectif de ce chapitre est de faire le bilan des résultats acquis en élargissant autant que possible le débat à l'ensemble de la sylviculture française. Dans une optique appliquée, ce travail fournit une base de réflexion pour la mise en place d'outils d'aide à la décision, destinés aux décideurs et gestionnaires forestiers et visant au maintien d'un certain volume et d'une diversité du bois mort en forêt. Nous visons ainsi à optimiser la gestion durable des forêts au travers d'une meilleure prise en compte des mesures de conservation de la biodiversité.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

I. Principaux résultats

1. Volume de bois mort et biodiversité

Dans les pays Scandinaves, les effets de la gestion forestière sur le bois mort et la biodiversité associée ont été largement étudiés. Les pratiques sylvicoles actuelles ont comme conséquence directe une diminution du nombre d'espèces associées aux bois morts. Ce constat a permis une meilleure prise en compte du bois mort dans la gestion forestière (Grove 2002a ; Siitonen 2001). Aujourd'hui, 20 à 40 % des taxons saproxyliques seraient menacés en Europe (Berg et al. 1994 ; Bouget 2007 ; Köhler 2000 ; Speight 1989) sans doute parce que (i) le volume actuel de bois mort dans les peuplements gérés représente seulement 2 à 30 % de celui présent dans des forêts naturelles (Fridman et Walheim 2000) ; et (ii) certains types de bois mort cruciaux pour la biodiversité sont particulièrement déficitaires (par exemple pour la France : chandelles (2,7 ± 0,2 m^3/ha) et gros bois mort (2,4 ± 0,5 m^3/ha, diamètre supérieur à 35 cm) (Inventaire Forestier National (IFN) 2010).

1.1. Le volume de bois mort : un indicateur fiable ?

Dans le Chapitre 2, nous avons analysé la relation entre la richesse en coléoptères et champignons saproxyliques et différents volumes de bois mort (total; chadelles, billons ou souches; frais ou décomposé) en forêts tempérée et boréale. Cette étude pose la question de la pertinence de l'indicateur "volume de bois mort", notamment en milieu tempéré. En effet, le bois mort (en particulier son volume) est intégré dans de nombreux critères de gestion durable forestière: le critère 4 des indicateurs de gestion forestière durable ((Inventaire Forestier National (IFN) 2010); par la MCPFE (MCPFE 2003) ; ou encore dans les processus de certification : Forest Stewardship Council (FSC) et Programme for the Endorsement of Forest Certification (PEFC)).

Nous avons démontré que la corrélation qui existe entre les différents volumes locaux de bois mort et la richesse totale en espèces saproxyliques est positive (Martikainen et al. 2000 ; Muller et Bussler 2008 ; Similä et al. 2002a), mais relativement faible (Lassauce et al. 2011). Cela suggère que la biodiversité saproxylique locale n'est pas totalement influencée par la quantité de substrat

localement disponible, mais que d'autres facteurs clefs jouent un rôle important dans les relations ressources-espèces.

Plusieurs autres facteurs non pris en compte, pouvant bruiter la corrélation, ont été proposés :

- les interactions biotiques entre espèces affectant la succession et la distribution des espèces
- la présence sur les parcelles étudiées d'arbres vivants porteurs de microhabitats
- d'autres descripteurs caractérisant la diversité en bois mort : le nombre d'essences, de stades de décomposition, de diamètres.
- le bois mort disponible à l'échelle du paysage, déterminant le pool d'espèces régional présent.

Certains auteurs comme Økland et al. (1996), Similä et al. (2003), Stokland et al. (2004) et Brin et al. (2009) émettent l'hypothèse que l'élément le plus déterminant n'est uniquement le volume ou la densité de bois mort mais aussi sa diversité. Notre étude sur les types de bois mort ne permet pas de confirmer cette hypothèse, mais montre néanmoins qu'aucun type de bois mort pris séparément ne se différencie significativement des autres et que tous ont montré un niveau de corrélation relativement semblable à celui du volume de bois mort total.

Les résultats de cette étude mettent également en évidence que le volume de bois mort constitue un bien meilleur indicateur de biodiversité saproxylique en forêt boréale qu'en forêt tempérée (Lassauce et al. 2011). Les différences entre ces forêts en termes de fragmentation, de passé sylvicole et d'essences forestières considérées peuvent expliquer cette divergence. Ainsi, l'indicateur « volume de bois mort » semble être relativement robuste et pertinent pour des espaces homogènes, alors que la fragmentation des forêts tempérées peut constituer un facteur limitant son utilisation. En effet, les coléoptères et les mycètes saproxyliques sont dépendants de la structure paysagère environnante (Edman et al. 2004 ; Gibb et al. 2006 ; Laaksonen et al. 2008 ; Økland et al. 1996 ; Penttila et al. 2006). Par exemple, (Gibb et al. 2006) montrent que la disponibilité en habitat à des échelles de 1 à 10 km est susceptible de jouer un rôle déterminant dans la survie de nombreuses espèces saproxyliques au sein des forêts fragmentées. Ainsi, avant même le volume de bois

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

mort, la continuité spatiale et temporelle semblent être deux éléments tout à fait déterminants dans la conservation de la biodiversité saproxylique (Jonsell et Nordlander 2002 ; Ranius 2002), car ils déterminent la dynamique de certaines espèces bien plus que la disponibilité en ressource locale.

Plus globalement, cette méta-analyse (Lassauce et al. 2011) a constitué une première étude permettant de quantifier et de tester la force de la corrélation entre la richesse en biodiversité saproxylique et différents volumes de bois mort à grande échelle (20 études et 9 jeux de données non publiés dans 8 pays). Malgré les nombreux points faibles de la technique évoqués dans le chapitre 2, nous pouvons tout de même conclure que l'utilisation du volume de bois mort n'est probablement pas la variable explicative la plus pertinente pour la richesse en coléoptères saproxyliques notamment dans les forêts tempérées. Cependant une augmentation du volume de bois mort est bénéfique pour la biodiversité saproxylique. Ce résultat apporte un certain soutien aux critiques formulées par plusieurs auteurs sur la pertinence du volume de bois mort comme indicateur de biodiversité saproxylique (Failing et Gregory 2003 ; Noss 1990), notamment à cause des biais méthodologiques dans sa mesure (Hamza et al. 2007).

1.2. Volume de bois mort versus richesse spécifique : quelle est la forme de la relation ?

Prédire les réponses des espèces à la perte d'habitat est un défi important pour les biologistes de la conservation, car c'est l'une des principales raisons de la disparition locale d'espèces et, finalement, de l'extinction d'espèces (Bütler et al. 2004). Des études empiriques ont démontré au travers de modèles l'existence de seuils écologiques à l'échelle du paysage sur la proportion d'habitats nécessaires à différentes espèces (Fahrig 2001 ; Jansson et Angelstam 1999).

La complexité des interactions trophiques entre espèces et bois mort se traduit notamment par un manque de lignes directrices concernant la gestion du bois mort à grande échelle (par exemple nationale). Cela rend également difficile la définition claire d'une valeur seuil de volume de bois mort permettant la conservation des

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

coléoptères saproxyliques mais aussi d'autres taxons comme les champignons, les oiseaux ou les lichens (Moning et Müller 2009).

L'une des limites les plus importantes de la méta-analyse (chapitre 2) est le fait que la forme de la relation entre richesse spécifique et le volume de bois mort ait été considérée comme linéaire. Or, de nombreux auteurs comme Brin et al. (2009), Martikainen et al. (2000) et Ranius et Jonsson (2007) tendent à observer une relation non linéaire entre le volume de bois mort et la richesse en espèces (par exemple, log-log, curvilinéaire, ou encore polynomiale). Actuellement, aucune étude n'a permis de démontrer la validité d'une fonction par rapport à une autre. Ranius et Jonsson (2007), comme Müller et Bütler (2010) estiment que la forme de la courbe serait sigmoïdale, cependant le degré de spécialisation des espèces aux différents types de bois mort, ainsi que leur dynamique de colonisation - extinction laisse penser que cela est impossible, et donc qu'il n'existe pas de seuil.

Le volume de bois mort s'avère déjà être intégré dans les suivis forestiers et les processus de certification (FSC – PEFC – MCPFE - IFN), mais en terme de gestion forestière, il semble nécessaire de mieux définir des valeurs cibles (par exemple de volume de bois mort) (Müller et Bütler 2010). Si la relation entre le volume de bois mort et la richesse des espèces s'avérait sigmoïdale, cette valeur cible pourrait être supérieure ou égale à la valeur seuil. L'effet de conservation de la biodiversité sera alors effectif lorsque la valeur cible dépassera la valeur du seuil défini. D'après Ranius (communication personnelle), même si la relation est linéaire ou curvi-linéaire, il sera sûrement possible de formuler des objectifs, mais qui devront être basés sur d'autres critères que ces valeurs seuils.

Suite à cet article (chapitre 2) et en collaboration avec d'autres pays (Suisse: Lachat T., Suède : Ranius T.), il est envisagé de compiler un grand nombre de données à l'échelle de l'Europe, pour tenter de déterminer la forme de la relation existant entre la densité de l'habitat et la richesse des espèces, et voir si cette relation est la même au sein des forêts tempérées et boréales. Une attention particulière sera portée à la contextualisation des relations trouvées, mais aussi à la magnitude de la corrélation

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

plutôt qu'à sa significativité. Cette collaboration vise in fine à la recommandation d'un ou plurieurs seuils de bois mort nécessaire à la conservation de la biodiversité.

2. Diversité de bois mort : des éléments importants pour la conservation de la biodiversité ?

2.1. Effet du diamètre des bois morts sur les assemblages saproxyliques

D'après les résultats de notre étude (Chapitre 4), et de ceux des projets RESINE et REGIX, nous pouvons conclure que la richesse spécifique ou cumulée, ainsi que l'abondance en coléoptères saproxyliques ou en mycètes ne semblent pas répondre de façon significative au seul facteur « diamètre ». Il s'avère en effet que le diamètre ait un effet moindre sur les coléoptères saproxyliques (Hedin et al. 2008) et sur les mycètes (Jonsell et al. 2007b ; Nordén et al. 2004b), que d'autres facteurs comme le stade de décomposition ou l'essence.

Nous avons montré que les plus petits diamètres (classe 5) étaient moins riches en coléoptères saproxyliques que le diamètre supérieur (classe 10) (ou encore au diamètre M (moyen bois) et G (gros bois) au sein du projet RESINE) (Brin et al. 2011 ; Jonsell 2008). Pour ce qui est des mycètes, principalement des basidiomycètes, aucune différence n'a pu être observée. De la même manière, Nordén et al. (2004b) montre que les fins et les gros débris ligneux étaient similaires en nombre d'espèces pour les Ascomycètes alors que pour les Basidiomycètes, un plus grand nombre a été trouvé sur les gros débris.

La tendance inverse a été observée sur le chêne, à Rambouillet ou en forêt de Chaux. Néanmoins, même si ces résultats sont à interpréter avec prudence en raison du faible échantillonnage, ils corroborent les contradictions que l'on peut trouver au sein de la littérature (Jonsell 2008 ; Schiegg 2001 ; Wu et al. 2008). Ces résultats contrastés peuvent être expliqués par des différences d'échantillonnage. Il semble en effet que les résultats varient selon l'essence, les seuils de diamètre considérés, mais aussi selon l'unité de mesure utilisée pour la densité d'espèces (richesse spécifique des coléoptères ou des champignons par m^3, par m^2 ou par pièce de bois), ou encore en fonction des techniques de capture (écorçage, nasse à émergence) (Brin et al. 2011 ; Jonsell 2008).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

En raison de la préférence écologique de nombreux coléoptères saproxyliques pour les pièces de bois mort de gros diamètre (Kruys et al. 1999 ; Ranius et Jansson 2000 ; Siitonen et Saaristo 2000), il est souvent conclu que le diamètre de la pièce de bois mort est positivement corrélé avec l'occurrence de nombreuses espèces (Jonsell et al. 1998 ; Ranius et Jansson 2000). En Suède, Dahlberg et Stokland (2004) (dans Berglund et Aström 2007) montrent par exemple que plus de 50% des espèces dépendantes du bois mort sont présentes sur des branches mortes de 20 cm de diamètre et qu'environ 15% sont confinées aux bois mort d'un diamètre de plus de 40 cm. De la même manière sur le pin maritime, A. Brin a pu montrer dans sa thèse que ce sont les classes de diamètre « intermédiaires » (10 à 15 cm) qui présentent la richesse spécifique la plus élevée. Ces résultats corroborent ceux obtenus par d'autres auteurs pour qui les diamètres « intermédiaires » sont les plus riches (Kappes et Topp 2004 ; Schiegg 2001) ou abritent de plus fortes densités d'individus de certaines espèces (Lindhe et al. 2005).

Il convient cependant de ne pas surinterpréter ces résultats dans le sens d'une moindre importance des petites branches pour la biodiversité. En effet, Jonsell (2008) rappelle que les fins diamètres abritent moins d'espèces que les diamètres plus gros, mais que 32 % des espèces de coléoptères saproxyliques leur sont positivement associés. Selon plusieurs auteurs, les pièces de grandes dimensions (e.g. débris ligneux grossiers) constituent des habitats critiques pour certaines espèces de coléoptères rares ou sur liste rouge (Jonsell et al. 1998 ; Langor et al. 2008 ; Schiegg 2001). De la même manière, de nombreuses espèces rares ont été échantillonnées dans les billons de petit diamètre (Brin et al. 2011 ; Gedminas et al. 2007 ; Jonsell et al. 2007a), même si leur densité était parfois moindre par rapport aux gros diamètres (Brin et al. 2011). Gedminas et al. (2007) ont observé 10 espèces rares dans des branches de chêne de 2 à 7 cm, Jonsell et al. (2007a) ont quant à eux trouvé 22 espèces rares sur des branches mortes de 1 à 15 cm (pour 4 essences : chêne, tremble, bouleau et épicéa). Peu d'espèces rares ont été récoltées au cours de notre étude. A l'inverse, dans le cadre du projet RESINE, il a été montré que les petits (< 5cm) et très petits diamètres (< 3cm) de chêne sont aussi importants pour les populations d'espèces rares que les plus grosses pièces. L'hypothèse selon laquelle les espèces trouvées dans les petits diamètres se retrouvent au sein des

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

gros diamètres a donc été partiellement invalidée, montrant ainsi l'importance du maintien du petit bois en forêt.

En termes d'assemblages, notre étude (chapitre 4) montre que le diamètre influence significativement la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques (plus particulièrement pour les xylophages secondaires) et de mycètes, comme cela a également été démontré par Jonsell et al. (2007a) et Bässler et al. (2010). Dans notre étude, 14 % des espèces étaient spécifiques aux petits diamètres (classe 5) et 11 % aux diamètres supérieurs (classe 10) (singletons écartés), et aucune n'a été considérée comme indicatrice. Les résultats d'A. Brin (Brin 2008), et du projet RESINE diffèrent légèrement de ceux obtenus ici. En effet, Brin et al. (2011) pour le pin et le chêne (pour des diamètres seuils légèrement différents de ceux de cette étude) ont constaté une nette distinction en termes de composition d'assemblage pour le chêne entre les bois supérieurs à 5 cm et ceux d'un diamètre inférieur. A l'inverse aucune tendance similaire ne s'est produite autour du diamètre d'une valeur de 10 cm qui sert pourtant souvent de distinction entre les fins (FWD) et les gros diamètres (CWD) dans la littérature. D'autre part, Brin (2008) a montré que sur 15 espèces observées uniquement dans les pièces de petits diamètres, 3 ont été identifiées comme indicatrices. Le diagramme de Venn associé à cette étude montre que 13 % des espèces sont inféodées aux petits diamètres. Par ailleurs, parmi ces espèces, *Epurea marseuli* et *Orthocis alni* ont été observées par Schroeder et al. (2006) sous l'écorce de chandelles dont le diamètre était compris entre 18 et 60 cm. Tous ces résultats confirment le fait qu'une partie des espèces saproxyliques utilisent spécifiquement ces fins diamètres (Kappes et Topp 2004 ; Kruys et Jonsson 1999 ; Nittérus et al. 2004 ; Nordén et al. 2004b ; Schiegg 2001) et qu'il y a ainsi une complémentarité plutôt qu'un emboîtement des communautés entre petits et gros diamètres.

Brin et al. (2011) avancent plusieurs arguments biologiques explicatifs de l'influence du diamètre sur la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques. En parallèle de l'augmentation du diamètre, de nombreux paramètres sont modifiés : l'hétérogénéité du substrat avec la présence de certains microhabitats, la stabilité microclimatique, la présence de mycètes, la durée de vie de la pièce de bois mort

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

avec une modification de la durée de dégradation, la quantité de ressources disponibles par pièce, l'épaisseur de l'écorce et la composition du bois.

Nous n'avons pas montré de différence significative de richesse en mycètes lignicoles pour les diamètres considérés (chapitre 4). Cependant il semble que le nombre d'individus soit plus important au sein des grosses pièces de bois mort (Bader et al. 1995), ce qui pourrait entraîner alors une augmentation de la richesse en coléoptères saproxyliques mycétophages (Grove 2002a ; Hottola et al. 2009 ; Kruys et Jonsson 1999 ; Nordén et Paltto 2001). Cette théorie reste à vérifier car, d'après Bässler et al. (2010), les fins diamètres présentent un ratio surface/volume plus important et fourniraient davantage de microhabitats favorables aux mycètes lignicoles que les débris ligneux grossiers.

La quantité de ressources disponibles par pièce de bois mort peut également constituer un facteur limitant pour les espèces de coléoptères de grande taille, comme pour de nombreux Cerambycidae (Esaki 1996) ou pour certains prédateurs, tels qu'Ampedus spp. (Leseigneur 1972), dont le développement est conditionné par la présence de proies en quantité suffisante. Cette relation peut expliquer l'abondance et la richesse supérieure des prédateurs dans la classe 10 par rapport à la classe 5 observée au cours de notre étude. Ainsi, les grosses pièces de bois s'avèrent indispensables au développement des grosses espèces de coléoptères (Siitonen et Saaristo 2000). L'étude de Brin et al. (2011) corrobore cette hypothèse pour le chêne et le pin, en montrant que la moyenne corporelle des coléoptères saproxyliques augmente avec le diamètre du bois mort. De même, Hespenheide (1976) montre que la taille corporelle moyenne des espèces d'*Agrilus* (Buprestidae) est corrélée au diamètre des branches mortes.

Enfin, la vitesse de décomposition d'une branche est corrélée négativement à son diamètre ce qui crée des habitats longévifs avec un microclimat plus stable favorisant alors de nombreuses espèces (Palm 1959) et une dynamique de succession plus complexe.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

2.2. Des valeurs conservatoires distinctes et complémentaires selon les essences forestières.

Cette première étude en France (chapitre 4) sur 4 essences potentiellement soumises à la pression de récolte permet d'observer un fort effet de l'essence en interaction avec le diamètre ou le stade de décomposition. En effet, l'essence s'avère être un facteur contraignant pour la biodiversité notamment à cause des caractéristiques biochimiques et physiques - comme la dureté (Ås 1993) - qui varient avec l'essence, notamment entre feuillus et résineux,

Actuellement les associations entre coléoptères saproxyliques et espèces d'arbres sont bien documentées dans les pays Scandinaves (Jonsell et al. 2007b ; Nittérus et al. 2004). Beaucoup d'espèces de coléoptères saproxyliques et de champignons lignicoles montrent un certain degré de spécificité pour une essence donnée (Boddy 2001 ; Jonsell et al. 2004 ; Jonsell et al. 1998). A l'inverse les espèces strictement spécialistes, dites monophages (se nourissant uniquement sur une seule espèce d'arbre), sont plutôt rares (Jonsell et al. 2007b ; Nittérus et al. 2004) par rapport aux espèces polyphages (Boddy 2001). Il est estimé que 20 % des saproxyliques scandinaves sont inféodés à une essence, et seulement 13 % des coléoptères saproxyliques allemands sont inféodés à un genre botanique, 8 % vivant sur feuillus (Köhler 2000).

Dans notre étude (chapitre 4), deux grandes tendances ont été dégagées : (i) un nombre d'individus et d'espèces plus grand dans les rémanents de feuillus (notamment de chêne) que de résineux ; (ii) un effet significatif de l'essence sur la composition spécifique, avec une dissimilarité d'assemblages maximale entre feuillus et résineux.

La grande majorité des études réalisées sur les rémanents d'exploitation a été menée dans des contextes boréal à boréo-némoral. Néanmoins, ces études montrent que davantage d'espèces de coléoptères saproxyliques, y compris les espèces rares, sont capturées dans les rémanents de feuillus par rapport aux résineux (Jonsell et al. 2007a ; Jonsell et al. 2007b), ce qui confirme nos résultats. D'une manière générale,

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

les communautés de coléoptères saproxyliques dans les résineux ou les feuillus sont clairement distinctes: en Allemagne Köhler (2000) montre que 67 % des coléoptères saproxyliques sont liés aux feuillus, contre seulement 23 % aux résineux. En comparaison, ces chiffres sont ramenés à, respectivement, 62% et 5 %, soit 33 % d'espèces communes pour notre étude.

Nous n'avons pas pu tester la différence entre résineux et feuillus pour les mycètes, mais tout laisse à penser que, comme dans les pays scandinaves, une grande majorité de champignons saproxyliques (environ 60 %) se rencontrent sur des feuillus et qu'une proportion moindre (environ 30 %) est spécifique aux résineux, les autres se développant aussi bien sur feuillus que résineux (Dahlberg et Stokland 2004 (dans Berglund et Aström 2007). Cette majorité de champignons au sein des pièces de bois mort feuillues ainsi que l'existence d'une corrélation positive entre la présence de champignons saproxyliques et la présence d'espèces de coléoptères saproxyliques (Grove 2002a ; Hottola et al. 2009 ; Nordén et Paltto 2001), pourrait permettre d'expliquer en partie la richesse accrue en coléoptères saproxyliques trouvée dans les rémanents feuillus.

