

Note de synthèse bibliographique
Sur les relations entre gros bois morts (GBM) et biodiversité
pour l'indicateur ONB

« Volumes de bois particulièrement favorables à la biodiversité »

Proportion des sylvo-éco-régions dont le volume de bois mort et très gros bois [se maintient ou ?] progresse

Christophe BOUGET (Irstea Nogent sur Vernisson)

Laurent LARRIEU (CRPF Midi-Pyrénées/Inra Dynafor)

Contenu

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|---|
| 1. Le volume local des gros bois morts est-il structurant pour la biodiversité locale ? | 2 |
| 2. Les gros bois morts hébergent-ils davantage d'espèces ? | 3 |
| Revue de littérature | 3 |
| Mécanismes biologiques sous-jacents | 4 |
| 3. Les gros bois morts abritent-ils des espèces caractéristiques ?..... | 5 |
| Revue de littérature | 5 |
| Mécanismes biologiques sous-jacents | 6 |
| Références | 8 |

L'objet de cette note est de discuter la pertinence de ne pas considérer le volume de tous les bois morts mais uniquement des gros bois morts (diamètre minimal à définir, à décliner par essence), dans l'indicateur ONB « Évolution en métropole des volumes de bois particulièrement favorables à la biodiversité liée aux stades vieillissants des arbres » (cf. <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/indicateurs/evolution-en-metropole-des-volumes-de-bois-particulierement-favorables-a-la-biodiversite>).

La faible occurrence des gros bois morts dans les relevés IGN, en raison de la faible longueur du transect de mesure et de la faible probabilité d'intersecter l'évènement rare que constitue un gros bois mort, constitue toutefois une réserve d'ordre méthodologique à garder à l'esprit. D'autre part, le diamètre de la pièce de bois est mesuré à l'intersection avec le transect, alors que c'est le diamètre au gros bout qui est biologiquement déterminant, car garant de grosses pièces y compris quand la longueur de la pièce est faible.

1. Le volume local des gros bois morts est-il structurant pour la biodiversité locale ?

Peu de résultats sont disponibles dans la littérature sur la relation entre volume ou densité de gros bois mort à l'échelle de la placette ou du peuplement forestier et métriques locales de biodiversité (richesse...), et peu ont comparé la magnitude respective de l'effet du volume total de bois mort ou de gros bois mort.

La définition des seuils fixés pour le gros bois mort est rarement justifiée par des arguments biologiques, et largement infléchie par le stock de pièces de bois morts existant sur les placettes d'étude (cf Nilsson et al. 2002 pour les forêts boréales), bien que celles-ci ne soient pas essentiellement situées dans des peuplements subnaturels et donc que la gamme des diamètres observée puisse être largement influencée par la gestion forestière. D'une région ou d'une essence à l'autre, ce seuil avoisine souvent 30 à 40 cm de diamètre.

Dans les forêts boréales ou boreo-némorales, le travail pionnier d'Økland et al. (1996) avait montré que la densité des gros bois morts ($D > 40\text{cm}$), gisant ou debout dans les pessières norvégiennes, était l'un des (sinon le) prédicteurs les plus influents sur la richesse de la plupart des guildes de Coléoptères saproxyliques étudiées et l'abondance individuelle de nombreuses espèces. De même, le volume local de gros bois mort ($D > 35\text{cm}$) en Finlande affectait significativement la richesse locale des Polypores et des Coléoptères saproxyliques rares (Similä et al., 2006). En Finlande, Siitonen et Saaristo (2000) ont par ailleurs mesuré que l'espèce d'insecte rare *Pytho kolwensis* était plus sensible au volume de gros bois mort qu'au volume total de bois mort. En Finlande, la richesse spécifique locale des champignons saproxyliques augmente avec le diamètre moyen du bois mort à l'échelle de la placette (Ylläsjärvi et al., 2011). Dans les pinèdes et pessières scandinaves, le nombre d'espèces de champignons saproxyliques par pièce de bois mort était réduit lors de la comparaison entre des substrats analogues en forêts naturelles ou exploitées (Stokland et Larsson, 2011), le plus fortement sur les gros bois morts. Or, le volume de gros bois mort a été encore plus drastiquement réduit que le volume total de bois mort des forêts à dynamique naturelle aux forêts exploitées. De même, une plus forte occurrence des Bryophytes épixyliques spécialistes est significativement liée à l'augmentation de la densité des gros bois morts (Uotila et al., 2001), en particulier des grosses chandelles (Madžule et al., 2012). De plus, le diamètre du bois mort est significativement structurant pour la composition spécifique de la fonge saproxylique (Rubino et al., 2003 ; Pouska et al., 2011),