La comparaison entre les rémanents pour les diverses essence a révélé que les rémanents de chêne sessile ou pédonculé ainsi que de charme étaient plus riches que ceux du hêtre ou de l'épicéa (chapitre 4). La composition des assemblages entre chêne-charme et hêtre était dissemblable tout comme hêtre-épicéa, en accord avec Kappes et Topp (2004). Ces résultats montrent que les assemblages des différentes essences ne sont pas emboîtés. En termes d'abondance, richesse spécifique et richesse cumulée, le chêne domine largement les autres essences. De la même manière, les mycètes sont plus nombreux et diversifiés sur le chêne que sur le charme. Ces résultats sont confirmés par d'autres études effectuées dans des contextes variés (Hedin et al. 2008 ; Jonsell et al. 2007a ; Nordén et al. 2004a).

Enfin, la dissemblance entre les essences est particulièrement importante pour les xylophages secondaires, qui sont connus pour être associés plus étroitement à une espèce ou à un genre d'arbre que les autres guildes (Dajoz 2000).

L'essence et le stade de décomposition combinés expliquent le mieux la richesse en coléoptères saproxyliques et influencent grandement la composition des assemblages. La dureté des différentes essences (bois dur (exemple : chêne,

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

charme), tendre (exemple : épicéa) ou intermédiaire (exemple : hêtre) influe sur la vitesse de décomposition du bois (Ås 1993). Cela, corrélé à une modification des caractéristiques physiques, chimiques, et biologiques du bois mort (Hammond et al. 2001 ; Jacobs et al. 2007a), modifie les communautés de coléoptères saproxyliques. D'autre part, Jonsell et al. (1998) indiquent que les espèces en début de succession (stades frais) sont davantage liées à une essence que dans les étapes ultérieures de la décomposition, en raison de la présence de champignons saproxyliques (Kaila et al. 1994), qui en retour semble être un paramètre plus important que l'essence dans les stades décomposés. La spécificité d'hôte est plus forte pour les espèces du bois mort frais car les particularités chimiques du bois s'atténuent au cours de la décomposition.

2.3. L'importance de laisser vieillir du bois mort et de conserver tous les stades de décomposition

Notre étude sur les rémanents (chapitre 4) a mis en évidence que la décomposition des bois influence grandement la composition des assemblages de coléoptères saproxyliques et des mycètes. Ce résultat est totalement corroboré par la littérature. Le processus de décomposition d'une pièce de bois entraîne une succession d'espèces, aussi bien pour les champignons que pour les coléoptères saproxyliques (Hammond et al. 2001 ; Jacobs et al. 2007a). Dans une large mesure, ces changements sont dus à l'action des champignons et des invertébrés (Renvall 1995). Ainsi, les modifications de qualité du débris ligneux et la succession de champignons présents sur la pièce de bois (surtout sporocarpes) influencent la structure des assemblages de coléoptères saproxyliques (Siitonen 2001). Après la mort d'un arbre, la décomposition prend plusieurs décennies, période durant laquelle il y a une succession d'espèces saproxyliques (Esseen et al. 1997). Les travaux sur les coléoptères saproxyliques au Canada ont montré un clair changement faunistique avec la décomposition du bois. Ces changements sont très rapides, notamment durant les deux premières années suivant la mort de la pièce de bois (Hammond et al. 2001 ; Jacobs et al. 2007a ; Vanderwel et al. 2006).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Les bois âgés de 1 à 2 ans se sont avérés moins riches (richesse spécifique, richesse cumulée et abondance) en coléoptéres saproxyliques que les bois issus d'une coupe datant d'il y a 5 ans (Chapitre 4). De la même manière en Scandinavie, Jonsell et al. (2007a) montrent que pour les coléoptères saproxyliques des rémanents d'exploitation, la densité d'espèces est considérablement plus élevée dans les bois laissés sur parcelle depuis 3-5 ans qui sont alors décomposés, que dans les bois récemment coupés (bois frais de moins d'un an).
Le bois fraîchement coupé possède une plus faible diversité de microhabitats que les débris ligneux plus anciens (Siitonen 2001). Néanmoins, ces jeunes bois morts frais fournissent de plus grandes quantités de nutriments grâce au phloème et à l'aubier, constituant une ressource riche ((Harmon et al. 1986)). Ainsi les différents stades de décomposition sont associés à des diversités en coléoptères saproxyliques différentes mais complémentaires, et présentent chacun un pool d'espèces caractéristique :

- Dans notre étude, le vieillissement des bois entraîne une diminution de la proportion en espèces et individus xylophages secondaires, et une tendance inverse pour les saproxylophages. En effet, une faune composée de xylophages et de scolytes, qui exige du phloème frais ou de l'aubier pour compléter leur développement, peut coloniser le bois mort frais en grand nombre (Hammond et al. 2004 ; Saint-Germain et al. 2007 ; Vanderwel et al. 2006).

- A l'inverse, la proportion de prédateurs augmente dans les classes de décomposition plus avancées (Hammond et al. 2004 ; Vanderwel et al. 2006) qui hébergent une diversité de microhabitats croissante, en partie grâce à l'action des champignons saproxyliques (Siitonen 2001). Les prédateurs sont principalement des généralistes répondant de façon significative à une grande diversité de ressources, ce qui est le cas dans les bois morts décomposés (Langor et al. 2008).

- Un certain nombre de coléoptères saproxyliques sont spécialistes de différentes structures fongiques tels que les organes de fructification, les hyphes et les spores (Ehnström 2001) ou dépendent de différentes espèces fongiques (Wheeler

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

et Blackwell 1994), et se retrouvent donc de manière préférentielle dans des stades de décomposition avancée.

- Une majorité d'espèces rares ou menacées se trouvent dans les bois en état de décomposition avancée (11 espèces rares ont été trouvées dans les bois âgés de 5 ans contre seulement 6 dans les bois âgés de 1 an). Ces résultats sont confirmés par les études scandinaves (Ehnström 2001 ; Jonsell et al. 2007b ; Siitonen 2001 ; Siitonen et Martikainen 1994).

3. La densité des vieux peuplements, des vieux et gros arbres

3.1. Exploitation de zones abandonnées

Dans le chapitre 5, nous avons mis en évidence que les taillis abandonnés depuis le milieu du XXe siècle présentent une structure et des bois morts nettement plus diversifiés que dans les taillis arrivés à l'âge de coupe (20 ans). Les phénomènes naturels de sénescence lors du vieillissement du taillis avec une fermeture du peuplement, une mortalité des essences pionnières, l'exclusion de tiges au niveau de la cépée, entraînent une augmentation des volumes de bois mort et des microhabitats dans les taillis abandonnés (Harmon et al. 1986 ; Lee et al. 1997 ; Sturtevant et al. 1996). L'augmentation de la longueur des rotations favorise la création de microhabitats sur les troncs (Larrieu et al. 2011). En conséquence, et en relation avec ces structures, une augmentation de la richesse en coléoptères saproxyliques a été mise en évidence (chapitre 5). L'un des effets les plus marquants semble l'augmentation du nombre d'espèces rares au sein des taillis vieillis, même si ce n'est qu'une tendance. Les taillis matures abritent moins de coléoptères saproxyliques car ils présentent moins d'arbres de large diamètre avec des microhabitats (Vuidot et al. 2010), et une moindre diversité en bois mort que leurs équivalents âgés. Or, la diversité de bois mort est un élément structurant des communautés saproxyliques (Chapitres 2 et 4) et un cortège faunistique plus ou moins spécifique est associé à chaque type de pièces (Bouget et al. 2011b ; Jonsell et al. 2007a ; Ulyshen et Hanula 2009). Ainsi plus la diversité en bois mort augmente plus la richesse spécifique augmente (Brin et al. 2009).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

L'étude présentée en chapitre 5 ("Taillis Vieillis") soulève donc de nombreuses question. C'est en effet la première de ce type en France et elle ne possède à notre connaissance pas d'équivalent dans les autres pays.

D'après l'IFN[6], une forte surface de taillis entre 30 et 60 ans (659 769 000 de m^3 soit 61% du taillis en France) et même des taillis ayant bien plus que 60 ans composent le paysage forestier français (200 449 000 de m^3). Par conséquent, la question de l'évolution de ces taillis en termes de structure et donc de la biodiversité après les 60 ans étudiés ici se pose. Des études complémentaires sur des taillis couvrant une gamme de vieillissement plus importante que celle considérée dans cette thèse sont donc nécessaires. A l'heure de la mise en place de la trame de vieux bois dans la trame forestière « îlots de vieux bois » (IVB) ((Office National des Forêts (ONF) 2005,2009b), ces résultats nous amènent à nous demander si ces zones oubliées par la gestion forestière ne devraient pas être intégrées dès maintenant aux réseaux de parcelles mises en réserve au sein du territoire en raison de leur potentiel écologique, qui est effectif pour les stades les plus âgés, mais très certainement potentiel si le vieillissement continue, au moins pour les coléoptères saproxyliques.

Malgré l'engouement pour le bois énergie et le possible retour en exploitation de ces peuplements, ne vaudrait-il pas mieux développer des zones spécifiques à la haute production, comme les taillis à courte rotation ou très courte rotation sur d'anciennes zones agricoles pour fournir l'industrie, plutôt que d'utiliser ces vieux peuplements ? Il s'agirait donc de sectoriser plus fortement la gestion forestière en séparant clairement les zones de conservation des zones de production.

[6] IFN -ADEME : Volume par classe d'âge du taillis: http://www.boisenergie.ifn.fr/taillis.php?page=vol

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

3.2. Le raccourcissement des cycles sylvicoles

Nous avons traité l'importance des vieux et gros arbres, ainsi que l'impact d'une possible diminution de la rotation sur la biodiversité saproxylique dans futaie régulière de Tronçais (chapitre 6). Cette étude nous a permis de constater que le long d'un gradient d'âge, la structure du peuplement évolue en termes de volume de bois mort et de densité de microhabitats. Les parcelles de plus de 300 ans, mises en réserve biologique dirigée (RBD), présentent des volumes de bois mort diversifiés et des nombres de microhabitats significativement supérieurs aux autres classes d'âge de la futaie plus jeune. Ces résultats sont confirmés par Winter et Möller (2008) et Vuidot et al. (2010). Ces derniers ont montré, dans leur étude comparant des forêts exploitées et non exploitées en France, que le nombre de microhabitats par arbre augmentait avec le diamètre. Une richesse spécifique en coléoptères saproxyliques nettement supérieure a également été mesurée au sein des parcelles âgées de plus de 300 ans. Il semble en effet que l'âge d'un peuplement en tant que tel soit un paramètre clef pour plusieurs taxons, notamment les oiseaux, les lichens et les mollusques (Moning et Müller 2009) mais aussi pour les espèces d'insectes saproxyliques et certaines espèces menacées associées au stade mature et de sénescence (Martikainen et al. 2000 ; Stenbacka et al. 2010).

Néanmoins, aucun lien n'a pu être clairement identifié entre les variations d'une structure particulière et l'augmentation de richesse en coléoptères saproxyliques. Ce résultat laisse à penser que c'est une accumulation de facteurs (comme la diversité en bois mort, la diversité en microhabitats, traduite par l'âge comme facteur synthétique) qui explique au mieux les résultats observés. La complexité structurelle résultant du vieillissement joue un rôle important dans le maintien de la biodiversité (Lindenmayer et Franklin 2002).

Par conséquent, les « îlots de vieux bois », dont l'exploitation est retardée ou simplement abandonnée, semblent pouvoir jouer un rôle crucial dans la préservation de la biodiversité aussi bien localement qu'à l'échelle du paysage.

L'âge en futaie régulière est un paramètre facilement contrôlable par le gestionnaire forestier. Ainsi, Moning & Müller (2009) définissent des seuils d'âge qui vont favoriser, et maximiser la biodiversité des forêts. Bien que ces seuils soient difficiles à

mettre en place dans les forêts de production, ils indiquent qu'une diminution de la longueur de rotation peut entraîner des pertes de biodiversité.

Nos résultats portant sur les parcelles de 160 à 220 ans, sachant que la rotation actuelle sur celles-ci se situe au alentour de 200 ans, ne nous ont pas permis de dégager une tendance claire. Par conséquent, une meilleure compréhension des mécanismes et des facteurs qui influencent la biodiversité saproxylique est nécessaire pour améliorer les objectifs de conservation dans les futaies régulières destinées à la production de bois d'œuvre.

En résumé, la tendance actuelle à la diminution des cycles sylvicoles en lien avec l'augmentation de productivité de la forêt (Bergès et al. 2000) pourrait encore s'accentuer, entraînant alors une diminution des âges moyens des peuplements, une diminution de la densité de grands arbres à microhabitats, ainsi qu'une réduction de la quantité / diversité de bois mort, pouvant à terme avoir un impact sur la biodiversité. Ainsi, il apparaît important de favoriser la conservation de parcelles vieillies, car elle comporte un grand nombre de structures telles que certains vieux arbres, la présence de bois mort et de microhabitats favorables à la biodiversité.

II. Bilan sur les capacités d'augmentation des prélèvements de bois énergie

1. Perspectives économiques

En France comme dans de nombreux pays, le marché conditionne en grande partie l'offre et la demande en bois énergie. L'augmentation inévitable du prix des énergies fossiles (pétrole, gaz) dans les décennies à venir en lien avec le tarissement de la ressource, ainsi que la lutte contre le réchauffement climatique, entraînent aujourd'hui un fort engouement pour les énergies renouvelables. C'est notamment le cas pour l'utilisation de la biomasse comme source d'énergie, faute d'autres solutions acceptables sur les plans économique et environnemental.

Les ressources de la forêt française semblent aptes à supporter une récolte plus forte (CEMAGREF 2007,2009), mais cela risque d'entraîner une augmentation très

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

significative des prix et donc une variation de la demande en bois (notamment des petits bois, cible privilégiée de la récolte de bois énergie).

Il existe cependant deux entraves à la mobilisation de biomasse et donc au développement de la filière bois énergie : une entrave économique et une entrave mécanique.

- Une entrave économique

Environ les deux tiers de la forêt de production française, soit 10 Mha, appartiennent à des propriétaires privés (Inventaire Forestier National (IFN) 2010). Toutes ces propriétés sont très morcelées, dispersées et présentent pour un grand nombre d'entre elles une surface inférieure à 4 hectares. Ces peuplements forestiers sont par conséquent difficilement mobilisables dans une perspective d'augmentation des prélèvements de biomasse forestière.

A l'heure actuelle, l'exploitation de ces surfaces ne permet pas un revenu suffisant pour inciter les propriétaires à investir dans la gestion et la commercialisation régulière de leurs bois. Il est en effet estimé que le seuil de rentabilité d'une exploitation forestière se situe autour de 4 hectares (Ministère de l'Agriculture 2007). Ainsi, 20 % de la surface de forêt privée (forêts de moins de 4 hectares) se retrouve hors du marché car non rentable. Ce seuil économique peut toutefois diminuer si le prix du bois (énergie) augmente. L'exploitation durable de ces forêts privées, notamment pour les feuillus, en raison de leur importance économique, risque de devenir un élément important pour la gestion forestière dans les prochaines années en terme de conservation de la biodiversité.

- Une entrave mécanique : difficultés liées à l'extraction : exploitation-débardage-transport

De nombreuses zones forestières françaises sont encore peu exploitées faute de desserte forestière ou à cause de conditions de débardage beaucoup trop coûteuses (c'est le cas par exemple pour les massifs montagneux avec de fortes pentes). L'Inventaire Forestier National (Inventaire Forestier National (IFN) 2010) a quantifié le pourcentage de volume en fonction de différents critères techniques de mobilisation. Ainsi, 30% du volume de la forêt française est vraisemblablement non

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

récoltable (61 % en conditions faciles ; 9% en moyennement faciles ; 29 % en difficiles et 1% en très difficiles, cf encadré 3).

Ainsi, à court terme, l'augmentation annuelle de 20 Mm^3 d'ici 2020 (objectifs fixés par le Grenelle de l'Environnement) devrait se traduire par une mobilisation accrue de ressources forestières existantes, variable selon la zone géographique, la dimension des bois et les essences.

<u>Encadré 3 :</u> critères d'exploitabilité issus des indicateurs de gestion durable 2010 (IFN)

Itinéraire de débardage	Terrain	Praticable			Jamais portant ou très accidenté		
	Pente débardage / Distance de débardage	0 - 15 %	15 - 30 %	≥ 30 %	0 - 15 %	15 - 30 %	≥ 30 %
non nécessaire ou existant	200 m	Facile	Facile	Difficile	Moyenne	Moyenne	Difficile
	200 - 1 000 m	Facile	Moyenne	Difficile	Moyenne	Difficile	Difficile
	1 000 - 2 000 m	Moyenne	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile
	> 2 000 m	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile
Piste à créer	Quelconque	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile	Difficile
Inaccessible	Quelconque	Très difficile	Très difficile	Très difficile	Très difficile	Très difficile	Très difficile

Facile — Moyenne — Difficile — Très difficile

L'exploitabilité d'un peuplement est déterminée selon cinq critères relatifs aux conditions dans lesquelles les bois peuvent ou non être exploités : la distance de débardage, la présence d'itinéraires de débardage, la pente maximale de débardage, la portance du terrain et le degré d'aspérité du terrain (ces deux dernières variables sont combinées en une ligne « terrain » dans le tableau). Ces critères sont relevés directement sur le terrain et leur combinaison permet de définir quatre classes d'exploitabilité au niveau national : facile, moyenne, difficile ou très difficile.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

2. La disponibilité en bois

Des études menées aussi bien par le Cemagref, le FCBA , l'ADEME ou encore l'IFN (ADEME 2009 ; CEMAGREF 2009 ; Inventaire Forestier National (IFN) 2010) ont tenté d'évaluer le volume de bois supplémentaire potentiellement récoltable, dans un contexte de gestion durable des forêts (la récolte devant rester en deçà de l'accroissement biologique annuel). Ces études montrent qu'une partie de la ressource en bois susceptible d'être mobilisée en forêt française l'est sans porter préjudice à la productivité forestière. En effet, le capital de bois sur pied dans la forêt française s'est accru naturellement de 650 Mm^3 dans le dernier quart de siècle, soit une augmentation moyenne annuelle de 25 Mm^3 (IF n° 27, 2e semestre 2011).

Les différentes méthodes de calcul pour connaître les disponibilités supplémentaires prennent généralement en compte les contraintes d'exploitation, environnementales et économiques. Cependant, la grande variabilité des résultats montre que la technique d'estimation basée sur les données IFN semble encore fragile, notamment en raison des changements de protocoles, mais aussi d'un grand nombre de conditions encore mal connues (évolution des coûts, comportement des propriétaires privés dans le futur, etc). Par exemple, le CEMAGREF (CEMAGREF 2007) a estimé dans un premier temps que 18 Mm^3 supplémentaires par an pouvaient être mobilisés sous forme de bois énergie. La réactualisation de l'étude en 2009 (CEMAGREF 2009), utilisant les données de l'IFN basées sur le nouveau protocole de mesure et l'intégration de données non prises en compte auparavant (celles de L'Enquête Annuelle de Branche des activités Exploitations forestières et Scieries (EAB EFS)), conduit à une nouvelle estimation du volume disponible supplémentaire : 28,3 Mm^3 par an dont 12 Mm^3 par an de bois d'industrie et de bois énergie.

Ces disponibilités supplémentaires concernent pour l'essentiel les forêts de feuillus (85 %), et les forêts privées (77 %).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

3. Une conséquence certaine sur les ressources naturelles et la biodiversité

Dans cette thèse, nous avons pu voir que l'augmentation des prélèvements de bois à venir pourrait se caractériser par :

- un prélèvement accru de bois avec la récolte des menus bois (de diamètre inférieur à 7 cm) (Chapitre 4) et une intensification des prélèvements sur des surfaces déjà exploitées avec une diminution de la durée des rotations entraînant une perte des vieux et gros bois (Chapitre 5).

- des prélèvements dans des zones jusqu'alors non exploitées, comme les taillis vieillis (Chapitre 6).

Tous ces scénarii sylvicoles risquent d'avoir un impact négatif sur la biodiversité, notamment pour les coléoptères saproxyliques, sous la forme d'une réduction de leur richesse et de leur abondance.

En effet, de nombreux organismes sont tributaires du bois mort lors de leur développement.

De telles espèces sont aujourd'hui rares car leurs structures vitales sont absentes, réduites ou modifiées par la gestion sylvicole, principalement :

- le volume de bois mort ; (chapitre 2 et 4) Même s'il est toutefois important de noter, bien que les données quantitatives soient encore rares, que les niveaux de débris ligneux post-récolte peuvent égaler ou même dépasser les niveaux avant récolte (Arnosti et al. 2008), surtout lorsque les directives de récolte comprennent des dispositions en faveur de la conservation de bois mort
- la densité des vieux peuplements et des vieux et gros arbres ; (chapitre 5 et 6)
- augmentation de la fragmentation des habitats ;
- modification des conditions de sol (tassement, organo-minéralomasse), représentant un véritable enjeu dans la gestion durable (Aussenac et al. 1996).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

III. Quelles recommandations pour l'extraction des rémanents et le raccourcissement des cycles sylvicoles?

Très peu d'études en milieu tempéré établissent clairement un lien entre la récolte des menus bois, la diminution des rotations d'une part et la préservation de la fertilité des sols forestiers (non traité dans cette thèse) ou l'impact écologique sur la biodiversité d'autre part. Néanmoins, il apparaît que la permanence et la quantité de bois mort et d'arbres sénescents constituent des facteurs clefs pour la conservation des espèces saproxyliques (Speight 1989). De plus, une gestion durable des forêts pourrait influer favorablement sur ces facteurs abiotiques et permettre en partie le maintien de la biodiversité saproxylique (Figure 18).

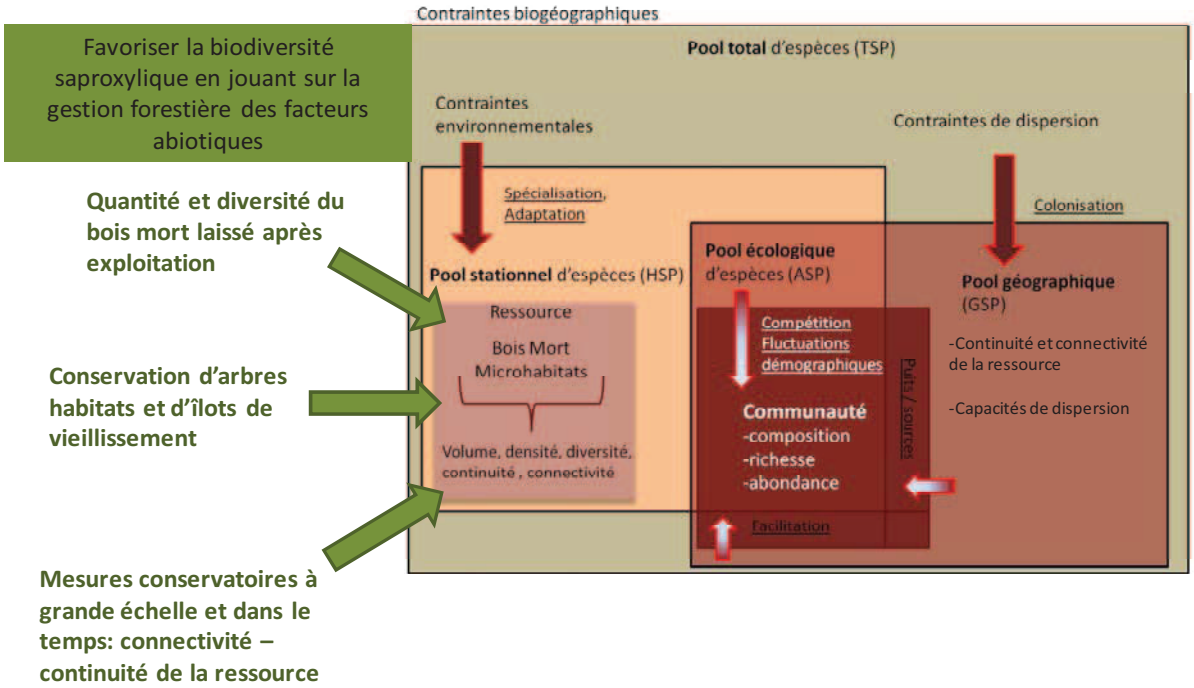


Figure 18 *: Schéma conceptuel, représentant les différentes mesures sur la gestion forestière observées tout au long de la thèse, permettant de favoriser la biodiversité.*

Cependant, ces objectifs de conservation sont parfois en opposition avec les objectifs de récolte de bois dont le bois énergie, ce qui explique pourquoi ces éléments (bois mort et arbres sénescents) sont parfois mal représentés. Un évident compromis entre économie et conservation de la biodiversité pour les gestionnaires forestiers

reste à trouver (Deuffic et Bouget 2010 ; Ranius et al. 2005). Les tendances actuelles visant à développer des systèmes sylvicoles de plus en plus dynamiques et à favoriser la filière du bois énergie rendent cette problématique plus que jamais actuelle. En effet, on peut se demander si une sylviculture plus dynamique, sans mesure de conservation, est partout compatible avec les enjeux de préservation de la biodiversité.

1. Conservation de la biodiversité et gestion forestière durable ?

1.1. Des mesures conservatoires en faveur de la biodiversité existent déjà

Malgré les lacunes persistantes sur l'autécologie de nombreuses espèces et les facteurs écologiques structurant les communautés, le présent travail permet de dégager les grands principes pour conserver les cortèges saproxyliques :

- une grande diversité en bois mort disponible,
- une quantité de bois mort (diversifié) favorable au maintien des populations
- une continuité spatiale et temporelle en bois mort (Bouget et Brustel 2010)

Malgré cela, dans le détail, il n'existe en France que très peu d'études et de recommandations précises, pour mettre en œuvre les conditions optimales de conservation.

D'une façon globale, plusieurs mesures de gestion en faveur de la conservation des cortèges saproxyliques forestiers sont actuellement mises en œuvre (Mourey et Touroult 2010 ; Office National des Forêts (ONF) 2005,2009a,b,c), notamment par l'ONF. Dans les documents et guides relatifs à l'aménagement forestier et à la gestion on peut trouver ces recommandations (e.g. Gosselin & Paillet, 2010):

- 1 arbre mort sur pied par hectare (diamètre supérieur à 35 cm)
- 1 à 2 arbres à cavités par hectare
- 1 volis ou 1 chandelle par hectare au sein des zones de chablis
- des arbres dits « remarquables », par leur dimension, âge ou autres singularités

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

- création d'îlots de vieux bois (comprenant les îlots de vieillissement et les îlots de sénescence)

- création de réserves biologiques intégrales ou dirigées

Les deux derniers points font partie de la trame "d'îlots de vieux bois" (Office National des Forêts (ONF) 2005,2009b ; Rouveyrol 2009).

1.2. Recommandation actuelles et futures vis-à-vis du développement du bois énergie

Depuis quelques années, des recommandations sur l'exploitation et la récolte des menus bois commencent à émerger, aussi bien pour le stockage du carbone, le maintien de la fertilité des sols que pour la conservation de la biodiversité. Ainsi, Cacot et al. (2005) recommandent de limiter la récolte des rémanents de petit diamètre à une ou deux fois durant la vie du peuplement suivant la fertilité de la station.

D'autre part, avec une intensification de l'exploitation forestière, de nombreuses espèces pourraient être confrontées durant une période prolongée à une faible quantité de bois mort disponible. Ainsi, pour contrer ce potentiel déficit et préserver la biodiversité, deux actions semblent nécessaires : augmenter la rétention du bois mort au sein des forêts ayant une grande valeur biologique et écologique (gestion conservatoire), et préserver du bois mort durant les opérations sylvicoles (gestion intégrée). Par exemple, le non démembrement des houppiers permettrait la rétention de différents diamètres, et une décomposition à plusieurs vitesses à partir du sol (Gosselin et Bouget 2003). D'autres solutions viseraient à augmenter artificiellement la quantité de bois mort dans les zones récemment mises en réserve (îlots de vieux bois), multiplier les zones mises en réserve, prolonger les durées de rotation dans les peuplements matures riches en bois mort, et laisser des souches hautes (ce dernier point étant encore peu testé en France) (Abrahamsson et al. 2009 ; Fossestöl et Sverdrup-Thygeson 2009 ; Lindhe et Lindelöw 2004).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

2. Quelle(s) sylviculture(s) pour répondre à la demande de bois énergie (valorisation des rémanents; développement des taillis, diminution des rotations courte révolution) ?

2.1. Quel bois mort ? Combien en faut-il en forêt ?

Pour empêcher la perte locale et régionale d'espèces (Fahrig 2001), la connaissance des seuils écologiques en terme de quantité ou de caractéristiques d'habitat nécessaire à différentes échelles écologiques est essentiel. Plus simplement, "Quelle quantité de bois mort est-elle suffisante pour préserver la biodiversité ? "

Les résultats de la méta-analyse (chapitre 2, Lassauce et al. 2011) suggèrent que toutes les pratiques sylvicoles visant à augmenter le volume de bois mort restant sur les parcelles auront un effet positif sur la biodiversité saproxylique (notamment dans les forêts boréales). Cependant, aucune réponse chiffrée ne peut être donnée avec exactitude, car la quantité de bois mort nécessaire aux espèces varie largement en fonction de nombreux facteurs biotiques et abiotiques, comme sa qualité (bois mort sur pied ou à terre, épaisseur des troncs et des branches, etc). D'autre part, étant donné que les communautés de saproxyliques varient énormément selon le peuplement (résineux et feuillus clairement distincts), les conditions pédoclimatiques, et le paysage environnant, il s'avère difficile de donner un seuil valable pour l'ensemble d'un territoire.

2.2. Valorisation des rémanents

Notre étude (Chapitre 4), sur des essences telles que le chêne, le hêtre, le charme et l'épicéa a montré que les rémanents fournissent un habitat convenable et/ou une ressource pour les coléoptères saproxyliques (Ferro et al. 2009 ; Gedminas et al. 2007 ; Jonsell et al. 2007b) ou pour les champignons (Kruys et Jonsson 1999 ; Kuffer et Senn-Irlet 2005 ; Nordén et al. 2004b).

De façon plus détaillée, à partir des résultats du chapitre 4 (relistés ci-dessous), nous pouvons formuler des recommandations pour une gestion forestière durable :

1) Les classes de diamètre des rémanents (cl5 et cl10) hébergent des assemblages différenciés.

2) Les rémanents hébergent des assemblages différents des plus grosses pièces de bois mort.

Du fait de leur complémentarité faunistique, il est impossible de substituer l'une des catégories de bois mort par une autre. Il apparaît donc important de conserver des fins et des gros diamètres, et plus globalement de conserver une diversité de diamètres dans les peuplements après exploitation.

3) Les rémanents de différentes essences montrent des assemblages différents et n'ont pas la même valeur écologique, les feuillus sont particulièrement importants.

4) Les rémanents hébergent des assemblages différents tout au de long de leur décomposition

Une faune diversifiée de coléoptères saproxyliques utilise les rémanents d'exploitation forestière tant pendant la première saison d'été qu'après quelques années de décomposition. En plus des problèmes liés à la réduction de la quantité de substrats, la faune pionnière, colonisatrice primaire des pièces de bois, encourt le risque d'être piégée dans le bois exporté. La quantité d'espèces perdues semble en effet liée au moment de l'extraction (Hedin et al. 2008).

Par conséquent, certains auteurs recommandent que les bois soient extraits des parcelles forestières après la première saison, ce qui laisserait alors le temps aux colonisateurs primaires d'émerger (Egnell et al., 2001 dans Jonsell et al. 2007a). Cependant, comme on a pu le voir dans le chapitre 4, davantage d'espèces semblent dépendantes du bois mort décomposé (donc d'avantage d'espèces secondaires) par rapport au bois mort frais (chapitre 4). De même, les espèces rares pourraient être davantage menacées, car on les retrouve en plus grand nombre au sein des bois morts avec des stades de décomposition avancés (Jonsell et al. 2007b). Ainsi, l'intensification des récoltes de biomasse et une diminution des bois morts à des stades de décomposition avancés, ainsi que l'extraction des résidus dans la première année, pourraient avoir un impact négatif sur la biodiversité saproxylique et entraîner l'élimination d'une forte proportion de la population locale existante. Pour diminuer le risque que les insectes soient transportés lors de l'extraction des rémanents forestiers, il semble préférable que les bois soient récoltés pendant la saison froide,

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

avant la colonisation par les insectes. Cette recommandation peut toutefois avoir une conséquence toute autre dans les peuplements de résineux : la récolte des branches avec les aiguilles peut induire une perte de nutriments (Sikström 2004).
Si toutefois la récolte devait être réalisée à un autre moment, d'autres techniques pourraient avoir des conséquences néfastes sur la biodiversité, notamment la constitution de piles de bois, reconnues comme de véritables pièges écologiques (Hedin et al. 2008). Le bois récolté est traditionnellement stocké en piles sur le bas côté de la route la plus proche et sèche un été avant d'être transporté beaucoup plus loin. Ces agrégations de bois mort frais attirent de nombreux coléoptères qui y pondent leurs œufs. Un grand nombre d'individus coléoptères sont donc exportés de cette manière à partir des sites forestiers (Hedin et al. 2008). Cet effet peut être atténué par le choix de la localisation de l'entreposage, le bâchage de la pile, la non extraction de la couche supérieure (Hedin et al. 2008) ainsi que la période d'extraction (de préférence avant colonisation).

2.3. La gestion de vieux taillis

La récolte de taillis abandonnés depuis les années 50 pourrait avoir un impact sur la biodiversité qui s'y est développée (chapitre 5). Ces taillis présentent une très forte abondance en coléoptères saproxyliques, notamment pour les espèces menacées, largement supérieure à celle observée en forêt de Tronçais (chapitre 6), à effort d'échantillonnage quasi équivalent (Taillis: 24 305 individus, 245 espèces, soit en moyenne 506 individus et 45 espèces par piège, 1695 individus d'espèces menacées pour 58 polytraps / Tronçais: 9308 individus, 236 espèces, soit en moyenne 148 individus et 41 espèces par piège, 29 individus d'espèces menacées pour 62 polytraps). Par conséquent, leur mise en réserve permettrait de compléter le réseau de conservation déjà mis en place par les acteurs de la forêt (IVB).

L'utilisation de nouvelles zones de taillis en terres agricoles plutôt que ces taillis vieillis, notamment par le développement des taillis courte rotation (TCR) ou très courte rotation (TTCR) pourrait permettre de récolter la biomasse nécessaire au développement de la filière. Ce mode de culture récent utilise des techniques très spécifiques différentes de la sylviculture classique, notamment agricoles (préparation

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

des sols, amendements, fertilisation, etc). Ces nouvelles techniques d'approvisionnement en biomasse ligneuse concernent en grande partie des pays qui ont un programme de développement du bois-énergie ambitieux à long terme et qui exploitent déjà très largement leurs ressources forestières, comme la Suède, ou qui importent du bois comme le Danemark.

En France, ces techniques restent actuellement à l'état d'expérimentation. En raison de la nouveauté de la technique basée essentiellement sur des essences exotiques, il y a nécessité d'étudier davantage leur impact écologique potentiel (M. Gosselin dans (Landmann et al. 2009).

2.4. Longueur des rotations, concept de réserve, îlots de vieux bois et arbre-habitat.

Afin de compenser les effets négatifs du raccourcissement de la durée des rotations, des recommandations pour la conservation des coléoptères saproxyliques peuvent être proposées sous la forme d'une combinaison de pratiques intégrées.

L'établissement de réserves biologiques intégrales (RBI) est une des mesures privilégiées pour le maintien des espèces dépendantes du bois mort et des vieux arbres. Cependant, un aspect est grandement débattu depuis les années 1970: faut-il plusieurs petites réserves ou une seule très grande ? Il semble que les réserves forestières soient en effet souvent trop éloignées les unes des autres pour permettre la dispersion et les échanges entre les populations qu'elles abritent, notamment pour les espèces avec de faibles capacités de dispersion.

Ainsi, la gestion forestière intégrée, avec notamment la mise en place de la trame de vieux bois (Office National des Forêts (ONF) 2009b) qui s'inscrit dans une logique de réseau à plusieurs échelles, vise à préserver la biodiversité. Elle comprend des pratiques : (i) propres à la sylviculture visant notamment la préservation d'arbres remarquables (arbres-habitats), riches en microhabitats (Michel et Winter 2009 ; Vuidot et al. 2010 ; Winter et Möller 2008), des chandelles de gros diamètre (Bouget et al. 2011b), et d'arbres sénescents ; (ii) propres à l'aménagement forestier avec la création de réserves, d'îlots de sénescence et d'îlots de vieillissement. Ces mesures devraient permettrent d'accroître la diversité des microhabitats disponibles, de bois mort et de microclimats nécessaires pour assurer la stabilité à long terme et la

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

préservation d'une communauté saproxylique au sein des peuplements (Alexander 1993 ; Cavalli et Mason 2003 ; Fry et Lonsdale 1991 ; Speight 1989).

Avant d'abattre des arbre-habitats, il est important de vérifier que le coût d'exploitation est plus faible que la valeur marchande. Dans bien des cas, la valeur économique de ces arbres est relativement faible, alors que leur valeur écologique est importante. La préservation des arbres vieillissants et leur persistance dans l'espace et dans le temps sont devenues, depuis les années 90, un enjeu de conservation dans certains pays (Fowles et al. 1999 ; Harding et Alexander 1993 ; Nilsson et Baranowski 1994 ; Speight 1989). C'est d'ailleurs également le cas en France, mais de façon plus récente (Office National des Forêts (ONF) 2009b).

En France, la superficie totale des zones mises en réserve ne représente qu'une très faible proportion du territoire[7]. Il apparaît donc essentiel d'établir un réseau plus dense de réserves forestières strictes, qui peuvent agir comme un refuge pour certains groupes taxonomiques sensibles (Moning et Müller 2009 ; Paillet et al. 2010), tout en poursuivant les études sur leur efficacité en terme de préservation de la biodiversité.

Comme en Suisse, Lachat et Bütler (2007), la trame de vieux bois (ONF) combine à la fois réserves forestières, îlots de vieux bois et arbres-habitats dans la poursuite du même but (Figure 19). Ces trois concepts sont complémentaires et opèrent à des échelles spatiales différentes : les réserves forestières à l'échelle régionale et nationale, les îlots de sénescence à l'échelle du département et du massif et les arbres-habitats à l'échelle du peuplement. L'ensemble de ces éléments joue le rôle de relais et permet une continuité spatiale tout en favorisant la dispersion et les échanges d'espèces.

[7] Les forêts métropolitaines bénéficiant d'une protection forte de la biodiversité couvrent 195 000 hectares soit 1,3 % de la surface boisée (IFN 2010)

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

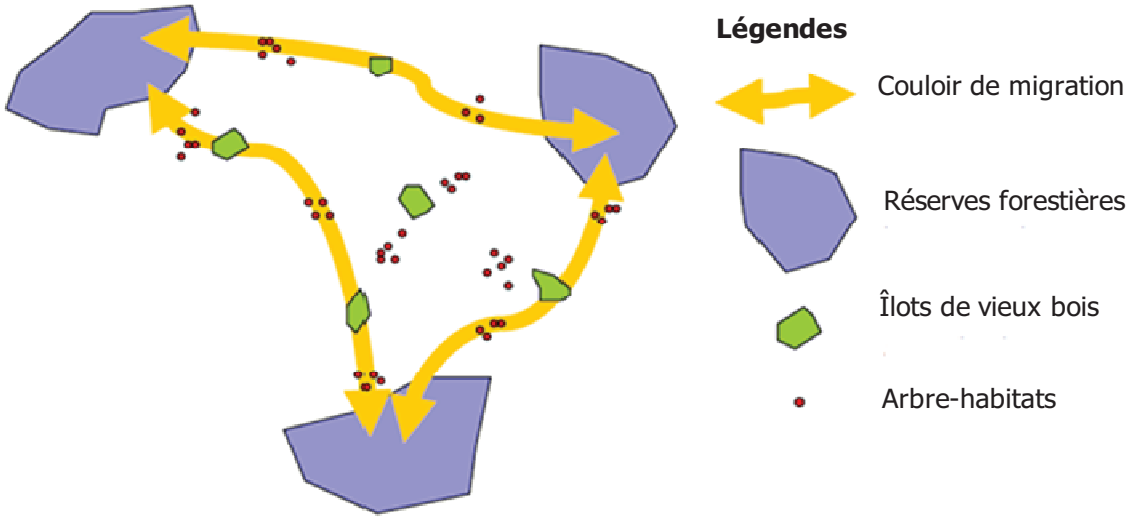


Figure 19 *: Schéma théorique du concept de la trame vieux bois, tiré de Lachat et Büttler 2007.*

La trame de vieux bois se caractérise donc par des zones qui de par leur quantité de bois mort et leurs âges ont une importance particulière pour la diversité saproxylique. Bien entendu, ce réseau n'est pas suffisant pour maintenir et conserver au mieux la biodiversité saproxylique (notamment pour les espèces à faible pouvoir de dispersion), il doit être complété par des mesures telles que le maintien sur l'ensemble de la surface forestière d'une certaine quantité d'arbres morts, sur pied et couchés, de différents diamètres, essences et stades de décomposition (cf chapitre 4).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

IV. Conclusion : lacunes et perspectives de recherche

Ce travail de thèse soulève de nombreuses questions et pistes à explorer : Faut-il continuer à se baser sur un indicateur simple tel que le volume de bois mort ? ou faut-il davantage détailler les types de bois mort en perdant en simplicité pour le gestionnaire ? Faut-il intégrer les taillis vieillis, ou les vieilles futaies, au réseau de conservation : réserve, îlots de vieux bois et arbres habitats, en plus d'un volume moyen de bois mort laissé sur les parcelles ?