Dans les forêts tempérées, en particulier en France, des résultats récents alimentent le débat. En chênaie de plaine, la richesse spécifique des espèces communes de Coléoptères saproxyliques était considérablement augmentée par un volume croissant de bois mort au sol, et dans une moindre mesure, de gros bois mort au sol ($D > 40\text{cm}$) (Bouget et al., 2013). Le volume de gros bois mort au sol avait une incidence sur l'abondance (Bouget et al., 2014), mais pas sur le nombre local d'espèces rares (Bouget et al., 2013). En hêtraie de plaine, le volume local de gros bois mort n'avait pas d'effet sur la diversité locale des Coléoptères saproxyliques (Bouget et al., 2013). Un effet positif de la densité de grosses chandelles ($D > 40\text{cm}$) sur la richesse totale n'a été démontré que dans les forêts de montagne (hêtraies, pessières, sapinières ; Bouget et al., 2014). D'autre part, la densité locale de gros bois morts gisants ($D > 40\text{cm}$) était un prédicteur important et positif de la richesse et de la composition spécifique dans les pessières et sapinières. Dans les hêtraies de montagne, la densité de grosses chandelles ($D > 40\text{cm}$) favorise également le nombre local d'espèces rares de Coléoptères saproxyliques (Bouget et al., 2014). Dans les plantations de pin maritime dans les Landes de Gascogne, l'indicateur de biodiversité qui reflète le mieux la réalité écologique est basé sur le nombre de types de grosses pièces de bois mort ($D > 15\text{cm}$), un seuil faible tenant compte du stock de bois mort disponible dans ces peuplements (Brin et al., 2009). Dans les chênaies-charmaies à taillis vieilli, Lassauce et al. (2012) ont mesuré que le volume de gros bois mort gisant ($D > 30\text{cm}$) avait un effet positif sur l'abondance des espèces rares.

Dans une quinzaine de forêts feuillues et résineuses de plaine et de montagne, les richesses des Bryophytes corticoles et saproxyliques et des chiroptères augmentent avec le volume local des très gros bois morts ($D > 47.5\text{cm}$) ; un accroissement de $10\text{ m}^3/\text{ha}$ des très gros bois morts engendre une augmentation de la richesse spécifique des Bryophytes corticoles et saproxyliques de 80% (Gosselin et al., 2014).

2. Les gros bois morts hébergent-ils davantage d'espèces ?

Revue de littérature

La comparaison des patrons de biodiversité entre gros bois mort et fractions plus petites pose des problèmes de standardisation de la variable de réponse (par unité de surface, de volume ou par élément ...) (Heilmann-Clausen, 2004).

La littérature révèle donc des résultats plutôt contrastés, en fonction de l'essence, du mode de standardisation de la variable à comparer et surtout de la gamme de diamètres inclus dans l'étude.

D'autre part, la variable de taille est souvent croisée avec le stade de décomposition. L'absence de grosses grumes très cariées dans les plans d'échantillonnage, car trop difficile à trouver sur les terrains choisis, conduit souvent à sous-estimer la diversité associée aux grosses pièces.

Un des constats transversaux aux différents groupes biologiques indique (i) des dissimilarités d'assemblages entre types de pièces, avec des spécialistes des gros et des petits bois morts, et (ii) un pool d'espèces plus diversifié pour les gros bois morts (même si la diversité alpha à volume standard peut être comparable entre petites et grosses pièces, voire supérieure dans les petites pièces qui proposent alors une surface de colonisation plus importante; cf Kruys and Jonsson, 1999 pour les cryptogames).

Bryophytes et Lichens

En forêt boréale et tempérée, plusieurs études ont mesuré une relation positive et forte entre le diamètre de la pièce de bois mort gisant et le nombre (Andersson et Hytteborn, 1991 ; Marialigeti et al., 2009 ; Madžule et al. 2012) et la fréquence (Sabovljevic et al., 2010) des Bryophytes épixyliques spécialistes (i.e. surtout sur bois mort). Le diamètre du bois mort a un effet positif sur la richesse des Hépatiques dans les pièces de classe de décomposition moyenne (Botting et DeLong, 2009), sur l'ensemble des Bryophytes (Browning et al., 2010 ; Humphrey et al. 2002 ; Odor et al., 2006) et des Epiphytes (Bryophytes et Lichens) (Kruys et Johnson, 1999 ; Dittrich et al., 2014) ou des Cryptogames (Bryophytes, Lichens, Champignons) (Preiksa et al., 2015).

Champignons saproxyliques

La richesse spécifique des champignons saproxyliques, surtout des Basidiomycètes, augmente avec le diamètre du bois mort de différentes essences boréales feuillues et résineuses (Juutilainen et al., 2011) ou de l'Epicéa commun (Hoiland et Bendiksen, 1992 ; Renvall, 1995). Junninen et Komonen (2011) ont recensé cette tendance significative pour les polypores dans 19 études en forêt boréale. Le nombre d'espèces fongiques a plus que doublé entre les bois morts de diamètre inférieur ou supérieur à 20cm, pour les Polypores toutes essences confondues (Sippola et al., 2004), ou n'augmente que de 10% entre les bois morts de diamètre inférieur ou supérieur à 15cm (Kebli et al., 2012). Le nombre d'occurrences des Polypores sur des bois morts de diamètre $>30\text{ cm}$ est 2 à 48 fois plus fort que celui sur des bois morts de diamètre $< 20\text{ cm}$ (Siitonen et al., 2005). Jönsson et al. (2008) ont calculé que le taux d'extinction local diminue dans les gros bois morts d'Epicéa commun. Plusieurs études ont démontré l'importance des gros bois morts cariés pour la fonge saproxylique (Kebli et al., 2012 pour le Tremble, Sefidi et Etemad, 2015 pour le Hêtre), en particulier pour le nombre des espèces de liste rouge (Humphrey et al., 2004 pour le Pin sylvestre ; Pouska et al. 2010 pour l'Epicéa commun).

Un plus grand nombre d'espèces de champignons saproxyliques caractéristiques est détecté dans les gros bois morts ($D > 30\text{cm}$; Juutilainen et al., 2011 ; Sippola et al., 2001).

Quelques travaux considèrent la surface de la pièce de bois mort, intégrant la longueur en plus du diamètre, comme un paramètre plus déterminant pour la richesse spécifique ou l'abondance des espèces que le volume (Heilmann-Clausen et Christensen, 2004 ; Bässler et al., 2010, Gates et al., 2011).

Les seuils définissant les gros bois morts sont assez variables : $D > 25\text{cm}$ pour le Pin sylvestre (Humphrey et al., 2004), $D > 20\text{cm}$ pour l'Epicéa commun (Sippola et al., 2004), $D > 20\text{cm}$ pour les résineux (Junninen et Komonen, 2011), $D > 30\text{cm}$ pour l'Epicéa commun (Sippola et al., 2001), $D > 50\text{cm}$ pour le Hêtre (Sefidi et Etemad, 2015), surface $> 50\text{m}^2$ pour l'Eucalyptus obliqua en Tasmanie (Gates et al., 2011).

Coléoptères saproxyliques

Dans plusieurs études, le diamètre du bois mort n'a pas d'effet significatif sur la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques à l'échelle de la pièce de bois, souvent en raison du gradient étroit de diamètre exploré dans l'analyse : Jonsell et al. 2007 (tous diamètres $< 15\text{ cm}$), Brunet et Isacson (2009) (tous diamètres de chandelles $> 50\text{ cm}$), Sverdrup-Thygeson et Ims (2002) (tous diamètres $> 30\text{ cm}$), Lindblad et Abrahamsson (2008) (tous diamètres de souches $< 40\text{ cm}$), Lindhe et al. 2005, Jie et al. 2008. Pour d'autres, la richesse spécifique est plutôt influencée par la surface du bois mort, avec un fort rapport surface/volume favorable aux petits bois morts (Kappes et Topp, 2004).

A l'inverse, la richesse spécifique est significativement influencée par le diamètre du substrat dans d'autres travaux (Schiegg, 2001 ; Bouget et al., 2012 ; Hammond et al., 2004 ; della Rocca et al., 2014 ; Grove et Forster, 2011). Le nombre d'espèces caractéristiques est plus grand dans les gros bois morts (Hammond et al., 2004 ; Brin et al., 2011 ; Grove et Forster, 2011). Sur divers feuillus italiens, della Rocca et al. (2014) ont démontré que la richesse spécifique diminuait fortement sous le seuil de 22 cm . D'après Bouget et al. (2012), les chandelles de Chêne supportent davantage d'espèces et d'espèces rares que les bois morts gisants, pour les grosses pièces seulement ($D > 30\text{cm}$) et non pour les petites ($D < 10\text{cm}$).