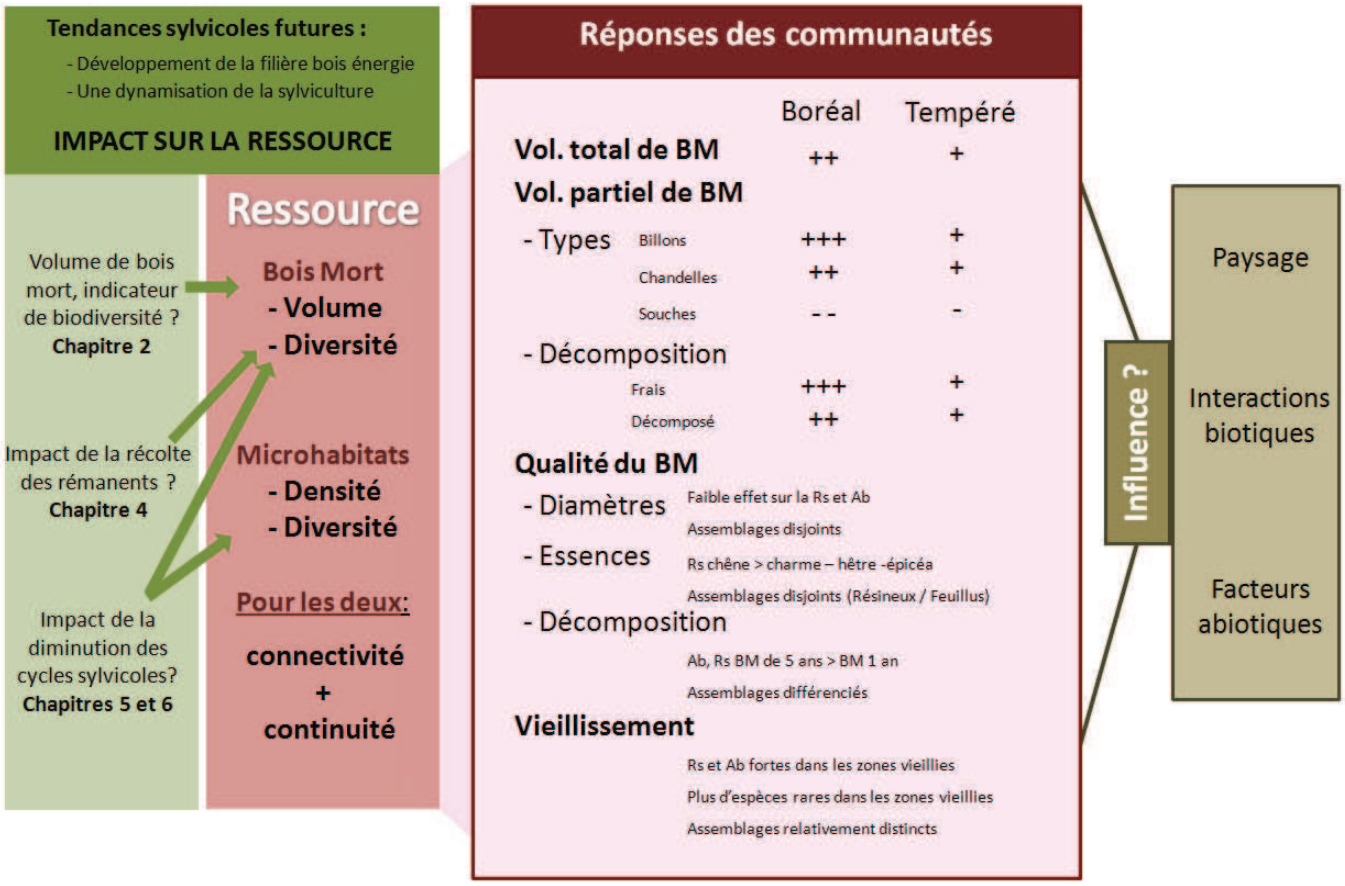


Figure 20 *: Bilan schématique des acquis et perspectives de cette thèse, Vol. : Volume, Rs : richesse, Ab : Abondance, BM : Bois mort.*

Notre travail permet en partie d'y répondre, ou tout du moins de préconiser les différentes mesures évoquées dans la partie III de ce chapitre. Les chapitres 2 et 4 nous permettent de conclure qu'une quantité de bois mort minimale est indispensable pour la conservation de la biodiversité, mais que ce dernier doit être de formes variées (en diamètre, essence et stade de décomposition) (Figure 3). Des

études supplémentaires sont cependant nécessaires afin de quantifier ces volumes de bois mort à laisser, pour une conservation restant simple à appliquer, et peu onéreuse pour le gestionnaire forestier. Dans les chapitres 5 et 6, nous avons montré que les zones vieillies et abandonnées hébergent une plus grande biodiversité saproxylique, et que la diminution des rotations aura un impact négatif. Par conséquent, la préservation de tout ou partie de ces zones permettra de favoriser la conservation de la biodiversité saproxylique (Figure 20).

De nombreux facteurs n'ont pas été pris en compte dans cette thèse malgré leur caractère potentiellement déterminant pour la biodiversité des coléoptères saproxyliques. Comme l'a montré le chapitre 4, les facteurs étudiés n'expliquent qu'une faible partie de la variance observée. Bien que l'essence, le stade de décomposition et le diamètre du bois mort soient les facteurs les plus étudiés, d'autres aspects semblent également importants. En effet, on peut émettre l'hypothèse que de nombreux facteurs biotiques et abiotiques interagissent sur les communautés, aussi bien dans le temps que dans l'espace. Notre manque de connaissances sur de nombreux traits des espèces saproxyliques (point à peine abordé dans cette thèse à travers les groupes trophiques), ainsi que les zones potentielles de refuge des espèces en cas d'exploitation, et donc de leur pouvoir de dispersion, fait grandement défaut pour comprendre l'organisation des assemblages.

1. Facteurs biotiques

Certains auteurs considèrent que la compétition mais aussi les interactions entre espèces (par exemple champignons et coléoptères saproxyliques), la prédation, les capacités de dispersion ont un effet si large qu'ils masquent en grande partie l'effet des facteurs abiotiques étudiés le plus fréquemment (M. Saint Germain, communication personnelle). Il est donc important de poursuivre les études fondamentales sur la biologie des espèces (cf. Ranius et al. 2011), afin de renseigner des bases de données comme FRISBEE (Bouget et al. 2010), dans le but d'avoir à disposition un référentiel satisfaisant des traits de vie des espèces pour mieux comprendre les mécanismes structurant les assemblages.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

2. Facteurs abiotiques

La présence de microhabitats (ex : cavités) dans les arbres (chapitre 6), la présence de bois brûlé (notamment dans le boréal (Anon 2010), l'exposition au soleil influencent les coléoptères saproxyliques. Par exemple, un total de 405 espèces, dont 175 sur la liste rouge des espèces menacées, a été trouvé sur des bois brûlés en Suède (Dahlberg et Stokland 2004 (dans Berglund et Aström 2007)).

De la même manière, le stade de décomposition s'est avéré être un élément déterminant pour la biodiversité saproxylique. La continuelle évolution du bois mort permettant les successions d'espèces. Cependant une grande partie de ces modifications sont attribuables à la teneur en humidité du bois et à l'exposition de la pièce de bois mort au soleil (Martikainen 2001). Les différences d'humidité du substrat co-varient avec la température, et il est difficile d'évaluer quel paramètre est le plus important.

En plus des changements qu'induisent ces facteurs sur le bois, ils peuvent aussi affecter directement les espèces. Il semble en effet que la majeure partie des espèces d'invertébrés préfèrent une exposition au soleil ou y sont indifférents, alors que seules quelques espèces préfèrent le bois mort à l'ombre (Jonsell et al. 1998 ; Lindhe et al. 2005 ; Palm 1959 ; Ranius et Jansson 2000). L'association de nombreux coléoptères saproxyliques avec les pièces de bois mort exposées au soleil pourrait être expliquée par le besoin d'une température plus élevée sur le substrat de croissance (Jonsell et al. 2007b). Ce constat concerne principalement les forêts boréales et il est possible que ce lien microclimatique soit différent en tempéré. La mise en place d'études contrôlées en forêt tempérée est nécessaire pour étudier ce lien.

3. L'aspect paysager

La plupart des études réalisées sur le bois mort et la biodiversité en milieu tempéré portent sur les exigences en termes d'habitats ou de ressource à l'échelle du peuplement. A l'inverse, l'aménagement forestier et les planifications de gestion sylvicole se font plus généralement à l'échelle du massif (sauf pour la partie très fragmentée des forêts privées) (Raivio et al. 2001).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Or le contexte paysager des zones d'études pourrait également être déterminant pour le cortège faunistique des coléoptères saproxyliques (Ranius et Roberge 2011). Økland *et al.* (1996) et Franc *et al.* (2007) ont en effet mis en évidence l'importance de la continuité, soit d'un certain volume, soit de la composition de bois mort dans le paysage environnant pour expliquer la richesse locale en coléoptères saproxyliques. Considérant que la plupart des espèces ont une dynamique de dispersion variable, il semble biologiquement plus pertinent de considérer la viabilité des espèces forestières au niveau du paysage, plutôt qu'au niveau des peuplements. Cependant, les fortes disparités entre les capacités de dispersion des coléoptères saproxyliques (allant de quelques dizaines de mètres à quelques kilomètres) rend finalement improbable l'identification d'une seule échelle de connectivité du bois mort (Schiegg 2000) et d'une seule échelle de réponse des assemblages.

Ainsi, comme déjà conseillé après le projet RESINE, mais non pris en compte dans cette thèse, l'approche paysagère doit être étudiée en développant (i) des techniques performantes de mesure de la densité de la ressource en bois mort à l'échelle du paysage, et (ii) une approche croisant les facteurs volume de bois mort local / volume dans le paysage.

4. Etudes sur le long terme

Le manque d'étude sur le long terme limite les capacités à prédire et généraliser les effets de la suppression des résidus de récolte (Davies et al. 2008) ou de la diminution des durées de rotation sur la biodiversité. En effet, les fluctuations de la diversité et de l'abondance liées au climat, peuvent partiellement masquer des effets au sein des expériences à court terme (Moseley et al. 2008). Par conséquent, des études sur plusieurs années, après exploitation, permettant un suivi temporel, sont nécessaires pour décrire la dynamique de décomposition des résidus, et donc les successions d'espèces associées (Moseley et al. 2008 ; Owens et al. 2008). Cela est essentiel car les vieux bois morts décomposés semblent très importants pour la faune (Bowman et al. 2000 ; McKenny et al. 2006).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

5. Elargir aux compartiments peu étudiés

5.1. Des zones refuges

L'abondance des coléoptères saproxyliques trouvés au sein des taillis (Taillis jeunes: 9603 individus et 176 espèces, soit en moyenne 372 individus et 39 espèces par piège ; Taillis vieillis: 14579 individus et 220 espèces, soit en moyenne 458 individus et 44 espèces par piège), nous conduit à penser qu'il faut approfondir les études sur ces zones, qui constituent peut être des zones refuges au sein des massifs forestiers. Ainsi, réaliser des études de ces taillis tout prenant en compte les peuplements alentours pourrait permettre de comprendre si ces taillis jouent effectivement un rôle de zone refuge pour la biodiversité saproxylique.

Dans un deuxième temps, certains compartiments de bois mort, comme les souches ou le bois mort dans le houppier, ont été jusqu'à maintenant peu étudiés. En effet, les espèces présentes dans le petits bois morts au sol pourraient trouver refuge au sein des petits bois morts suspendus ou dans les souches. Bouget et al. (2011a) ont en effet constaté que le bois mort de la canopée et le bois mort au sol présentent des assemblages disjoints, et que le bois mort suspendu héberge des espèces spécialistes (Ulyshen et Hanula 2009). Ainsi d'autres facteurs doivent être étudiés : une stratification verticale davantage détaillée (Gossner 2009), la prise en compte de la densité du peuplement, car elle influe sur le volume à l'intérieur de la canopée (Su et Woods 2001), même si des études précédentes ont démontré que la stratification verticale est un facteur moins important pour la diversité de coléoptères saproxyliques que l'exposition au soleil (Vodka et al. 2009) ou la distribution horizontale de microhabitats (Müller et Gossner 2010). Au final, l'impact de la gestion forestière sur les assemblages de la canopée reste largement inconnu (Bail et Schmidl 2008).

Enfin, les études réalisées sur le lien entre les souches et les coléoptères saproxyliques sont encore peu nombreuses, mais semblent montrer que la conservation de souches lors de l'exploitation serait favorable aux coléoptères saproxyliques (Hjältén et al. 2010). Les souches pouvant représenter une zone de

refuge en cas d'exploitation et de diminution du bois mort sous ces autres formes. Par exemple Hjältén et al. (2010) montrent que les assemblages des souches basses, hautes et dans les branches d'épicéa sont différents, et que les souches basses comportent autant d'espèces par unité de volume que les autres types de bois mort. Ils concluent que l'extraction des souches basses aurait un impact négatif sur la biodiversité saproxylique. De la même manière en plantation de pin, Brin et al. (in prep.) montrent que l'on retrouve dans les souches près de 85% des coléoptères saproxyliques présents dans le peuplement. Ce résultat ne semble pas être le même dans la forêt de chêne de Rambouillet. Les études pour ces milieux restent donc à approfondir.

Par conséquent, de futures recherches sur ce compartiment, ainsi qu'un échantillonnage direct des espèces présentes dans les souches (par exemple par des études de mise en émergence) pourraient permettre de mieux appréhender son rôle dans les parcelles exploitées. Il faut également noter que ce compartiment peut représenter une quantité importante de bois mort laissé après exploitation, et être corrélé à son intensité (Abrahamsson et Lindbladh 2006 ; Jonsell et al. 2004 ; Lindhe et Lindelöw 2004). Par exemple, Hjältén et al. (2010) en forêt suédoise considèrent que les souches basses après une éclaircie représentent 80% du volume de bois mort présent sur la parcelle.

5.2. Une stratégie d'échantillonnage diversifiée

Nos résultats sur les coléoptères et les mycètes saproxyliques, ainsi que la littérature, soutiennent le développement d'études multi-taxons et multi-strates lorsque l'on veut étudier la faune des insectes forestiers (Su et Woods 2001). En effet, par exemple, on peut supposer que la récolte du bois mort, entraîne une modification des sols, provoquant alors une réponse de la faune du sol. D'autre part, il a été montré dans certaines études l'existence d'une relation entre la présence de champignons saproxyliques et la colonisation des coléoptères saproxyliques. Ainsi pour mesurer les effets de la gestion locale sur la biodiversité, il apparaît important de considérer toutes les strates allant du sol, au bois mort au sol, debout et dans la canopée, la présence de microhabitats tout le long de la structure verticale (Sillett et al. 2010), et

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

une approche multi taxons en considérant en plus des coléoptères saproxyliques, la faune du sol et les champignons.

V. En résumé

L'un des principaux enjeux d'une gestion conservatoire des insectes saproxyliques repose sur le maintien des processus écologiques, notamment par la présence continue de bois mort dans l'espace et dans le temps (Grove 2002a), mais également sur une meilleure compréhension de la dynamique de colonisation et d'extinction des espèces. Cependant, en mettant l'accent sur les unités de gestion individuelle (parcellaire), peu de directives sont disponibles afin par exemple de déterminer où le bois mort doit être conservé. Or, même si la gestion à l'échelle du peuplement (qui correspond davantage à l'échelle opérationnelle des gestionnaires forestiers) semble plus facile à mettre en œuvre, il semble important de travailler sur des indicateurs à l'échelle du paysage afin d'optimiser les bénéfices pour la biodiversité (Failing et Gregory 2003).

En conclusion de cette thèse, il apparaît nécessaire de renforcer les dispositions permettant de maintenir un minimum de bois mort et/ou de maintenir des peuplements de vieux bois, quel que soit le scénario sylvicole, pour recréer le biotope nécessaire à la conservation des espèces saproxyliques. Il convient également de développer des indicateurs faciles à mettre en œuvre auprès des gestionnaires.

Ainsi, toutes les gestions en faveur du bois mort et des vieux arbres, mises en place depuis 1993, pourraient utilement être adaptatives, non seulement parce que le système de suivi lié à ces gestions recherche encore ses marques, mais aussi à cause de l'incertitude quant aux objectifs précis de ces gestions et aux recommandations quantitatives à proposer : il manque clairement d'études expérimentales sur le sujet (Davies et al. 2008), même si les études observationnelles sont assez nombreuses dans les pays Scandinaves, et émergentes en France grâce au projet RESINE et cette thèse.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Références Bibliographiques

Abrahamsson, M., Lindbladh, M., 2006. A comparison of saproxylic beetle occurrence between man-made high- and low-stumps of spruce (Picea abies). Forest Ecology and Management 226, 230-237.

Abrahamsson, M., Jonsell, M., Niklasson, M., Lindbladh, M., 2009. Saproxylic beetle assemblages in artificially created high-stumps of spruce (picea abies) and birch (betula pendula pubescens) - Does the surrounding landscape matter? Insect Conservation and Diversity 2, 284-294.

ADEME - Critt Bois - Fibois, Mars 2002. Validation des méthodes de mesures des caractéristiques des combustibles bois déchiquetés.

ADEME, 2009. Biomasse forestière, populicole et bocagère disponible pour l 'énergie à l'horizon 2020, étude réalisée par l'IFN, le FCBA et l'association SOLAGRO, novembre 2009, Contrat n 0601C0134, 105 p.

Alexander, K.N.A., 1993. The Deadwood Fauna of Cornwall. The British Journal of Entomology and Natural History 6, 97-101.

Alexander, K.N.A., 2008. Tree biology and saproxylic coleoptera: issues of definitions and conservation language. Revue d' Ecologie-La Terre Et La Vie, 9-13.

Alinvi, O., Ball, J.P., Danell, K., Hjalten, J., Pettersson, R.B., 2007. Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and eclector traps to traditional bark sieving and a refinement. Journal of Insect Conservation 11, 99-112.

Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. Ecology 84, 511-525.

Anon, 2010. Swedish FSC Standard for Forest Certification including SLIMF indicators. Forest Stewardship Council A. C. URL: http://fsc-sverige.perseid.se/ images/dokument/fsc fm en v2-1.pdf.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Arnosti, D., Abbas, D., Current, D., Demchik, M., 2008. Harvesting Fuel: Cutting Costs and Reducing Forest Fire Hazards through Biomass Harvest. Institute for Agriculture and Trade Policy, Minneapolis, MN.

Ås, S., 1993. Are habitat islands islands? Woodliving beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in boreal forest. Ecography 16, 219-228.

Aström, M., Dynesius, M., Hylander, K., Nilsson, C., 2005. Effects of Slash Harvest on Bryophytes and Vascular Plants in Southern Boreal Forest Clear-Cuts. Journal of Applied Ecology 42, 1194-1202.

Aussenac, G., Bonneau, M., Landmann, G., Troy, J.P., 1996. Évolution des sols et changements globaux : deux enjeux majeurs pour la durabilité des écosystèmes forestiers. Revue forestière française 48, 75-88.

Bader, P., Jansson, S., Jonsson, B.G., 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. Biological Conservation 72, 355-362.

Bail, J., Schmidl, J., 2008. Xylobiontic beetles on oak canopies of the Central European Danube floodplain: Species composition, ecological guilds and the impact of flooding and forestry. Canopy Arthropod Research in Europe, Basic and Applied Studies from the High Frontier, pp. 445-468. Bioform Entomology, Nuremberg, A. Floren, J. Schmidl (Eds.).

Ballu, J.M., 2007. Pour mobiliser la ressource de la forêt française. Rapport du groupe de travail sur l'insuffisante exploitation de la forêt française, p. 30. CGAAER, Paris.

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

Barbault, R., 2005. Biodiversité : science et gouvernance. (Actes de la Conférence internationale de Paris, des 24-28 janvier 2005), Paris.

Bartoli, M., Geny, B., 2005. Il était une fois... le bois mort dans les forêts françaises. Revue forestière française 57, 443-456.

Bary-Lenger, A., Nebout, J.-P., 1993, Le Chêne, Editions du Perron, 604 p.

Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography 19, 134-143.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Baselga, A., Jimenez-Valverde, A., Niccolini, G., 2007. A multiple-site similarity measure independent of richness. Biology Letters 3, 642-645.

Bässler, C., Müller, J., Dziock, F., Brandl, R., 2010. Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. Journal of Ecology 98, 822-832.

Bates, D., Maechler, M., 2009. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes [Computer software manual], In http://CRAN.R-project.org/package=lme4.

Belyea, L.R., Lancaster, J., 1999. Assembly rules within a contingent ecology. Oikos 86, 402-416.

Berg, A., Ehnstrom, B., Gustafsson, L., Hallingback, T., Jonsell, M., Weslien, J., 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: Distribution and habitat associations. Conservation Biology 8, 718-731.

Bergès, L., Dupouey, J.-L., Franc, A., 2000. Long-term changes in wood density and radial growth of Quercus petraeain northern France since the middle of the nineteenth century. Trees - Structure and Function 14, 398-408.

Berglund, H., Aström, M., 2007. Harvest of logging residues and stumps for bioenergy production. Baltic Forest Project, Sweden.

Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., et al., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. Journal of Applied Ecology 45, 141-150.

Blondel, J., 1995. , 1995. Biogéographie: approche écologique et évolutive. Masson, Paris, 297p.

Bobiec, A., Gutowski, J.M., Laudenslayer, W.F., Pawlaczyk, P., Zub, K., 2005. The afterlife of a tree. Bialystok: WWF Poland. 252 p.

Boddy, L., 2001. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. Ecological Bulletins 49, 43-56.

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.

Bouget, C., 2007. Enjeux du bois mort pour la conservation de la biodiversité et la gestion des forêts. Rendez-vous Techniques, 16, 55-59.

Bouget, C., Duelli, P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: A literature review. Biological Conservation 118, 281-299.

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

Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., Valladares, L., 2009. Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: The effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. Agricultural and Forest Entomology 11, 143-152.

Bouget, C., Nageleisen, L.M., 2009. L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Les dossiers forestiers n°19.

Bouget, C., Brustel, H., 2010. Continuité des micro-habitats dans l'espace et dans le temps et conservation de l'entomofaune saproxylique : chap 5. Tec et Doc Lavoisier.

Bouget, C., Brustel, H., Zagatti, P., Noblecourt, T., 2010. The French information system on saproxylic beetle ecology (FRISBEE) : an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation statuts., In http://frisbee.nogent.cemagref.fr/index.php/en/.

Bouget, C., Brin, A., Brustel, H., 2011a. Exploring the "last biotic frontier": Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? Forest Ecology and Management 261, 211-220.

Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X., Ricou, C., 2011b. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. Insect Conservation and Diversity.

Bouget, C., Lassauce, A., Jonsell, M., subm., Fuelwood-based forestry and biodiversity conservation - a literature review focused on the European case study. Canadian Journal of Forest Research.

Bowman, J.C., Sleep, D., Forbes, G.J., Edwards, M., 2000. The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales. Forest Ecology and Management 129, 119-124.