Mécanismes biologiques sous-jacents

Plusieurs processus écologiques sont à l'œuvre dans l'effet du diamètre des bois morts sur la diversité des communautés biotiques associées.

Par simple effet d'échantillonnage, la colonisation d'une petite branche est moins probable que celle d'un tronc au sol pour les espèces à dispersion aléatoire (Champignons ou Bryophytes). Les gros bois morts sont donc susceptibles d'être atteints et colonisés par un nombre plus important de spores fongiques que les petits fragments (Yamashita et al., 2010). De même, pour les Coléoptères saproxyliques, Jackson et al. (2013) ont démontré que le fort taux d'immigration vers les gros bois morts pouvait être plus déterminant sur la relation positive entre densité de population et taille de bois mort, que le taux de croissance ou de survie lié à une potentielle meilleure qualité d'habitat dans les gros bois morts. La colonisation plus fréquente des gros bois morts est donc constatée à la fois pour les taxa à dispersion active et orientée (insectes) ou aléatoire (champignons).

En outre, les gros bois morts, dont la durée de vie est plus longue que les petits (à essence égale), présentent une période de colonisation potentielle plus grande, ce qui accroît leur probabilité de colonisation par les espèces faiblement dispersives (Heilmann-Clausen et Christensen, 2004).

Enfin, la plus grande hétérogénéité des gros bois morts, comparativement aux plus petits plus uniformes, en termes d'offre de conditions écologiques avec des parties sèches ou humides, dures ou décomposées, facilite la partition de niches et la coexistence des espèces, en particulier sur la base de leur taille corporelle mais pas seulement (Satoh et al., 2015). Les gros bois morts permettent un partage spatial de la ressource (dessus, dessous, côtés) pour la colonisation des Bryophytes épiphytiques : les spécialistes apparaissent uniquement sur le flanc des gros bois morts, le dessus de la

pièce étant colonisé par les épiphytes facultatives, et le dessous par les compétitives espèces terricoles (Andersson et Hytteborn, 1991). De plus, la plus forte complexité physique et l'histoire de décomposition plus longue conduit à des trajectoires de décomposition plus diversifiées que dans les petits bois morts plus homogènes (Wardlaw et al. 2009).

3. Les gros bois morts abritent-ils des espèces caractéristiques ?

Revue de littérature

Pour tous les groupes saproxyliques, un sous-ensemble d'espèces montre une préférence individuelle significative pour les gros bois morts. D'après la base de données de traits de vie des organismes saproxyliques scandinaves (Stokland et al., 2004), plus de 20% des espèces préfèrent les bois morts de plus de 20cm de diamètre, et 10% d'espèces supplémentaires préfèrent les gros bois morts de plus de 40 cm de diamètre (tous groupes et toutes essences confondus).

En Finlande, 18% des espèces saproxyliques de la liste rouge sont spécialistes des gros bois morts ($D > 30\text{cm}$; Tikkanen et al., 2006). Cette proportion des spécialistes de gros bois mort est plus forte chez les Champignons Aphyllophorales (incluant les Polypores ; 28%) que chez les Coléoptères (12%) et les autres animaux (7%). En France, on estime que 12% des 3000 espèces de Coléoptères saproxyliques présents en France préfèrent les bois morts de gros diamètre ($> 30\text{cm}$), tandis que 12% préfèrent les bois morts de petit diamètre ($< 10\text{cm}$; Bouget et al. 2008).

Quelques études détaillées ont porté sur les exigences des espèces pour le diamètre du substrat, en identifiant des taxa spécialistes des gros diamètres :

- Coléoptères saproxyliques : des espèces petites (*Agathidium pulchellum* 4 mm adulte; Laaksonen et al., 2010) ou grandes (*Tragosoma depsarium* 30 mm adulte, principalement dans des bois morts de pin de plus de 25cm ; Wikars, 2004) ;
- Bryophytes (Söderström, 1988 ; Ha, 2014 ; Odor et van Hees, 2004) et espèces de liste rouge (Gustafsson et Hallingbäck, 1988 ; Berg et al., 1994)
- Champignons (Hattori, 2005 ; Ylisirniö et al., 2009 ; Yamashita et al., 2010, Juutilainen et al., 2011) et espèces de liste rouge (Kruys et al., 1999 ; Bader et al., 1995).

Dans un article de synthèse, Junninen et Komonen (2011) ont montré que le diamètre critique pour l'accroissement de richesse spécifique des Polypores se situe entre 20 et 30 cm, au moins pour l'Epicéa commun. A ces diamètres, les spécialistes de gros diamètre commencent à être détectés, alors que les espèces capables de se développer sur les substrats plus petits sont toujours présentes. D'autres études rappellent que les Polypores spécialistes des gros bois morts sont plus fréquents à des diamètres supérieurs, 40 cm pour *Phellinus nigrolimitatus* (Stokland et Kausarud, 2004), 50 cm pour *Melanoporia castanea* (Hattori, 2005). Comme l'indique ce tableau de synthèse bibliographique de Junninen et Komonen (2011), le diamètre moyen du bois mort occupé par les espèces de Polypores est, dans la plupart des cas, plus grand pour les espèces rares :

| Mean and range of the diameter (cm) of dead wood occupied by rare and common polypore species. | | | | | | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|-------------|----------------|-------|-------------|------------------------------|
| Rare species | | | Common species | | | Reference |
| Mean | Range | N (species) | Mean | Range | N (species) | |
| 27.5 | 25–31 | 8 | 25.9 | 21–30 | 12 | Bader et al. (1995) |
| 32.9 | 31–35 | 2 | | | | Groven et al. (2002) |
| 30.6 | 25–34 | 5 | 30.5 | 27–34 | 4 | Jönsson et al. (2008) |
| 27.1 | 15–35 | 1 | 25 | 5–45 | 1 | Komonen (2005) |
| 15.8 | 12–44 | 3 | 16 | 7–31 | 4 | Kruys et al. (1999) |
| 23.2 | 22–25 | 3 | 17.9 | 16–20 | 2 | Siitonen et al. (2005) |
| 39.4 | 31–52 | 24 | 34.9 | 26–64 | 17 | Renvall (1995) |
| 19 | 14–23 | 6 | 18.1 | 12–24 | 5 | Sippola and Renvall (1999) |
| 27.1 | 14–46 | 7 | 20 | 11–34 | 22 | Sippola et al. (2001) |
| 22.6 | 13–32 | 8 | | | | Sippola et al. (2004) |
| 28.9 | 15–45 | 1 | | | | Stokland and Kausarud (2004) |

Pics et chandelles

Pour toutes les espèces de pics étudiées dans les forêts tempérées nord-américaines, la probabilité de présence d'une cavité de nidification (Saab et al., 2009, Smith et al., 2008) et (Conner et al., 1994 ; Spiering et al., 2005 ; Bush et al., 2009) ou (Swallow et al., 1988 ; Lemaitre et Villard, 2005) de traces de recherche de nourriture augmente avec le diamètre des chandelles. Les chandelles de gros diamètre qui hébergent les cavités de nidification (DBH>30cm pour Smith et al. 2008, DBH>45cm pour Bush et al., 2009) sont plutôt au stade frais de saproxylation (Spiering et al., 2005). Les chandelles de plus gros diamètre (DBH>20cm pour Swallow et al., 1988, DBH>30cm sur résineux et DBH>35cm sur feuillus pour Lemaitre et Villard, 2005) portent davantage de traces de recherche de larves, probablement en raison du lien entre l'effectif de proies potentielles et le moindre effort de prospection.

Mécanismes biologiques sous-jacents

La préférence des espèces saproxyliques pour les substrats de gros diamètre relève d'une combinaison de facteurs associés au diamètre de la pièce de bois mort.

En fait, plusieurs paramètres structuraux du substrat augmentent avec son diamètre : (i) l'épaisseur de l'écorce, déterminant la présence de certaines espèces de Coléoptères cambioxyphages subcorticales exigeantes, (ii) le caractère crevassé de l'écorce, structurant notamment pour les espèces épiphytiques, (iii) la densité du bois (Shorhova et Kapitsa, 2014), favorable à certaines espèces de champignons plus concurrentielles sur bois dur (Edman et al., 2006) et (iv) la proportion du volume de xylème (aubier et bois de cœur incluant des structures internes, comme des cavités, les grosses pièces provenant majoritairement d'arbres plus âgés) par rapport au cambium, favorisant les espèces xylémophages.