Bradshaw, R.H.W., 2004. Past anthropogenic influence on European forests and some possible genetic consequences. Forest Ecology and Management 197, 203-212.

Bradshaw, C.J.A., Warkentin, I.G., Sodhi, N.S., 2009. Urgent preservation of boreal carbon stocks and biodiversity. Trends in Ecology and Evolution 24, 541-548.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Branquart, E., Vandekerkhove, K., Bourland, N., Lecomte, H., 2005. Les arbres surâgés et le bois mort dans les forêts de Flandre et du Grand Duché de Luxembourg, In Bois mort et à cavités, une clef pour des forêts vivantes. ed. Lavoisier, pp. 19-28. Vallauri et al., Paris.

Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An ordination, of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs 27, 326-349.

Brin, A., 2008. Le bois mort et les Coléoptères associés dans les plantations de pin maritime (Pinus pinaster, L.). Implications possibles pour la gestion durable des forêts et l'élaboration d'indicateurs de biodiversité, Université de Bordeaux I

Brin, A., Brustel, H., Jactel, H., 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. Annals of Forest Science 66, 306.

Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Jactel, H., 2011. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. Journal of Insect Conservation 15, 653-669.

Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., in prep. Stumps at stake - comparison of saproxylic beetle assemblages in stumps and logs in temperate forests.

Brustel , H., 2004. 'Polytrap ™ ' a window flight trap for saproxylic beetles., In Proceedings of the 3rd Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles. pp. 128 - 129, Petrovskis & Ko, Riga.

Burel, F., Baudry, J., 1999. Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. Éditions TEC & DOC, Paris.

Burnham, K.P., Anderson, D.R. eds., 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd edn, Berlin.

Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaepfer, R., 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. Biological Conservation 119, 305-318.

Cacot, E., Charnet, F., Rantier, Y., Vieira, E.M., Eisner, N., 2003. Etude de l'impact du prélèvement des rémanents en forêt - Rapport final, p. 72. AFOCEL, IDF, INRA, FORESTARN.

Cacot, E., Charnet, F., Ranger, J., Vieban, S., 2004. Impact du prélèvement des rémanents en forêt. Fiches information forêt, Afocel, 1-6.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Cacot, E., Eisner, N., Charnet, F., Léon, P., Nicolleau, C., Ranger, J., 2005. La récolte raisonnée des rémanents en forêt. Guide pratique, p. 35. Ademe, AFOCEL, IDF, INRA, Union de la Coopération Forestière Française.

Cacot, E., Charnet, F., Eisner, N., Léon, P., Ranger, J., Rantien, C., 2006. La récolte raisonnée des rémanents en forêt, p. 36 Angers, Ademe

Cavalli, R., Mason, F., 2003. Techniques for Re-Establishment of Dead Wood for Saproxylic Fauna Conservation. LIFE Nature project NAT/IT/99/6245 "Bosco della Fontana". Gianluigi Arcari Editore, Mantova, Italy.

CEMAGREF, 2007. Biomasse forestière disponible pour de nouveaux débouchés énergétiques et industriels, In convention DGFAR/CEMAGREF N° E19/06, octobre 2007.

CEMAGREF, 2009. Évaluation des volumes de bois mobilisables à partir des données de l'IFN, "nouvelle méthode", actualisation 2009 de l'étude "biomasse disponible" de 2007, In Convention CEMAGREF / IFN/DGFAR, n°E 10/ 08 du 19 juin 2008 (IFN N°2008-CER-2-090), novembre 2009, 62 p.

Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ã‟dor, P., StandovÃir, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005. Dead wood in European beech (Fagus sylvatica) forest reserves. Forest Ecology and Management 210, 267-282.

Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, p. 144. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.

Colwell, R.K., 1994-2004. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, http:// viceroy.eeb.uconn.edu/estimates.

Commisariat général au développement durable, 2010. Repère : Chiffres clés de l'énergie. http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/Rep-10-10.pdf.

Crawley, M.J., 2007. R Book.

Dajoz, R., 1998. Les insectes et la forêt. Lavoisier, 594p.

Dajoz, R., 2000. Insects and forests: the role and diversity of insects in the forest environment, xii + 668 pp.

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

Deconchat, M., Balent, G., 2004. Critères et indicateurs de gestion durable: la biodiversité Revue forestière française LVI (5), 419-430.

Deuffic, P., Bouget, C., 2010. Instituer la biodiversité comme problème public, le cas des bois morts en forêt. Sciences Eaux & Territoires 3, 132-139.

Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities. In: Ecology and evolution of communities (Eds Cody, M.L., Diamond, J.M.), Harvard University Press, pp. 342-444, Cambridge, USA.

Djupström, L.B., Weslien, J., Schroeder, L.M., 2008. Dead wood and saproxylic beetles in set-aside and non set-aside forests in a boreal region. Forest Ecology and Management 255, 3340-3350.

Dodelin, B., 2006. Ecology of the saproxylic beetles in mountain forests of the northern French Alps. Annales de la Société Entomologique de France 42, 231-243.

Dolédec, S., Statzner, B., Bournard, M., 1999. Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. Freshwater Biology 42, 737-758.

Du Plessis, M., 1995. The effects of fuelwood removal on the diversity of some cavity-using birds and mammals in South Africa. Biological Conservation 74, 77-82.

Duelli, P., 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. Agriculture, Ecosystems & Environment 62, 81-91.

Duelli, P., Obrist, M.K., 2003. Biodiversity indicators: The choice of values and measures. Agriculture, Ecosystems and Environment 98, 87-98.

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67, 345-366.

Ecke, F., Löfgren, O., Sörlin, D., 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. Journal of Applied Ecology 39, 781-792.

Edman, M., Gustafsson, M., Stenlid, J., Jonsson, B.G., Ericson, L., 2004. Spore deposition of wood-decaying fungi: importance of landscape composition. Ecography 27, 103-111.

Ehnström, B., 2001. Leaving dead wood for insects in boreal forests - Suggestions for the future. Scandinavian Journal of Forest Research 16, 91-98.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Esaki, K., 1996. Emergence patterns and host wood diameter preference of seven cerambycid beetle species emerging from Pinus parviflora dead branches. Elytra 24, 383-387.

Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericsson, L., Sjöberg, K., 1997. Boreal forests. Ecological Bulletins 46, pp. 16–47.

European Environment Agency (EEA), 2007. Halting the loss of biodiversity by 2010: proposal for a first set of indicators to monitor progress in Europe., In EEA Tech. Rep. 11/2007. Luxembourg.

Fahrig, L., 2001. How much habitat is enough? Biological Conservation 100, 65-74.

Failing, L., Gregory, R., 2003. Ten common mistakes in designing biodiversity indicators for forest policy. Journal of Environmental Management 68, 121-132.

Feld, C.K., Martins da Silva, P., Paulo Sousa, J., De Bello, F., Bugter, R., Grandin, U., Hering, D., Lavorel, S., Mountford, O., Pardo, I., Pärtel, M., Römbke, J., Sandin, L., Bruce Jones, K., Harrison, P., 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. Oikos 118, 1862-1871.

Feld, C., Sousa, J., da Silva, P., Dawson, T., 2010. Indicators for biodiversity and ecosystem services: towards an improved framework for ecosystems assessment. Biodiversity and Conservation 19, 2895-2919.

Ferro, M.L., Gimmel, M.L., Harms, K.E., Carlton, C.E., 2009. The Beetle Community of Small Oak Twigs in Louisiana, with a Literature Review of Coleoptera from Fine Woody Debris. The Coleopterists Bulletin 63, 239-263.

FNE, FNCOFOR, ONF, FPF, 2007. Forêt : Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité Une démarche territoriale concertée dans le respect de la gestion multifonctionnelle des forêts. , In Contribution datée du 04 septembre 2007 au Groupe n° 2 du Grenelle de l'Environnement, 2 p.

Fossestöl, K.O., Sverdrup-Thygeson, A., 2009. Saproxylic beetles in high stumps and residual downed wood on clear-cuts and in forest edges. Scandinavian Journal of Forest Research 24, 403-416.

Fowles, A.P., Alexander, K.N.A., Key, R.S., 1999. The Saproxylic Quality Index: evaluating wooded habitats for the conservation of dead-wood Coleoptera. The Coleopterist 8, 121-141.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Franc, N., 2007. Standing or downed dead trees - does it matter for saproxylic beetles in temperate oak-rich forest? Canadian Journal of Forest Research 37, 2494-2507.

Franc, N., Gotmark, F., Okland, B., Norden, B., Paltto, H., 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. Biological Conservation 135, 86-98.

Franklin, J.F., Spies, T.A., Van Pelt, R., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., Chen, J.Q., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. Forest Ecology and Management 155, 399-423.

Freckleton, R.P., 2011. Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: Model averaging and the problems of measurement error. Behavioral Ecology and Sociobiology 65, 91-101.

Fridman, J., Walheim, M., 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. Forest Ecology and Management 131, 23-36.

Fry, R., Lonsdale, D., 1991. Habitat conservation for insects-a neglected green issue. The Amateur Entomologist 21.

Gedminas, A., Lynikiene, J., Zeniauskas, R., 2007. Cambio-xylofauna abundance and species diversity of cutting residues in Scots pine and Norway spruce clear-cuts in Lithuania. Biomass & Bioenergy 31, 733-738.

Gelman, A., 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. Statistics in Medicine 27, 2865-2873.

Gelman, A., Su, Y.-S., Yajima, M., Hill, J., Pittau, M.G., Kerman, J., Zheng, T., 2009. arm: data analysis using regression and multilevel / hierarchical models. R package, version 9.01. Available at: http://CRAN.R-project.org/package=arm.

Gibb, H., Hjältén, J., P. Ball, J., Atlegrim, O., Pettersson, R.B., Hilszczanski, J., Johansson, T., Danell, K., 2006. 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.

Gilg, O., 2004. Forêts à caractère naturel ; caractéristiques, conservation et suivi. Cahier technique 74, 96p.

Gosselin, F., Bouget, C., 2003. L'évolution des pratiques d'exploitation forestière pourrait bénéficier à « la » biodiversité : réflexions scientifiques autour du guide de reconstitution de l'ONF, suite à la tempête. Ingénieries 35, 61-73.

Gosselin, M., Laroussinie, O., 2004. Biodiversité et Gestion Forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique. . Antony, co-édition GIP Ecofor - Cemagref.

Gossner, M.M., 2009. Light intensity affects spatial distribution of Heteroptera in deciduous forests. European Journal of Entomology 106, 241-252.

Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters 4, 379-391.

Green, P., Peterken, G.F., 1997. Variation in the amount of dead wood in the woodlands of the Lower Wye Valley, UK in relation to the intensity of management. Forest Ecology and Management 98, 229-238.

Grove, S.J., 2002a. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of Forests. Annual Review of Ecology and Systematics 33, 1-23.

Grove, S.J., 2002b. Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. Ecological Indicators 1, 171-188.

Gunnarsson, B., Nitterus, K., Wirdenas, P., 2004. Effects of logging residue removal on ground-active beetles in temperate forests. Forest Ecology and Management 201, 229-239.

Hahn, K., Christensen, M., 2004. Dead wood in European forest reserves - a reference for forest management. EFI Proceedings, 181-191.

Hall, D.O., 1997. Biomass energy in industrialised countries--a view of the future. Forest Ecology and Management 91, 17-45.

Hammond, H.E.J., 1997. Arthropod biodiversity from Populus coarse woody material in north-central Alberta: A review of taxa and collection methods. Canadian Entomologist 129, 1009-1033.

Hammond, H.E., Langor, D.W., Spence, J.R., 2001. Early colonization of Populus wood by saproxylic beetles (Coleoptera). Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 31, 1175-1183.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Hammond, H.E.J., Langor, D.W., Spence, J.R., 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using Populus in boreal aspen stands of western Canada: Spatiotemporal variation and conservation of assemblages. Canadian Journal of Forest Research 34, 1-19.

Hamza, N., Boureau, J.G., Cluzeau, C., Dupouey, J.L., Gosselin, F., Gosselin, M., Julliard, R., Vallauri, D., 2007. Evaluation des indicateurs nationaux de biodiversité forestière, Nogent-sur-Vernisson, France, Inventaire Forestier National, 133p.

Hansson, L., 2001. Traditional management of forests: plant and bird community responses to alternative restoration of oak-hazel woodland in Sweden. Biodiversity and Conservation 10, 1865-1873.

Harding, P.T., Alexander, K.N.A., 1993. The saproxylic invertebrates of historic parklands: Progress & problems. In: K.J. Kirby & C.M. Drake (eds) Dead wood matters: the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain. English Nature Science No. 7.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K., Cummins, K.W., 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research 15, 133-302.

Harmon, M.E., Moreno, A., Domingo, J.B., 2009. Effects of Partial Harvest on the Carbon Stores in Douglas-fir/Western Hemlock Forests: A Simulation Study. Ecosystems 12, 777-791.

Hedin, J., Isacsson, G., Jonsell, M., Komonen, A., 2008. Forest fuel piles as ecological traps for saproxylic beetles in oak. Scandinavian Journal of Forest Research 23, 348-357.

Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. Forest Ecology and Management 201, 105-117.

Hespenheide, H., 1976. Patterns in the use of single plant hosts by wood-boring beetles. . Oikos 27, 61-64.

Heywood, V.H., Iriondo, J.M., 2003. Plant conservation: old problems, new perspectives. Biological Conservation 113, 321-335.

Hilt, M., Ammer, U., 1994. Beetles inhabiting dead wood in managed forest - comparison of spruce and oak. Forstwissenschaftliches Centralblatt 113, 245-255.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Hjältén, J., Johansson, T., Alinvi, O., Danell, K., Ball, J.P., Pettersson, R., Gibb, H., Hilszczanski, J., 2007. The importance of substrate type, shading and scorching for the attractiveness of dead wood to saproxylic beetles. Basic and Applied Ecology 8, 364-376.

Hjältén, J., Stenbacka, F., Andersson, J., 2010. Saproxylic beetle assemblages on low stumps, high stumps and logs: Implications for environmental effects of stump harvesting. Forest Ecology and Management 260, 1149-1155.

Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2009. multcomp: Simultaneous Inference for General Linear Hypotheses, URL http://CRAN.R-project.org/package=multcomp, R package version 1.0-7.

Hottola, J., Ovaskainen, O., Hanski, I., 2009. A unified measure of the number, volume and diversity of dead trees and the response of fungal communities. Journal of Ecology 97, 1320-1328.

Humphrey, J.W., 2005. Benefits to biodiversity from developing old-growth conditions in British upland spruce plantations: A review and recommendations. Forestry 78, 33-53.

Inventaire Forestier National (IFN), 2005. Bois-énergie: les forêts ont de la ressource! http://www.ifn.fr/spip/IMG/pdf/L_IF_no09_bois-energie.pdf.

Inventaire Forestier National (IFN), 2010. La forêt française (www.ifn.fr).

Jacobs, J.M., Spence, J.R., Langor, D.W., 2007a. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. Agricultural and Forest Entomology 9, 3-16.

Jacobs, J.M., Spence, J.R., Langor, D.W., 2007b. Variable retention harvest of white spruce stands and saproxylic beetle assemblages. Canadian Journal of Forest Research 37, 1631-1642.

Jansson, G., Angelstam, P., 1999. Threshold levels of habitat composition for the presence of the long-tailed tit (Aegithalos caudatus) in a boreal landscape. Landscape Ecology 14, 283-290.

Johansson, T., Hjalten, J., Gibb, H., Hilszczanski, J., Stenlid, J., Ball, J.P., Alinvi, O., Danell, K., 2007. Variable response of different functional groups of saproxylic beetles to substrate manipulation and forest management: Implications for conservation strategies. Forest Ecology and Management 242, 496-510.

Jomura, M., Kominami, Y., Dannoura, M., Kanazawa, Y., 2008. Spatial variation in respiration from coarse woody debris in a temperate secondary broad-leaved forest in Japan. Forest Ecology and Management 255, 149-155.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Jonard, M., André, F., Ponette, Q., 2009. Cycle des éléments et évaluation de la fertilité chimique en forêt. Forêt Wallonne 98, 60-70.

Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F., van Tongeren, O.F.R., 1995. Data analysis in community and landscape ecology, Cambridge University Press, Cambridge.

Jonsell, M., 2007. Effects on biodiversity of forest fuel extraction, governed by processes working on a large scale. Biomass and Bioenergy 31, 726-732.

Jonsell, M., 2008. Saproxylic beetle species in logging residues: which are they and which residues do they use? Norwegian Journal of Entomology 55, 109-122.

Jonsell, M., Nordlander, G., 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: A comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. Forest Ecology and Management 157, 101-118.

Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. Biodiversity and Conservation 7, 749-764.

Jonsell, M., Weslien, J., 2003. Felled or standing retained wood - It makes a difference for saproxylic beetles, In Forest Ecology and Management. pp. 425-435.

Jonsell, M., Nittérus, K., Stighäll, K., 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. Biological Conservation 118, 163-173.

Jonsell, M., Hansson, J., Wedmo, L., 2007a. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. Biological Conservation 138, 89-99.

Jonsell, M., Röser, D., Asikainen, A., Raulund-Rasmussen, K., Stupak, I., 2007b. The effects of biofuel harvest on biodiversity, In Sustainable Use of Forest Biomass for Energy. pp. 99-125. Springer Netherlands.

Jonsson, B.G., Kruys, N., Ranius, T., 2005. Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. Silva Fennica 39, 289-309.

Kaila, L., Martikainen, P., Punttila, P., Yakovlev, E., 1994. Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed by different polypore species. Annales Zoologici Fennici 31, 97-107.

Kappes, H., Topp, W., 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. Biodiversity and Conservation 13, 1905-1924.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Keddy, P.A., Weiher, E., 1999. Introduction. In: Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. (Ed. Weiher, E., Keddy, P. A.). Press, Cambridge, UK., Cambridge University.

Kelt, D.A., Taper, M.L., Meserve, P.L., 1995. Assessing the impact of competition on community assembly - A case study using small mammals. Ecology 76, 1283-1296.

Köhler, F., 2000. Totholzkäfer in Naturwaldzellen des noerdlichen Rheinlandes. Vergleichende Studies zur Totholzkäferfauna Deutschlands und deutschen Naturwaldforschung.

Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. Journal of Animal Ecology 72, 367-382.

Koskela, E., Ollikainen, M., Pukkala, T., 2007. Biodiversity conservation in commercial boreal forestry: The optimal rotation age and retention tree volume. Forest Science 53, 443-452.

Kouki, J., LÃfman, S., Martikainen, P., Rouvinen, S., Uotila, A., 2001. Forest fragmentation in Fennoscandia: Linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. Scandinavian Journal of Forest Research 16, 27-37.

Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B.G., Lamas, T., Stähl, G., 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (Picea abies) trees in managed Swedish boreal forests, In Canadian Journal of Forest Research. pp. 178-186.

Kruys, N., Jonsson, B.G., 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. Canadian Journal of Forest Research 29, 1295-1299.

Kuffer, N., Senn-Irlet, B., 2005. Influence of forest management on the species richness and composition of wood-inhabiting basidiomycetes in Swiss forests. Biodiversity and Conservation 14, 2419-2435.

Laaksonen, M., Peuhu, E., Varkonyi, G., Siitonen, J., 2008. Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. Oikos 117, 1098-1110.

Lachat, T., Bütler, R., 2007. Gestion des vieux arbres et du bois mort - ïlots de sénescence, arbre-habitat et métapopulations saproxyliques, In Rapport ECOS-EPFL.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Landmann, G., Gosselin, F., Bonhême, I., 2009. Bio2, Biomasse et Biodiversité forestières. Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière : implications pour la biodiversité et les ressources naturelles. MEEDDM-ecofor, Paris.

Langor, D.W., Hammond, H.E.J., Spence, J.R., Jacobs, J., Cobb, T.P., 2008. Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: Diversity, ecology, and conservation. Canadian Entomologist 140, 453-474.

Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2011. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. European Journal of Forest Research, 1-14.

Larsson, T.B., 2001. Biodiversity evaluation tools for European forests. Ecological Bulletins 50, 1-237.

Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecological Indicators 11, 1027-1039.

Lattimore, B., Smith, C.T., Titus, B.D., Stupak, I., Egnell, G., 2009. Environmental factors in woodfuel production: Opportunities, risks, and criteria and indicators for sustainable practices. Biomass and Bioenergy 33, 1321-1342.

Le Tacon, F., Selosse, M.A., Gosselin, F., 2001. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Deuxième partie : interventions sylvicoles et biodiversité. Revue forestière française 53, 55-80.

Leather, S.R., Watt, A.D., 2007. Sampling Theory and Practice, In Insect Sampling in Forest Ecosystems. pp. 1-15. Blackwell Science Ltd.

Lebreton, J.-D., Richardot-Coule, t.M., Chessel, D., Yoccoz, N., 1988. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances . I. Variables de milieu quantitatives. Acta Oecologica, Oecologia Generalis 9, 53-67.

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

Legendre, P., Anderson, M.J., 1999. Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments (vol 69, pg 1, 1999). Ecological Monographs 69, 512-512.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Leroy, P., Halley des Fontaines, S., Barthod, C., Moulinier, A., 2008. Rapport au Ministre d'Etat, Ministre de l'écologie, du développement et de l'aménagement durables et au Ministre de l'Agriculture et de la Pêche. Grenelle de l'Environnement. Comité opérationnel n°16 « Forêt ». 15p.

Leseigneur, L., 1972. Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse., In Bulletin mensuel Société linnéenne Lyon, Suppl.:379p.

Levrel, H., 2006. Biodiversité et développement durable : quels indicateurs ? École des Hautes Études en Sciences sociales.

Levrel, H., Loïs, G., Couvet, D., 2007. Indicateurs de biodiversité pour les forêts françaises. État des lieux et perspectives. Revue forestière française 59, 45-56.