D'autre part, les conditions environnementales dans les gros bois morts sont affectées sur plusieurs autres plans.

En premier lieu, les conditions microclimatiques sont plus stables dans les pièces de plus gros diamètre (isostasie) et davantage tamponnées par rapport aux variations extérieures. Le rapport surface/volume plus faible dans les gros bois morts réduit les fluctuations internes de température et d'humidité (Grove, 2002).

En second lieu, plus un bois mort est gros, plus longue est sa durée de vie. Chaque stade de décomposition dure plus longtemps dans les gros bois morts, dont la saproxylation totale prend davantage de temps cumulé. Cette persistance est indispensable à des taxa au cycle de développement long, pluriannuel (certains insectes, certains Basidiomycètes à fructification lente). Les gros bois morts proposent souvent une gamme de stades de décomposition plus large. Les

espèces spécialistes des bois morts très décomposés affichent souvent une préférence marquée pour les substrats de gros diamètre (Stokland et al., 2012).

De plus, la quantité de ressources disponibles par pièce est évidemment plus grande dans les gros bois morts. Ce paramètre peut être très limitant pour les grosses espèces, pour des raisons d'espace et de durée de développement. Les vertébrés cavicoles nichant dans des cavités spacieuses (rapaces nocturnes, par ex.), les larves des gros insectes au développement long ou les Basidiomycètes au sporophore volumineux requièrent une pièce de bois mort de gros volume unitaire. Un grand volume cumulé analogue de branches serait quantitativement suffisant, mais chaque individu doit accomplir l'intégralité de son cycle vital dans une seule pièce de bois mort. Plusieurs études entomologiques ont démontré une relation positive entre le diamètre du bois mort (indiquant le volume de ressource) et la taille corporelle moyenne des espèces de l'assemblage hébergé (Brin et al., 2011 ; Satoh et al., 2015). Pour les espèces plus petites, les gros bois morts à longue durée de vie fournissent davantage d'individus aux populations locales qui sont de fait plus stables.

Enfin, les petits bois morts au sol sont plus susceptibles d'être rapidement enfouis dans la végétation ce qui peut entraver leur colonisation, notamment par les épiphytes (Söderström, 1988).

Références

- Andersson and Hytteborn, 1991. Bryophytes and Decaying Wood - a Comparison between Managed and Natural Forest. *Holarctic Ecology*, 14(2 Y2 - Apr-Jun N1), 121-130.
- Bader P, Jansson S, Jonsson BG. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biol Conserv* 72:355–362
- Bässler C, Müller J, Dziöck F, Brandl R. 2010. Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *J. Ecol.* 98(4): 822-832
- Berg, A., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M. and Weslien, J., 1994, Threatened plant, animal and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations, *Conservation Biology*, 8, pp. 718–731
- Botting, R.S. and C. DeLong, 2009. Macrolichen and bryophyte responses to coarse woody debris characteristics in sub-boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 258(SUPPL), 85-94.
- Bouget, C. ; Nusillard, B. ; Pineau, X. ; Ricou, C. – 2012. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conservation and Diversity*, 5, 4, 264–278
- Bouget, C., Brustel, H., Zagatti, P. - 2008. The French Information System on Saproxylic BEetle Ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Revue d'Ecologie (suite de La Terre et la Vie)*, n° suppl. 10, p. 33 – 36
- Bouget, C., Larrieu, L., Brin, A. 2014. Key features for saproxylic biodiversity from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators*, 36: 656-664
- Bouget, C., Larrieu, L., Parmain, G., Nusillard, B. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, 22: 2111–2130
- 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, 5: 653-669
- 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.
- Browning, B. J., G. J. Jordan, P. J. Dalton, S.J. Grove, J. Wardlaw et al., 2010. Succession of mosses, liverworts and ferns on coarse woody debris, in relation to forest age and log decay in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1896-1905.
- Brunet, J. and G. Isacson, 2009a: Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *Journal of Insect Conservation*, 13, 515-528.
- Bush, P.G., Naylor, B.J., Duinker P.N. 2009. Characteristics of habitat used by pileated woodpeckers in Great Lakes–St. Lawrence forest region of Ontario. *Prairie Perspectives (Vol. 12)* 97-113
- Conner, R. N., S. D. Jones, and G. D. Jones. 1994 Snag condition and woodpecker foraging ecology in a bottomland hardwood forest. *Wilson Bulletin* 106(2):242-257
- Della Rocca, F; Stefanelli, S; Pasquaretta, C; Campanaro, A; Bogliani, G. 2014. Effect of deadwood management on saproxylic beetle richness in the floodplain forests of northern Italy: Some measures for deadwood sustainable use. *Journal of Insect Conservation*, 18, 1, 121-136
- Dittrich, S., M. Jacob, C. Bade, C. Leuschner and Hauck, M., 2014. The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest [in Germany]. *Plant Ecology*, 215(10), 1123-1137.
- Gates, G.M. Mohammed, C. Wardlaw, T. Ratkowsky, D.A. Davidson, N.J.. 2011. The ecology and diversity of wood-inhabiting macrofungi in a native *Eucalyptus obliqua* forest of southern Tasmania, Australia. *Fungal Ecology*. 4, 1, Pages 56–67
- Gosselin, F., Paillet, Y., Gosselin, M., Durrieu, S., Larrieu, L., Marrell, A., Lucie, X., Boulanger, V., Debaive, N., Archaux, F., Bouget, C., Gilg, O., Rocquencourt, A., Drapier, N., Dauffy-Richard, E. 2014. Gestion Forestière, Naturalité et Biodiversité. Rapport de recherche, programme BGF, 90 p.
- Grove, S.J., Forster, L. 2011. A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 2. Log-size effects, succession, and the functional significance of rare species. *Biodiversity and Conservation* 20, 10, 2167-2188
- Groven, R., Rolstad, J., Storaunet, K.O., Rolstad, E., 2002. Using forest stand reconstructions to assess the role of structural continuity for late-successional species. *Forest Ecol. Manage.* 164, 39–55
- Gustafsson, L. and T. Hallingbäck, 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. *Biological Conservation*, 44(4), 283-300.