Lindbladh, M., Abrahamsson, M., 2008. Beetle diversity in high-stumps from Norway spruce thinnings. Scandinavian Journal of Forest Research 23, 339-347.

Lindenmayer, D.B., 1999. Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. Forest Ecology and Management 115, 277-287.

Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., 2002. Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach.

Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of Biodiversity for Ecologically Sustainable Forest Management

Indicadores de Biodiversidad para el Manejo Ecológicamente Sostenible de Bosques. Conservation Biology 14, 941-950.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. Forest Ecology and Management 203, 1-20.

Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005. Saproxylic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation to Substrate Sun-exposure and Diameter. Biodiversity and Conservation 14, 3033-3053.

Lisgo, K., Bunnell, F.L., Harestad, A.S., 2002. Summer and fall use of logging residue piles by female short-tailed weasels. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-181.

Lonsdale, D., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2008. Wood-decaying fungi in the forest: Conservation needs and management options. European Journal of Forest Research 127, 1-22.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Mahendrappa, M.K., Kingston, D.G.O., 1994. Intensive harvest impacts on soil temperature and solution chemistry in the maritime region of Canada. New Zealand Journal of Forest Science, 402-414.

Martikainen, P., 2001. Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen Populus tremula on clearcut areas. Ecological Bulletin 49, 205–218.

Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. Biological Conservation 94, 199-209.

McArdle, B.H., Anderson, M.J., 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. Ecology 82, 290-297.

McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized Linear Models. 2nd ed. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Florida.

McGeoch, M.A., Schroeder, M., Ekbom, B., Larsson, S., 2007. Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest: Importance of stand characteristics and forestry conservation measures. Diversity and Distributions 13, 418-429.

McInnis, B.G., Roberts, M.R., 1994. The Effects of Full-Tree and Tree-Length Harvests on Natural Regeneration. Northern Journal of Applied Forestry 11, 131-137.

McKenny, H.C., Keeton, W.S., Donovan, T.M., 2006. Effects of structural complexity enhancement on eastern red-backed salamander (Plethodon cinereus) populations in northern hardwood forests. Forest Ecology and Management 230, 186-196.

MCPFE, 2003. Improved pan-european indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe. p. 6, Vienna.

MEDD, 2004. (Ministère de l'écologie et du développement durable). Stratégie nationale pour la biodiversité.

Michel, A.K., Winter, S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. Forest Ecology and Management 257, 1453-1464.

Ministère de l'Agriculture, 2007. Conseil Général de l'Agriculture, de l'alimentation et des espaces ruraux, « Audit de la forêt privée sur la première mise en marché des bois » , CGAAER n° 1217.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Moning, C., Müller, J., 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (Fagus sylvatica L.) dominated forests. Ecological Indicators 9, 922-932.

Moseley, K.R., Owens, A.K., Castleberry, S.B., Ford, W.M., Kilgo, J.C., McCay, T.S., 2008. Soricid response to coarse woody debris manipulations in Coastal Plain loblolly pine forests. Forest Ecology and Management 255, 2306-2311.

Mourey, J.-M., Touroult, J., 2010. Les arbres à conserver pour la biodiversité Comment les identifier et les désigner ? , In Fiche Technique-Biodiversité. p. 3: 7, ONF, Paris.

Müller, J., Bubler, H., Kneib, T., 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. Journal of Insect Conservation 12, 107-124.

Müller, J., Bussler, H., 2008. Key factors and critical thresholds at stand scale for saproxylic beetles in a beech dominated forest, southern Germany. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie) 63, 81-90.

Müller, J., Bütler, R., 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. European Journal of Forest Research, 1-12.

Müller, J., Gossner, M.M., 2010. Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. Biological Conservation 143, 625-633.

Müller, J., Stratz, C., Hothorn, T., 2005. Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. European Journal of Forest Research 124, 233-242.

Nageleisen, L.M., Huart, O., 2005. Problèmes sanitaires d'actualité en hêtraie : la maladie du hêtre dans les Ardennes. Revue forestière française 57, 249-254.

Nilsson, S.G., Baranowski, R., 1994. Indicators of megatree continuity - Swedish distribution of click beetles (Coleoptera: Elateridae) dependent on hollow trees. Ent. Tidskr.(In Swedish with English summary.) 115, 81-97.

Nilsson, S.G., Baranowski, R., 1997. Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. Ecography 20, 491-498.

Nittérus, K., Gunnarsson, B., Axelsson, E., 2004. Insects reared from logging residue on clear-cuts. Entomologica Fennica 15, 53-61.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Nittérus, K., Aström, M., Gunnarsson, B., 2007. Commercial harvest of logging residue in clear-cuts affects the diversity and community composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). Scandinavian Journal of Forest Research 22, 231-240.

Nordén, B., Paltto, H., 2001. Wood-decay fungi in hazel wood: species richness correlated to stand age and dead wood features. Biological Conservation 101, 1-8.

Nordén, B., Götmark, F., Tönnberg, M., Ryberg, M., 2004a. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. Forest Ecology and Management 194, 235-248.

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

Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology 4, 355-364.

Noss, R.F., 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators. Forest Ecology and Management 115, 135-146.

OCDE, 1993. Jeu de base d'indicateurs de l'OCDE pour l'étude de performance environnementale. OECD Environment Monographs 83.

Ódor, P., Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., Aude, E., van Dort, K.W., Piltaver, A., Siller, I., Veerkamp, M.T., Walleyn, R., Standovár, T., van Hees, A.F.M., Kosec, J., Matocec, N., Kraigher, H., Grebenc, T., 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. Biological Conservation 131, 58-71.

Office National des Forêts (ONF), 2005. Ilots de vieillissement: mode d'emploi - Pourquoi et comment installer des îlots de vieillissement dans les forêts du Morvan?, Bougogne & Champagne-Ardennes: 25.

Office National des Forêts (ONF), 2009a. Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques. Instruction nationale INS-09-T-71. p. 11

Office National des Forêts (ONF), 2009b. Îlots de vieux bois. Instruction nationale NDS-09-T-310. p. 6.

Office National des Forêts (ONF), 2009c. Modalité de désignation des coupes et contrôle de l'exploitation. Instruction nationale INS-09-T-69. p. 7.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., Hermansson, J., 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. Biological Conservation 81, 221-231.

Økland, B., 2002. Canopy cover favours sporocarp-visiting beetles in spruce forests. Norwegian Journal of Entomology 49, 29-39.

Økland, B., Bakke, A., Hagvar, S., Kvamme, T., 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. Biodiversity and Conservation 5, 75-100.

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2008. The vegan package - Community Ecology package, v1.13-1, http//vegan.r-forge.rproject.org/.

Olsson, B.A., Staaf, H., 1995. Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. Journal of Applied Ecology 32, 640-654.

Owens, A.K., Moseley, K.R., McCay, T.S., Castleberry, S.B., Kilgo, J.C., Ford, W.M., 2008. Amphibian and reptile community response to coarse woody debris manipulations in upland loblolly pine (Pinus taeda) forests. Forest Ecology and Management 256, 2078-2083.

Pacala, S., Socolow, R., 2004. Stabilization wedges: Solving the climate problem for the next 50 years with current technologies. Science 305, 968-972.

Paillet, Y., Berges, L., Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., et al., 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. Conservation Biology 24, 101-112.

Paine, L.K., Todd L, P., Undersander, D.J., Rineer, K.C., Bartelt, G.A., Temple, S.A., Sample, D.W., Klemme, R.M., 1996. Some ecological and socio-economic considerations for biomass energy crop production. Biomass and Bioenergy 10, 231-242.

Palm, T., 1959. Die Holz- und Rindenkäfer der süd- und mittelschwedischen Laubbäume. Opuscula Entomologica Supplement 16, pp. 1-374.

Palmer, M., 2004. Ordination methods for ecologists, http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/ .

Penttilä, R., Siitonen, J., Kuusinen, M., 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal Picea abies forests in southern Finland. Biological Conservation 117, 271-283.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Penttila, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita, H., Hanski, I., 2006. Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. Oikos 114, 225-240.

Proe, M.F., Dutch J., Griffiths J., 1994. Harvest residue effects on micro-climate, nutrition, and early growth of Sitka spruce (Picea sitchensis) seedlings on a restock site. New Zealand Journal of Forest Science 24, 390-401.

Raivio, S., Normark, E., Pettersson, B., Salpakivi-Salomaa, P., 2001. Science and the management of boreal forest biodiversity - Forest industries' views. Scandinavian Journal of Forest Research, 99-104.

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

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

Ranius, T., Kindvall, O., Kruys, N., Jonsson, B.G., 2003. Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. Forest Ecology and Management 182, 13-29.

Ranius, T., Ekvall, H., Jonsson, M., Bostedt, G., 2005. Cost-efficiency of measures to increase the amount of coarse woody debris in managed Norway spruce forests. Forest Ecology and Management 206, 119-133.

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

Ranius, T., Jonsson, M., 2007. Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests. Journal for Nature Conservation 15, 120-130.

Ranius, T., Johansson, V., Fahrig, L., 2011. A comparison of patch connectivity measures using data on invertebrates in hollow oaks. Ecography 33, 971-978.

Ranius, T., Roberge, J.M., 2011. Effects of intensified forestry on the landscape-scale extinction risk of dead wood dependent species. Biodiversity and Conservation, 1-16.

Renvall, P., 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. Karstenia 35, pp. 1–51.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Rouveyrol, P., 2009. Caractérisation d'un îlot idéal de vieux arbres en forêt de montagne, p. 185. ENGREF. AgroParisTech, Paris.

Rudolphi, J., Gustafsson, L., 2005. Effects of forest-fuel harvesting on the amount of deadwood on clear-cuts. Scandinavian Journal of Forest Research 20, 235-242.

Saint-Germain, M., Drapeau, P., M. Buddle, C., 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. Ecography 30, 737-748.

Schiegg, K., 2000. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. Ecoscience 7, 290-298.

Schiegg, K., 2001. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. Forest Ecology and Management 149, 295-304.

Schroeder, L.M., Ranius, T., Ekbom, B., Larsson, S., 2006. Recruitment of saproxylic beetles in high stumps created for maintaining biodiversity in a boreal forest landscape. Canadian Journal of Forest Research 36, 2168-2178.

Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. Ecological Bulletins 49, 11-41.

Siitonen, J., Martikainen, P., 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying Populus tremula: A comparison between Finnish and Russian Karelia. Scandinavian Journal of Forest Research 9, 185-191.

Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., Rauh, J., 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. Forest Ecology and Management 128, 211-225.

Siitonen, J., Saaristo, L., 2000. Habitat requirements and conservation of Pytho kolwensis, a beetle species of old-growth boreal forest. Biological Conservation 94, 211-220.

Sikström, U., 2004. Survival, growth and needle element concentrations of Picea abies (L.) Karst. seedlings after brash removal in a previously N fertilized stand. Forest Ecology and Management 203, 123-134.

Sillett, S.C., Van Pelt, R., Koch, G.W., Ambrose, A.R., Carroll, A.L., Antoine, M.E., Mifsud, B.M., 2010. Increasing wood production through old age in tall trees. Forest Ecology and Management 259, 976-994.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., Uotila, A., 2002a. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. Biological Conservation 106, 19-27.

Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.-L., 2002b. Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. Ecography 25, 42-52.

Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. Forest Ecology and Management 174, 365-381.

Sippola, A.L., Siitonen, J., Punttila, P., 2002. Beetle diversity in timberline forests: A comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. Annales Zoologici Fennici 39, 69-86.

Smith, J.E., Molina, R., Huso, M.M.P., Luoma, D.L., McKay, D., Castellano, M.A., Lebel, T., Valachovic, Y., 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii) in the Cascade Range of Oregon, USA. Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique 80, 186-204.

Soberón M., J., Llorente B., J., 1993. The Use of Species Accumulation Functions for the Prediction of Species Richness. Conservation Biology 7, 480-488.

Speight, M.C.D., 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Publications and Documents Division, Strasbourg, France.

Spitzer, L., Konvicka, M., Benes, J., Tropek, R., Tuf, I.H., Tufova, J., 2008. Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. Biological Conservation 141, 827-837.

Stenbacka, F., Hjältén, J., Hilszczanski, J., Dynesius, M., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. Ecological Applications 20, 2310-2321.

Stokland, J.N., Tomter, S.M., Soderberg, U., 2004. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. EFI Proceedings, 207-226.

Sturtevant, B.R., Bissonette, J.A., Long, J.N., 1996. Temporal and spatial dynamics of boreal forest structure in western Newfoundland: silvicultural implications for marten habitat management. Forest Ecology and Management 87, 13-25.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Su, J.C., Woods, S.A., 2001. Importance of sampling along a vertical gradient to compare the insect fauna in managed forests. Environmental Entomology 30, 400-408.

Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M., Knight, T.M., 2004. The need for evidence-based conservation. Trends in Ecology & Evolution 19, 305-308.

Sverdrup-Thygeson, A., Ims, R.A., 2002. The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. Biological Conservation 106, 347-357.

Thorne, R.S., Williams, W.P., Cao, Y., 1999. The influence of data transformations on biological monitoring studies using macroinvertebrates. Water Research 33, 343-350.

Thunes, K.H., Midtgaard, F., Gjerde, I., 2000. Diversity of coleoptera of the bracket fungus Fomitopsis pinicola in a Norwegian spruce forest. Biodiversity and Conservation 9, 833-852.

Ulyshen, M.D., Hanula, J.L., 2009. Habitat associations of saproxylic beetles in the southeastern United States: A comparison of forest types, tree species and wood postures. Forest Ecology and Management 257, 653-664.

Vallauri, D., Poncet, L., 2002. La protection des forêts en France : Indicateurs 2002, Rapport WWF, p. 100, France.

Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.M., Islam, N., 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. Forest Ecology and Management 225, 190-199.

Veerle, D., 2009. Increased use of biomass: recommendations for ensuring it is environmentally responsible and socially just, In Bioenergy and forests Briefing Note 04.

Verkerk, P.J., Lindner, M., Zanchi, G., Zudin, S., 2011. Assessing impacts of intensified biomass removal on deadwood in European forests. Ecological Indicators 11, 27-35.

Vodka, S., Konvicka, M., Cizek, L., 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. Journal of Insect Conservation, 1-10.

Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2010. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. Biological Conservation 144, 441-450.

Walmsley, J.D., Godbold, D.L., 2009. Stump harvesting for bioenergy - A review of the environmental impacts. Forestry 83, 17-38.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Waring, R.-H., Schlesinger, W.-H., 1985. Forest Ecosystems: Concepts and Management, In Academic Press. p. 340, Orlando, Florida.

Wheeler, Q., Blackwell, M., 1994. Fungus-insect relationships. Columbia University Press, New York.

Wikars, L.O., Sahlin, E., Ranius, T., 2005. A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. Canadian Entomologist 137, 304-324.

Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. Forest Ecology and Management 255, 1251-1261.

Woodall, C., Williams, M.S., 2005. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program. General Technical Report - North Central Research Station, USDA Forest Service, iii + 47 pp.

Woodall, C.W., Rondeux, J., Verkerk, P.J., Stahl, G., 2009. Estimating dead wood during national forest inventories: A review of inventory methodologies and suggestions for harmonization. Environmental Management 44, 624-631.

Woodward, F.I., Diament, A.D., 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. Functional Ecology 5, 202-212.

Wu, J., Xiao-Dong, Y., Hong-Zhang, Z., 2008. The saproxylic beetle assemblage associated with different host trees in Southwest China. Insect Science 15, 251-261.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Annexes

Et compléments

Annexe 1

Liste des productions associées à cette thèse

Annexe 2

Protocole Dendrométrie Emergence

Annexe 3

Protocole Dendrométrie Taillis Vieillis

Annexe 4

Protocole Dendrométrie Tronçais

Annexe 5

Liste faunistique des coléoptères saproxyliques récoltés dans les 3 volets de la thèse

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Annexe 1

Liste des productions associées à cette thèse

Articles de revues scientifiques à comité de lecture

Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H. and Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecological Indicators 11, 1027-1039.

Lassauce, A., Lieutier F., and Bouget, C., 2012. Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests. Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. Biological conservation, in press.

Lassauce, A., Larrieu L., Paillet Y., and Bouget, C., submitted in Insect Conservation and Diversity: The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest.

Lassauce, A., Anselle P., Lieutier F., and Bouget, C., 2012. Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: a case study in French deciduous forests. Forest ecology and management 266, 273–285.

Bouget, C., **Lassauce, A**., and Jonsell M.., review submitted in Canadian Journal of Forest Research. Fuelwood-based forestry and biodiversity conservation – a literature review focused on a European case study.

Communications orales

Bouget, C. et **Lassauce, A**., octobre 2011: Vieillissement des forêts et biodiversité saproxylique. Les TSF à taillis vieillis et les vieilles futaies constituent-ils des réservoirs de biodiversité ?**,** Présentation de la thèse aux journées du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones (GEFF).

Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H. and Bouget, C.: Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. In: international symposium on dynamics and ecological services of deadwood in forest ecosystems, Rouyn-Noranda, Canada, May 15-19 2011.

Paillet, Y., **Lassauce, A**., Bergès, L., Bouget, C. (2010). Boreal forests are privileged playgrounds for biodiversity research: quantitative reviews on management and deadwood. In: Northern Primeval Forests - Ecology, conservation and management (Prifor 2010), Sundsvall, Sweden, August 9-13, 2010.

Lassauce, A. and Bouget, C., octobre 2009: Intensification de la sylviculture, développement de la filière bois énergie et conservation de la biodiversité saproxylique. Présentation de la thèse aux journées du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones (GEFF).

Poster

Lassauce, A. and Bouget, C.: Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests. Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. In: international symposium on dynamics and ecological services of deadwood in forest ecosystems, Rouyn-Noranda, Canada, May 15-19 2011.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

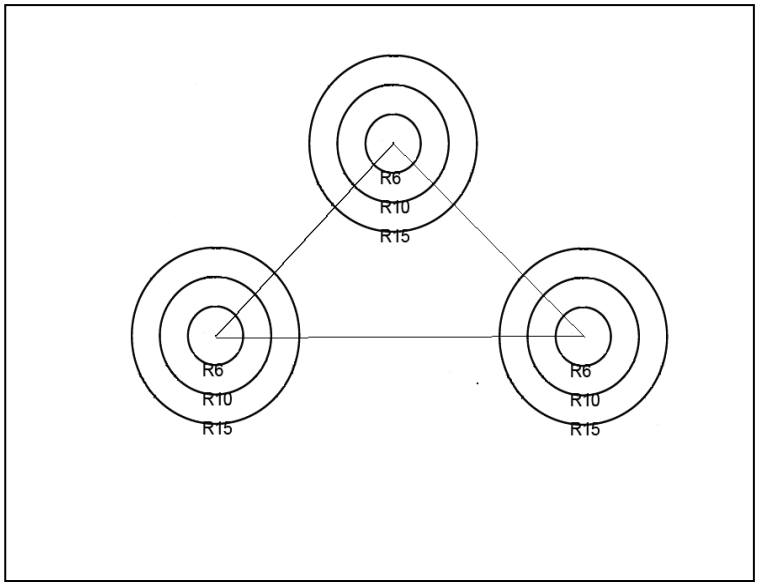
Annexe 2

Protocole Dendrométrie Emergence

Objectifs : Variables synthétiques à estimer :

- Volume de rémanents : total, par essence, par classe de diamètre, par classe de décomposition (estimation du volume de rémanents laissés au moment de l'exploitation)
- Mode d'agrégation des rémanents
- Surface terrière des ligneux vivants (indice de clarté du peuplement)

1. Configuration du dispositif (cf schéma)



• 3 placettes circulaires de rayon 6, 10, 15 (avec des seuils de diamètre différents pour BV)

• 3 transects de 50 m de longueur qui relient les centres des placettes circulaires.

2. Mesures

• Diamètres : diamètre compensé en classes de 5 cm, au compas à 1m30 ou au ruban.

• Arbres vivants et dépérissants (essence, D130).

• Bois mort debout (essence, écorce, pénétration, H, D130)
  - ➢ arbres morts
  - ➢ chandelles

• Rémanents
  - ➢ Pas de seuil de diamètre
  - ➢ Essence, décomposition, agrégation

3. Types de placettes utilisées

Cas des arbres sur pied vivant

Placettes concentriques avec seuils de diamètre différents
Les arbres seront échantillonnés sur 3 cercles de 6, 10, 15 de rayon.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

- Série de placettes concentriques d'inventaire des individus vivants sur pied :
  - 3 placettes de rayons 6 (classe 10), 10 (classe 10 pour BM sur pied, classe 20 pour BVivant), 15 (classe 20 pour BMort sur pied, classe 30 pour BVivant).

Chaque individu doit impérativement être affecté à un cercle d'inventaire pour pouvoir exploiter les données à différentes échelles d'expression locale du peuplement et permettre un emboîtement avec d'autres protocoles de mesure.

Placettes	**Surface cumulée**	**BM au sol**	**BM sur pied**	**Arbres vivants**	**Bois M du houppier (de dbh>40)**	**Souche > 20 cm**
6m	113 m²	/	> classe 10 (D>7.5)	> classe 10 (D>7.5)	inventaire en plein	inventaire en plein
10m	314 m²	/	> classe 10 (D>7.5)	> classe 20 (D>17.5)		
15m	706 m²	/	> classe 20 (D>17.5)	> classe 30 (D>27.5)		

Arbres vivant et dépérissant

La règle suivante sera utilisée pour distinguer les arbres vivants des arbres morts : si la partie vivante est très réduite et si plus de 50% du volume est en train de se décomposer, l'arbre sera considéré comme mort.

Noter par individu :
- essence
- diamètre D130 , perpendiculaire au centre de la placette.
- "statut" = arbre vivant (pas de symbole), arbre dépérissant (D)

Arbre mort, chandelles

Pour les arbres morts et les chandelles hautes (>4m) prendre D 130,
Pour les chandelles basses (< 4m) mesurer $D_{h/2}$ + H

Noter par individu :
- essence
- "statut" = chandelle basse, chandelle haute, arbre mort
- Stade de décomposition : cf. paragraphe
- Chablis : indiquer si pièce de bois est rattachée à la souche.

Stade de décomposition

A partir du protocole européen CostE4 (4 classes pour nécromasse aérienne et au sol, utilisant le degré de pourriture et la dégradation de l'écorce), nous suggérons de séparer ces deux critères pour décrire le stade de décomposition en 2 variables complémentaires. Nous

supposons que la déhiscence de l'écorce est négativement corrélée au recouvrement résiduel de l'écorce.
Le 'test du couteau' **:**

-écorce :

présente sur tout le billon,
totalement absente du billon

-pourriture du bois 'test du couteau' :

dur, ou non altéré (cf bois tendres : tremble, saules, bouleau)
pénétration < 1/3 du diamètre,
pénétration > 1/3 du diamètre
pourriture généralisée

Cas du bois mort au sol

Selon l'agrégation:

- **Dispersés** : Inventaire des transects de 50m, qui relie les centres des placettes circulaires. Adaptation de la longueur du transect à la parcelle. Lorsqu'un rémanent est coupé par le transect, on note :
  - essence
  - décomposition
  - diamètre

- **en Tas** : Inventaire en plein dans le triangle formé par les transects, donner le nombre de tas et le volume par tas, prendre la longueur, la largeur et la hauteur, faire un diamètre moyen de branche (mesure de 5 diamètres de branche par tas), noter toute les pièces de bois d'un diamètre supérieur à 10 cm et d'une longueur supérieur à 1 m qui compose le tas. Evaluer à l'œil un pourcentage de vide. Adapter les mesures à la forme géométrique du tas,

Si trop de tas ne faire que la moitié du triangle, lorsqu'un tas est intercepté par le transect, ne prendre que la partie dans le triangle si supérieur à 50 cm.

Souches

A partir de la classe 20, noter le diamètre supérieur, l'essence, la décomposition (noter creux en cas de souches creuses), ainsi que la hauteur.

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

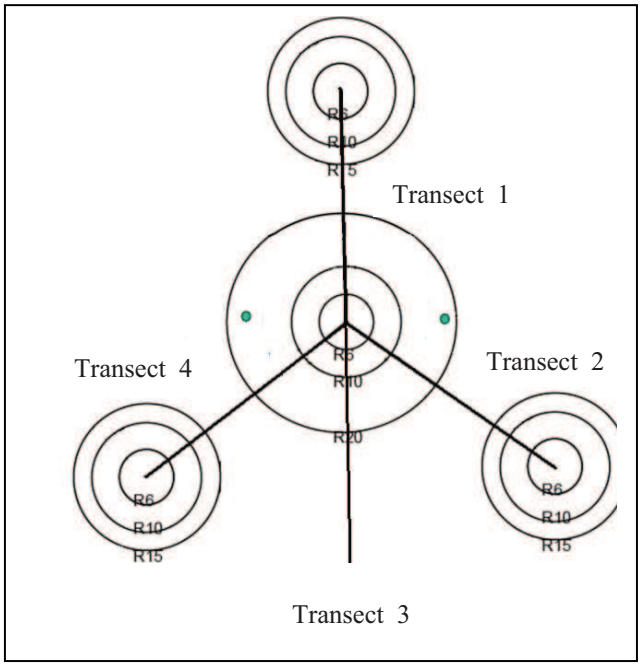
Annexe 3

Protocole Dendrométrie Taillis vieillis

Sur chaque placette à partir du point d'intérêt représenté par la paire de pièges un protocole de relevé dendrométrique sera mis en place et aura pour objectif :

- la caractérisation des éléments associés au vieillissement du taillis
  - diamètre moyen des tiges
  - densité de tiges dans le peuplement (espace de vol)
  - densité de tiges mortes sur pied,
  - volume de bois mort des essences pionnières en cours d'écroulement,
  - composition du taillis en essences vivantes
  - ambiance (ombre/lumière/demi-ombre)
- la caractérisation des éléments connexes différenciant géographiquement les placettes
  - densité et surface terrière des réserves de chêne

1. Configuration du dispositif (cf. schéma)



Marquage et/ou piquetage bois (tête rouge) du centre de la placette

- **1 placette centrale** : avec 3 sous placettes circulaires de rayon 6,10, et 20 (avec des seuils de diamètre différents pour BM ou BV)

- **3 placettes satellites** périphériques, situées à 50m du point central avec un angle de 120°, de rayon 6, 10, 15 (avec des seuils de diamètre différents pour BV et BM).

- **4 transects**, de 50 m de longueur reliant les centres des parcelles circulaires

2. Mesures

- Diamètres : diamètre compensé en classes de 5 cm, au compas 1m30 ou au rubar

- Arbres vivants et dépérissants (essence, D_{130})
- Bois mort debout (essence, écorce, pénétration, H, D_{130})
    - arbres morts
    - chandelles hautes
    - chandelles basses

3. Types de placettes utilisées

Cas des arbres sur pied (vivant, dépérissant ou mort) et chandelles de diamètre >2,5 cm (> classe 5).

Placettes concentriques avec seuils de diamètre différents
Les arbres seront échantillonnés sur 3 cercles de 6, 10, 15m ou 20m de rayon pour la centrale.
Ces arbres ne seront pas localisés.

- ·Série de placettes concentriques d'inventaire des individus vivants et morts sur pied :
    - 3 placettes de rayons 6 (classe 5), 10 (classe 10 pour BMort, classe 20 pour BVivant), 15 ou 20 (classe 20 pour BMort, classe 30 pour BVivant).

Placettes	Surface cumulée	BM sur pied	Arbres vivants	Souche > 20 cm
6m	113 m²	> classe 5 (D>2.5)	> classe 10 (D>7.5)	inventaire en plein
10m	314 m²	> classe 10 (D>7.5)	> classe 20 (D>17.5)	
15 ou 20m	1256 m²	> classe 20 (D>17.5)	> classe 30 (D>27.5)	

Arbres vivants et dépérissants :

Noter par individu :

- essence
- diamètre D130, perpendiculaire au centre de la placette.
- "statut" = arbre vivant (pas de symbole), arbre dépérissant (D)

Arbres morts, chandelles

Pour les arbres morts et les chandelles hautes (>4m) prendre D 130,
Pour les chandelles basses (< 4m) mesurer $D_{h/2}$ + H

Noter par individu :

- essence
- "statut" = chandelle basse, chandelle haute, arbre mort
- Stade de décomposition (écorce et pourriture du bois « test du couteau »

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

- Chablis : indiquer si pièce de bois est rattachée à la souche.

Souches

A partir de la classe 20, noter le diamètre supérieur, l'essence, la décomposition (noter creux en cas de souches creuses), ainsi que la hauteur.

Stade de décomposition

A partir du protocole européen CostE4 (4 classes pour nécromasse aérienne et au sol, utilisant le degré de pourriture et la dégradation de l'écorce), nous suggérons de séparer ces deux critères pour décrire le stade de décomposition en 2 variables complémentaires. Nous supposons que la déhiscence de l'écorce est négativement corrélée au recouvrement résiduel de l'écorce.
Le 'test du couteau' **(Voir protocole partie 1 "émergence")**

Bois mort au sol :

Inventaire des transects de 50m reliant les centres des parcelles circulaires. Adaptation de la longueur du transect à la parcelle. Lorsqu'un bois mort est coupé par le transect, on note :

- essence
- décomposition
- diamètre

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

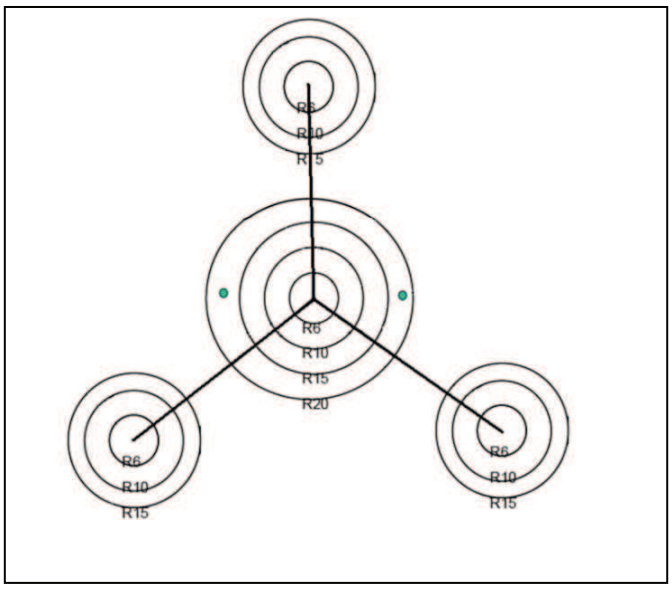
tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Annexe 4

Protocole Dendrométrie Tronçais

Objectifs : Variables synthétiques à estimer :

- Volume de bois mort dans le houppier
- Volume de bois mort au sol et debout
- Surface terrière des ligneux vivants



1. Configuration du dispositif (cf schéma)

Marquage et/ou piquetage bois (tête rouge) du centre de la placette

- 1 placette centrale à mesures renforcées :
  - 4 sous-placettes circulaires de rayon 6,10, 15, et 20 (avec des seuils de diamètre différents pour BM ou BV)

- 3 placettes satellites périphériques, situées à 40m du point central avec un angle de 120°, de rayon 6, 10, 15 (avec des seuils de

- 3 transects de 50 m de longueur qui relient les centres des placettes circulaires.

2. Mesures

- Diamètres : diamètre compensé en classes de 5 cm, 2 mesures en croix à partir de la classe 20, au compas 1m sous la classe 80, au ruban au delà de la classe 80. Pas de correction de pente

- Arbres vivants et dépérissants (essence, D_{130})
- Bois mort debout (essence, écorce, pénétration, H, D_{130})
  - arbres morts
  - chandelles hautes
  - chandelles basses

- Bois mort au sol
  - Pas de seuil de diamètre
  - Essence, décomposition, agrégation

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

3. Types de placettes utilisées

Cas des arbres sur pied (vivant, dépérissant ou mort) et chandelles de diamètre >7,5 cm (> classe 5).

Placettes concentriques avec seuils de diamètre différents
Les arbres seront échantillonnés sur 3 cercles de 6, 10, 15m de rayon.
Ces arbres ne seront pas localisés.

- ·Série de placettes concentriques d'inventaire des individus vivants et morts sur pied :
  - 3 placettes de rayons 6 (classe 10), 10 (classe 10 pour BMort, classe 20 pour BVivant), 15 (classe 20 pour BMort, classe 30 pour BVivant), 20 (classe 30 pour BM, classe 50 pour BV).

Placettes	Surface cumulée	BM au sol	BM sur pied	Arbres vivants	Bois M du houppier (de dbh>40)	Souche > 20 cm
6m	113 m²	> classe 10 (D>7.5)	> classe 10 (D>7.5)	> classe 10 (D>7.5)	Non faisable	inventaire en plein
10m	314 m²	> classe 10 (D>7.5)	> classe 10 (D>7.5)	> classe 20 (D>17.5)		
15m	706 m²	> classe 20 (D>17.5)	> classe 20 (D>17.5)	> classe 30 (D>27.5)		
20m	1256 m²	> classe 30 (D>27.5)	> classe 30 (D>27.5)	> classe 50 (D>47.5)		

Arbres vivant et dépérissant

La règle suivante sera utilisée pour distinguer les arbres vivants des arbres morts : si la partie vivante est très réduite et si plus de 50% du volume est en train de se décomposer, l'arbre sera considéré comme mort.

Noter par individu :

- essence
- diamètre D130 , perpendiculaire au centre de la placette.
- ''statut'' = arbre vivant (pas de symbole), arbre dépérissant (D)

Arbre mort, chandelles

Pour les arbres morts et les chandelles hautes (>4m) prendre D 130,
Pour les chandelles basses (< 4m) mesurer $D_{h/2}$ + H

Noter par individu :

- essence
- ''statut'' = chandelle Basse, chandelle haute, arbre mort

- Stade de décomposition : cf. paragraphe
- Contact avec le sol sous forme d'une variable cf. paragraphe
- Chablis : indiquer si pièce de bois est rattachée à la souche.

Cas du bois mort au sol < 7.5 cm : transect

Inventaire des transects de 40m, qui relie les centres des placettes circulaires. Adaptation de la longueur du transect à la parcelle. Lorsqu'un bois mort est coupé par le transect, on note :

- essence
- décomposition
- diamètre

Cas du bois mort au sol (à partir d'un diamètre de 7,5 cm)

Pour les pièces dont le diamètre est supérieur à 7,5 cm, en utilisant plusieurs placettes circulaires concentriques de rayon 6, 10, 15, 20 m

Mesures dans les placettes circulaires (à partir d'un diamètre de 7,5 cm) :
La pièce de bois est découpée virtuellement en billons réguliers de 2m. Pour les bois morts au sol, décomposer en billons permet d'enregistrer la présence de gros diamètres de base de tige, mieux qu'un diamètre moyen ou le D130, évidemment plus faible)[2].

Règle d'inclusion et de troncature : Lorsque la pièce de bois est limite, seule la partie inscrite à l'intérieur de la placette est mesurée.

Si une pièce intersecte plusieurs rayons d'étude, mesurer tous les billons en même temps quel que soit le cercle.

En cas de billon de moins d'un mètre en limite de rayon, recommencer les mesures à partir de la limite de rayon dans le rayon supérieur (et non à partir du dernier billon mesuré dans le rayon précédent)
Inventorier les billons de 2m inscrits dans le cercle de rayon en cours d'inventaire, en cm au m compensé, et de diamètre supérieur au seuil de cette placette (seuil de découpe à 1 m du gros bout du billon) :
Enregistrement des billons :

- o Diamètre à 1 m du gros bout > seuil de découpe du rayon concerné,
- o L > 1m

Notation par billon :

- numéro d'arbre ou regroupement des lignes billons d'un même arbre avec accolade
- le stade de décomposition (1 variables en 4 classes, 1 en 3 classes)
- diamètre mesuré à 1m du gros bout du billon (classes de 5 cm, ex : 20 = [17,5 ; 22,5 cm[ ),
- l'essence
- le contact avec le sol (1 variable à 3 classes)
- le statut : sol ou dressé (bois encroué suspendu), ou chablis

Pas de mesure de longueur de billons, mais inventaire de billons de 2m

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Souches

A partir de la classe 20, noter le diamètre supérieur, l'essence, la décomposition (noter creux en cas de souches creuses), ainsi que la hauteur.

Stade de décomposition

A partir du protocole européen CostE4 (4 classes pour nécromasse aérienne et au sol, utilisant le degré de pourriture et la dégradation de l'écorce), nous suggérons de séparer ces deux critères pour décrire le stade de décomposition en 2 variables complémentaires. Nous supposons que la déhiscence de l'écorce est négativement corrélée au recouvrement résiduel de l'écorce.
Le 'test du couteau' **(Voir protocole partie 1 "émergence")**

Microhabitats

En collaboration avec Laurent Larrieu de l'INRA de Toulouse une évaluation de la biodiversité potentielle des peuplements forestiers devrait être réalisée sur les parcelles grâce à la méthode de l'IBP (Indice de Biodiversité Potentielle).

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Annexe 5

Liste faunistique des coléoptères saproxyliques récoltés dans les 3 volets de la thèse

Sapro : saproxylophage, *Myc* : mycétophage, *Xy2* : xylophage secondaire, *Pred* : prédateur, *Sap* : saprophage, *n.c* : non connu

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
Aderidae	**Aderus populneus**	Sapro	Assez commun			1
	Euglenes pygmaeus	Sapro	Assez rare			1
	Phytobaenus amabilis	Sapro	Assez rare		1	
Alexiidae	**Sphaerosoma pilosum**	Sapro	n.c.	1		
Anobiidae	**Dorcatoma chrysomelina**	Myc	Assez commun			2
	Dorcatoma sp.	Myc	n.c.		2	
	Ernobius abietis	Xy2	Assez commun		2	
	Gastrallus immarginatus	Xy2	Assez commun		2	3
	Gastrallus laevigatus	Xy2	Assez commun			5
	Grynobius planus	Xy2	Assez commun		1	1
	Hadrobregmus denticollis	Xy2	Assez rare			5
	Hemicoelus costatus	Xy2	Commun	6	74	213
	Hemicoelus fulvicornis	Xy2	Commun	4	241	34
	Hemicoelus nitidus	Xy2	Commun		16	32
	Ochina latrellii	Sapro	Assez rare		1	
	Ochina ptinoides	Xy2	Assez commun			2
	Oligomerus brunneus	Xy2	Commun		4	14
	Ptilinus fuscus	Xy2	Assez rare	18	1	31
	Ptilinus pectinicornis	Xy2	Assez commun	19	69	2
	Ptinomorphus imperialis	Xy2	Assez commun	1	9	5
	Ptinus bidens	Sap	Commun	18	4	1
	Ptinus lichenum	Sap	Assez commun			3
	Ptinus rufipes	Sap	Assez commun		1	
	Ptinus sp.	Sap	n.c.	3	3	108
	Ptinus subpilosus	Sap	Assez commun	3	1	7
	Xestobium plumbeum	Xy2	Assez commun	1	3	50
	Xestobium rufovillosum	Xy2	Assez commun		4	

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
Anthribidae	Anthribus nebulosus	Pred	Assez commun	1	4	
	Choragus sheppardi	Myc	Assez commun			2
	Dissoleucas niveirostris	Sapro	Assez commun	1	1	3
	Enedreytes sepicola	Sapro	Assez commun		2	
	Platyrhinus resinosus	Sapro	Assez commun	5		3
	Platystomos albinus	Sapro	Assez commun	40	102	17
	Tropideres albirostris	Sapro	Assez commun	5	5	4
Biphyllidae	Biphyllus lunatus	Myc	Assez rare			1
	Diplocoelus fagi	Myc	Commun	65	132	88
Bothrideridae	Oxylaemus cylindricus	Pred	Assez commun	1	3	11
	Teredus cylindricus	Pred	Assez rare			4
Buprestidae	Agrilus angustulus	Xy2	Commun		2	
	Agrilus hastulifer	Xy2	Commun	5	4	
	Agrilus olivicolor	Xy2	Assez commun	21	1	
	Agrilus sulcicollis	Xy2	Assez commun	2	1	
	Anthaxia hungarica	Xy2	Commun	3		
	Anthaxia salicis	Xy2	Assez commun	1		
Cantharidae	Malachius sp.	Pred	n.c.	2		
	Malthinus balteatus	Pred	Assez commun			1
	Malthinus fasciatus	Pred	Assez commun			1
	Malthinus flaveolus	Pred	Commun	2	4	6
	Malthinus seriepunctatus	Pred	Commun			2
	Malthinus sp.	Pred	n.c.	1	7	3
	Malthodes brevicollis	Pred	Commun		4	
	Malthodes sp.	Pred	n.c.	2	8	
Cerambycidae	Alosterna tabacicolor	Xy2	Commun		2	9
	Anaglyptus mysticus	Xy2	Assez commun			13
	Anisorus quercus	Xy2	Assez rare		4	
	Anoplodera sexguttata	Xy2	Assez commun		3	3
	Cerambyx scopolii	Xy2	Commun	59	2	5
	Chlorophorus ruficornis	Xy2	Assez rare	1		
	Clytus arietis	Xy2	Commun	4	5	3
	Clytus lama	Xy2	Assez commun	2		
	Clytus tropicus	Xy2	Assez rare		6	
	Cortodera humeralis	Xy2	Assez commun		4	12
	Dinoptera collaris	Xy2	Commun		1	

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Exocentrus adspersus	Xy2	Commun	5	1	
	Grammoptera ustulata	Xy2	Commun		4	
	Leiopus femoratus	Xy2	Assez commun	12	1	
	Leiopus lineii	Xy2	Assez commun		4	
	Leiopus nebulosus	Xy2	Commun	43	13	11
	Leiopus punctulatus	Xy2	Assez rare		1	
	Leptura annularis	Xy2	Rare		2	
	Leptura aurulenta	Xy2	Assez commun	82	7	3
	Mesosa curculionoides	Xy2	Assez commun	1		
	Mesosa nebulosa	Xy2	Commun	11	7	11
	Phymatodes testaceus	Xy2	Commun	77	24	1
	Plagionotus arcuatus	Xy2	Commun	6		
	Plagionotus detritus	Xy2	Assez commun		1	
	Poecilium alni	Xy2	Commun		1	
	Poecilium pusillum	Xy2	Assez commun			1
	Pogonocherus hispidulus	Xy2	Assez commun	2	1	5
	Prionus coriarius	Xy2	Assez commun		5	4
	Pyrrhidium sanguineum	Xy2	Commun	226	4	5
	Rhagium bifasciatum	Xy2	Assez commun		4	16
	Rhagium inquisitor	Xy2	Commun		1	
	Rhagium mordax	Xy2	Assez commun	9	18	78
	Rhagium sycophanta	Xy2	Assez commun		76	53
	Rhamnusium bicolor	Xy2	Assez rare			2
	Ropalopus femoratus	Xy2	Assez rare		2	
	Rutpela maculata	Xy2	Commun	34	25	19
	Saperda scalaris	Xy2	Assez commun		2	
	Stenocorus meridianus	Xy2	Assez commun		42	
	Stenostola dubia	Xy2	Assez commun		20	
	Stenurella bifasciata	Xy2	Commun		1	
	Stenurella melanura	Xy2	Commun	8	9	16
	Stictoleptura rubra	Xy2	Commun	3		
	Stictoleptura scutellata	Xy2	Assez commun		3	3
	Xylotrechus antilope	Xy2	Assez commun	33		
	Xylotrechus arvicola	Xy2	Assez commun	2	2	4
Cerophytidae	**Cerophytum elateroides**	Sapro	Assez rare		2	
Cerylonidae	**Cerylon deplanatum**	Pred	Assez rare		4	4
	Cerylon fagi	Pred	Assez commun	29		1
	Cerylon ferrugineum	Pred	Commun	29	102	30

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Cerylon histeroides	Pred	Commun	16	14	2
	Cerylon impressum	Pred	Assez rare			1
Ciidae	**Cis boleti**	Myc	Commun	102		1
	Cis castaneus	Myc	Commun	5		
	Cis fagi	Myc	Commun	1		
	Cis fissicollis	Myc	Rare			1
	Cis fissicornis	Myc	Assez commun		1	
	Cis glabratus	Myc	Commun	3		
	Cis micans	Myc	Commun	23	20	39
	Cis rugulosus	Myc	Commun	11		1
	Cis setiger	Myc	Commun		1	
	Cis striatulus	Myc	Commun	1		
	Ennearthron cornutum	Myc	Commun	2	4	1
	Ennearthron cornutum	Myc	Commun	10		
	Octotemnus glabriculus	Myc	Commun	197		1
	Orthocis alni	Myc	Commun		3	1
	Orthocis festivus	Myc	Commun	25	5	3
	Orthocis lucasi	Myc	Commun		1	
	Orthocis pygmaeus	Myc	Commun	2		
	Orthocis vestitus	Myc	Commun	37	3	13
	Strigocis bicornis	Myc	Commun	17		
	Sulcacis fronticornis	Myc	Commun	1		
	Sulcacis nitidus	Myc	Commun	1		
	Wagaicis wagai	Myc	Assez rare	3		
	Xylographus bostrichoides	Myc	Assez commun			1
Cleridae	**Clerus mutillarius**	Pred	Commun		4	5
	Opilo domesticus	Pred	Assez commun			1
	Opilo mollis	Pred	Assez commun	1	2	3
	Thanasimus formicarius	Pred	Commun		38	
	Tillus elongatus	Pred	Assez commun	36	7	
Corylophidae	**Arthrolips sp.**	Sap	n.c.	9		12
	Orthoperus sp.	Sap	n.c.		6	
	Sericoderus lateralis	Sap	Commun			6
	Sericoderus sp.	Sap	n.c.		2	
Cryptophagidae	**Atomaria alpina**	Sap	n.c.	1		
	Atomaria sp.	Sap	n.c.	1		
	Cryptophagus sp.	Myc	n.c.	17		
Cucujidae	**Pediacus depressus**	Pred	Assez rare	3	1	68
	Pediacus dermestoides	Pred	Assez commun	16		15
Curculionidae	**Acalles camelus**	Sapro	Assez commun	2		

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Acalles ptinoides	Sapro	Assez commun	2		
	Camptorhinus statua	Sapro	Assez rare			2
	Cyclorhipidion bodoanus	Xy2	Assez commun	332	76	61
	Dryophthorus corticalis	Xy2	Commun			2
	Hylesinus fraxini	Xy2	Commun		3	
	Kyklioacalles roboris	Sapro	Assez commun	5		
	Magdalis sp.	Xy2	n.c.		2	
	Platypus cylindrus	Xy2	Commun	10	1	1
	Trachodes hispidus	Xy2	Assez commun	31		
Scolytidae	**Crypturgus pusillus**	Xy2	Commun	82		
	Dendroctonus micans	Xy2	Assez commun	16	2	
	Dryocoetes autographus	Xy2	Commun	471	2	
	Dryocoetes villosus	Xy2	Commun	1	2	1
	Ernoporicus fagi	Xy2	Commun		4	14
	Hylastes opacus	Xy2	Assez commun			3
	Hylurgops glabratus	Xy2	Assez rare		1	
	Hylurgops palliatus	Xy2	Commun	1		
	Ips acuminatus	Xy2	Commun		1	
	Phloeosinus thujae	Xy2	Commun		1	
	Pityogenes chalcographus	Xy2	Commun	67		
	Pityophthorus pityographus	Xy2	Commun	1		
	Scolytus carpini	Xy2	Assez commun	1	1	
	Scolytus intricatus	Xy2	Commun	228	8	50
	Scolytus mali	Xy2	Assez commun		8	
	Scolytus rugulosus	Xy2	Commun	1	2	7
	Scolytus scolytus	Xy2	Assez commun	4	2	
	Taphrorychus bicolor	Xy2	Commun	260	3	89
	Taphrorychus villifrons	Xy2	Commun	1500	12	142
	Tomicus piniperda	Xy2	Commun	1		
	Trypodendron domesticum	Myc	Commun	114	167	21
	Trypodendron signatum	Myc	Commun	154	418	108
	Xyleborinus saxesenii	Xy2	Commun	200	4443	217
	Xyleborus cryptographus	Myc	Assez commun			2
	Xyleborus dispar	Xy2	Commun	188	6176	1091
	Xyleborus dryographus	Myc	Commun	26	2	4
	Xyleborus monographus	Myc	Commun	28	69	30
	Xylocleptes bispinus	Xy2	Commun		1	
	Xylosandrus germanus	Myc	Commun	176	1615	1079
Dermestidae	**Attagenus brunneus**	Sap	Assez commun		1	
	Ctesias serra	Sap	Commun		1	2

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Dermestes lardarius	Sap	Commun		1	
	Dermestes murinus	Sap	Commun			1
	Megatoma undata	Sap	Commun		5	12
	Trinodes hirtus	Sap	Assez commun			1
Elateridae	**Ampedus cinnaberinus**	Pred	Assez commun		13	8
	Ampedus erythrogonus	Pred	Assez commun			6
	Ampedus glycerus	Pred	Assez commun		25	32
	Ampedus nigerrimus	Pred	Assez commun		3	17
	Ampedus pomorum	Pred	Assez commun	1	1	19
	Ampedus quercicola	Pred	Commun	14	340	268
	Ampedus rufipennis	Pred	Assez commun			1
	Ampedus sanguineus	Pred	Commun	1		1
	Brachygonus megerlei	Pred	Assez commun		2	4
	Calambus bipustulatus	Pred	Assez rare		3	13
	Denticollis linearis	Pred	Commun	11	18	9
	Hypoganus inunctus	Pred	Assez rare		7	5
	Lacon querceus	Pred	Assez rare			1
	Melanotus castanipes	Pred	Commun			5
	Melanotus villosus	Pred	Commun	8	111	152
	Stenagostus rhombeus	Pred	Assez commun	37	22	32
Endomychidae	**Symbiotes latus**	Myc	Assez rare			5
Erotylidae	**Dacne bipustulata**	Myc	Commun	5	270	26
	Triplax lepida	Myc	Assez commun	18	1	3
	Triplax rufipes	Myc	Assez commun	5		
	Triplax russica	Myc	Commun		2	2
	Tritoma bipustulata	Myc	Commun	4	17	1
Eucnemidae	**Dromaeolus barnabita**	Xy2	Assez commun	1	1	
	Eucnemis capucina	Xy2	Assez rare		1	
	Hylis cariniceps	Xy2	Assez commun		4	
	Hylis foveicollis	Xy2	Assez rare	23	7	
	Hylis olexai	Xy2	Assez commun		2	6
	Hylis simonae	Xy2	Assez rare	1	2	7
	Isoriphis marmottani	Xy2	Assez rare	3	1562	139
	Isoriphis melasoides	Xy2	Assez commun	17	1395	1036
	Melasis buprestoides	Xy2	Commun	97	102	72
	Microrhagus lepidus	Xy2	Assez commun	2	6	2
	Microrhagus pygmaeus	Xy2	Assez commun	5	53	17
	Nematodes filum	Xy2	Assez rare			10
Histeridae	**Abraeus perpusillus**	Pred	Assez commun			5

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Gnathoncus buyssoni	Pred	Assez rare			7
	Paromalus flavicornis	Pred	Commun	1	37	2
	Paromalus parallelepipedus	Pred	Commun	1	22	1
	Plegaderus dissectus	Pred	Assez commun	1	1	5
Laemophloeidae	**Cryptolestes duplicatus**	Sap	Commun	116	7	4
	Cryptolestes ferrugineus	Sap	Commun	53	8	1
	Laemophloeus kraussi	Sap	Assez rare			4
	Laemophloeus monilis	Sap	Assez commun	1		
	Leptophloeus clematidis	Sap	Assez commun		2	
	Placonotus testaceus	Sap	Commun	14	7	1
Latridiidae	**Cartodere constricta**	Myc	Assez commun			2
	Cartodere nodifer	Myc	Commun	315	61	25
	Corticaria sp.	Myc	n.c.	19	613	316
	Cortinicara gibbosa	Myc	Commun		70	
	Dienerella clathrata	Myc	n.c.	22		
	Dienerella sp.	Myc	n.c.	27		
	Enicmus brevicornis	Myc	Commun		3	1
	Enicmus rugosus	Myc	Commun	5	36	100
	Enicmus testaceus	Myc	Commun	2	156	149
	Enicmus transversus	Myc	Commun			4
	Latridius hirtus	Myc	Assez commun			1
	Latridius minutus	Myc	Commun			1
	Revelieria genei	Myc	n.c.	1		
	Stephostethus alternans	Myc	Assez commun	4		
	Stephostethus angusticollis	Myc	Commun	142	25	37
	Stephostethus rugicollis	Myc	Assez commun		8	
Leiodidae	**Agathidium confusum**	Myc	Assez commun	4		
	Agathidium nigripenne	Myc	Assez commun	3	20	6
	Agathidium sp.	Myc	n.c.	10	125	
	Anisotoma humeralis	Myc	Commun		2	
Lucanidae	**Aesalus scarabaeoides**	Sapro	Assez rare		1	
	Dorcus parallelipipedus	Sapro	Commun			1
	Lucanus cervus	Xy2	Commun			1
	Platycerus caprea	Sapro	Assez commun	1		2
	Platycerus caraboides	Sapro	Assez commun	6	13	33
Lymexylidae	**Hylecoetus dermestoides**	Xy2	Commun	4	104	1
Melandryidae	**Abdera bifasciata**	Myc	Commun			3
	Conopalpus testaceus	Sapro	Assez commun		39	
	Dircaea australis	Sapro	Assez rare		1	

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Dolotarsus lividus	Sapro	Assez rare	13		
	Hypulus quercinus	Sapro	Assez rare	1	1	
	Melandrya barbata	Sapro	Assez rare	5	17	15
	Melandrya caraboides	Sapro	Assez commun	3	13	11
	Orchesia fasciata	Sapro	Assez rare			1
	Orchesia undulata	Myc	Assez commun	51	14	21
	Osphya bipunctata	Sapro	Assez rare		3	
	Phloiotrya tenuis	Sapro	Assez commun	2	1	
Melyridae	**Aplocnemus impressus**	Pred	Assez commun			3
	Aplocnemus nigricornis	Pred	Assez commun	1		
	Danacea ambigua	Pred	Commun		1	
	Danacea pallipes	Pred	Assez commun		1	
	Dasytes aeratus	Pred	Commun	1	1	8
	Dasytes caeruleus	Pred	Commun	2	16	59
	Dasytes nigrocyaneus	Pred	Assez rare			4
	Dasytes pauperculus	Pred	Assez rare			81
	Dasytes plumbeus	Pred	Commun			2
	Dasytes virens	Pred	Commun		11	3
	Trichoceble floralis	Pred	Assez rare			10
Monotomidae	**Monotoma longicollis**	Sap	Assez rare	6		
	Monotoma picipes	Sap	Assez commun	1		2
	Rhizophagus aeneus	Pred	Assez rare	1	1	
	Rhizophagus bipustulatus	Pred	Commun	184	680	940
	Rhizophagus cribratus	Pred	Assez rare		2	
	Rhizophagus depressus	Pred	Commun	1	1	
	Rhizophagus dispar	Pred	Commun	134		1
	Rhizophagus ferrugineus	Pred	Commun	6	3	8
	Rhizophagus nitidulus	Pred	Assez rare	87		1
	Rhizophagus parallelocollis	Pred	Assez commun	2	10	1
	Rhizophagus perforatus	Pred	Commun		4	1
	Rhizophagus picipes	Pred	Assez commun	2		
Mordellidae	**Mordella sp.**	Sapro	n.c.			6
	Mordellochroa abdominalis	Sapro	Commun		9	7
	Tomoxia bucephala	Sapro	Commun		28	22
Mycetophagidae	**Eulagius filicornis**	Myc	Assez commun		3	
	Litargus balteatus	Myc	Commun		1	
	Litargus connexus	Myc	Commun	8	719	227
	Mycetophagus ater	Myc	Assez rare		52	
	Mycetophagus atomarius	Myc	Assez commun			3

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Mycetophagus fulvicollis	Myc	Assez rare		1	2
	Mycetophagus multipunctatus	Myc	Assez commun		1	1
	Mycetophagus piceus	Myc	Assez commun		16	1
	Mycetophagus quadriguttatus	Myc	Assez commun		2	5
	Mycetophagus quadripustulatus	Myc	Commun		35	3
Nitidulidae	**Amphotis marginata**	Sap	Assez rare		1	
	Carpophilus sexpustulatus	Sap	Commun		10	10
	Carpophilus sp.	Sap	n.c.	12		
	Cryptarcha strigata	Sap	Commun		336	83
	Cryptarcha undata	Sap	Commun		27	18
	Cychramus luteus	Sap	Commun		9	
	Epuraea guttata	Sap	Assez commun			1
	Epuraea sp.	Sap	n.c.		71	31
	Epurea sp.	Sap	n.c.	150		
	Glischrochilus hortensis	Sap	Assez commun		171	
	Glischrochilus quadriguttatus	Sap	Assez commun	10	307	13
	Glischrochilus quadrisignatus	Sap	Assez commun		6	
	Soronia grisea	Sap	Commun		577	99
	Soronia punctatissima	Sap	Assez commun		6	2
Nosodendridae	**Nosodendron fasciculare**	Sap	Assez rare		5	17
Oedemeridae	**Nacerdes carniolica**	Sapro	Commun	221	7	
	Oedemera podagrariae	Sapro	Commun		1	
Pyrochroidae	**Pyrochroa coccinea**	Pred	Commun	24	7	6
	Pyrochroa serraticornis	Pred	Assez commun	3	2	
	Schizotus pectinicornis	Pred	Assez commun	10	9	
Salpingidae	**Cariderus aeneus**	Pred	Assez rare		2	1
	Lissodema denticolle	Pred	Assez commun	1	5	36
	Rabocerus foveolatus	Pred	Assez commun		141	
	Salpingus planirostris	Pred	Commun	3	166	99
	Salpingus ruficollis	Pred	Commun	2	185	62
	Vincenzellus ruficollis	Pred	Assez commun	38	625	95
Scarabaeidae	**Cetonia aurata**	Sapro	Commun		25	131
	Gnorimus nobilis	Sapro	Assez commun			2
	Valgus hemipterus	Sapro	Commun	1	4	7
Scirtidae	**Prionocyphon serricornis**	Sap	Assez commun			1
Scraptiidae	**Anaspis fasciata**	Sapro	Commun	1	13	56
	Anaspis flava	Sapro	Commun	1		
	Anaspis frontalis	Sapro	Commun			1
	Anaspis garneysi	Sapro	Commun	2	5	7

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Familly	Espèces	Guilde	Patrimionalité	Emergence	Taillis	Tronçais
	Anaspis lurida	Sapro	Commun			19
	Anaspis melanopa	Sapro	Commun		11	41
	Anaspis sp.	Sapro	Commun		2	28
	Anaspis thoracica	Sapro	Commun	2	10	4
Silvanidae	**Silvanoprus fagi**	Pred	Commun			2
	Silvanus bidentatus	Pred	Commun	7	1	5
	Silvanus unidentatus	Pred	Commun	14	9	10
	Uleiota planatus	Pred	Commun	18	66	6
Sphindidae	**Aspidiphorus orbiculatus**	Myc	Assez commun	20	1	6
Staphylinidae	**Bibloporus bicolor**	Sapro	n.c.	1		
	Scaphidium quadriguttatum	Pred	n.c.	1		
	Scaphidium quadrimaculatum	Pred	Commun	37		
	Scaphidium sp.	Pred	n.c.	27		
	Scaphisoma agaricinum	Myc	n.c.	1		
Staphylinidae - Pselaphinae	**Brachygluta fossullata**	Sapro	n.c.	1		
	Briaxis curtisii	Sapro	n.c.	10		
	Bryaxis bulbifer	Sapro	n.c.	1		
	Euplectus sp.	Sapro	n.c.	1		
	Rybaxis longicornis	Sapro	n.c.	1		
Tenebrionidae	**Corticeus unicolor**	Sap	Commun	3	4	3
	Diaperis boleti	Myc	Commun		2	
	Gonodera luperus	Sapro	Commun	2		6
	Mycetochara axillaris	Sapro	Rare			1
	Mycetochara maura	Sapro	Commun		22	164
	Mycetochara quadrimaculata	Sapro	Assez rare			2
	Nalassus laevioctostriatus	Sapro	Commun		1	4
	Palorus depressus	Myc	Commun		3	1
	Prionychus melanarius	Sapro	Commun	1		1
	Pseudocistela ceramboides	Sapro	Assez commun		1	
	Scaphidema metallicum	Myc	Assez commun	4		
	Stenomax aeneus	Sapro	Assez commun		3	
Tetratomidae	**Tetratoma ancora**	Myc	Assez commun		25	
	Tetratoma desmarestii	Myc	Assez rare			1
Throcidae	**Aulonothroscus sp.**	Sapro	n.c.		2	
Trogossitidae	**Nemozoma elongatum**	Pred	Commun	2	22	6
	Thymalus limbatus	Myc	Assez commun		2	4
Zopheridae	**Bitoma crenata**	Pred	Commun	11		1
	Colobicus hirtus	Pred	Assez commun		27	4
	Colydium elongatum	Pred	Commun	2	5	2
	Coxelus pictus	Myc	Assez commun	4		13
	Endophloeus markovichianus	Myc	Commun			2

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

tel-00698580, version 1 - 16 May 2012

Aurore Lassauce

Développement d'une sylviculture à vocation énergétique et conservation de la biodiversité saproxylique

Pour répondre aux enjeux énergétiques et écologiques actuels, les pouvoirs publics prévoient une forte augmentation des prélèvements de bois à l'horizon 2020. Cependant, très peu d'études en milieu tempéré établissent clairement un lien entre les changements sylvicoles associés et la préservation de la biodiversité. L'enjeu de cette thèse est d'améliorer les connaissances sur lesquelles fonder des outils de conservation pertinents et favorables à la biodiversité, en adoptant les coléoptères saproxyliques comme modèle biologique. Le volume de bois mort a souvent été retenu comme un indicateur de gestion durable des forêts. Au travers d'une méta-analyse, nous avons cherché à appréhender son importance et ses limites en tant qu'indicateur de biodiversité. Nous montrons que toute augmentation du volume de bois mort est favorable à la biodiversité. Nous avons ensuite testé l'effet de la qualité de différents types de rémanents (essence, diamètre et stade de décomposition) sur la biodiversité afin d'identifier les principaux facteurs déterminant la composition des assemblages. Nos résultats montrent que les variables à l'échelle de la pièce de bois mort jouent un rôle important pour la biodiversité. Enfin, nous avons étudié la valeur écologique de zones abandonnées par la sylviculture (taillis-sous-futaie abandonnés depuis plus de 60 ans), et l'impact du raccourcissement ou de l'allongement de la durée de rotation en futaie régulière de chêne. Nous avons ainsi montré que les zones vieillies hébergent une plus grande biodiversité et que la diminution des rotations sylvicoles pourrait avoir un impact négatif. Par conséquent, la préservation des zones vieillissantes permettrait de favoriser la conservation de la biodiversité saproxylique.
Cette étude est la première du genre en milieu tempéré. Malgré les résultats obtenus, de multiples questions se posent encore et de nombreux facteurs sont encore à étudier.

Mots clés : gestion durable, biomasse, coléoptère saproxylique, bois mort, indicateur

Forestry development for energy and conservation of saproxylic biodiversity

Facing current energetic and ecological issues, public authorities forecast a strong increase in wood harvesting by 2020. Nevertheless, in the temperate biome, very few studies clearly link sylviculture changes associated with such an increase and conservation of biodiversity. The main issue of this Phd thesis was to improve the knowledge on which managers could build relevant conservation tools to preserve biodiversity. For this purpose, we used saproxylic beetles as biological model. Deadwood volume has often been used as an indicator for sustainable forest management. Using meta-analysis, we tested the relevance of deadwood volume as biodiversity indicator. We showed that an increase in deadwood volume favours biodiversity, but this relationship remains weak for temperate forests. We then tested the effect of different logging residues qualities (tree species, diameter and decay class) on biodiversity in order to identify the main drivers of assemblages' composition. Our results showed that piece of wood characteristics play an important role on biodiversity. Finally, we studied the ecological value of areas where management had been abandoned (coppices-with-standard where coppice had not been harvested for more than 60 years) and the influence of shortened or increased rotation lengths in oak high forest (160-300 years). We thus showed that overmature areas have higher levels of biodiversity and that shortened rotations lengths may have a negative impact on biodiversity. As a consequence, maintaining such overmature zones may help preserve saproxylic biodiversity.
This study is the first to be conducted in the temperate biome. Despite the results obtained, many questions lay ahead and many factors remain to be studied.

Keywords: sustainable forest management, biomass, saproxylic beetles, deadwood, indicator

ADEME, 20 avenue du Grésillé
BP 90406, 49004 ANGERS Cedex 1

IRSTEA, domaine des Barres, 45290 Nogent sur Vernisson