- Ha, M.H., 2014. Effect of woody substrate characteristics on epiphytic bryophyte species presence and richness, Ecole Normale Supérieure, Paris, Irstea Nogent-sur-V., 29p.
- Hammond, H., D. Langor, and J. Spence, 2004: Saproxyllic 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.
- Hattori, T. 2005. Diversity of wood-inhabiting polypores in temperate forests with different vegetation types in Japan. *Fungal Diversity* : 18 : 73-88
- 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 Manag* 201:105–117.
- Hoiland, K. and Bendiksen, E. (1992) Problems concerning lignicolous fungi in boreal forests in Norway. In *Conservation of Fungi in Europe* (E. Arnolds and H. Kreisel eds) pp. 51-7. Greifald:Ernst-Moritz-Arndt-Universität
- Humphrey, J W., S Davey, A J. Peace, R Ferris and K Harding, 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: The influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*, 107(2), 165-180.
- Humphrey, J., Sippola, A., Lemperiere, G., Dodelin, B., Alexander, K., Butler, J., 2004. Deadwood as an indicator of biodiversity in European forests: from theory to operational guidance. In Marchetti M (ed.) *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe*. EFI Proceedings n° 51:193-206.
- Jackson, H.B., Zeccarias, A., Cronin, J.T. 2013. Mechanisms driving the density-area relationship in a saproxyllic beetle. *Oecologia* 173, 4, 1237-1247
- Jie, W., Yu, X.-D., Zhou, H.-Z. 2008. The saproxyllic beetle assemblage associated with different host trees in Southwest China. *Insect Science* 15, 3, 251-261
- Jonsell, M., Hansson, J., and Wedmo, L., 2007: Diversity of saproxyllic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation*, **138**, 89-99.
- Jönsson, M.T. Edman M. and Jonsson B.G. 2008. Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Ecology* 2008, 96, 1065–1075
- Junninen, K. Komonen A. 2011. Conservation ecology of boreal polypores: a review *Biol. Conserv.*, 144, pp. 11–20
- Juutilainen K, Halme P, Kotiranta H, Mönkkönen M. 2011. Size matters in studies of dead wood and wood-inhabiting fungi. *Fungal Ecol.* 4(5): 342-349
- Kappes, H. and W. Topp, 2004: Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 1905-1924.
- Kebli, H., Brais, S., Kernaghan, G., Drouin, P. 2012. Impact of harvesting intensity on wood-inhabiting fungi in boreal aspen forests of Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 279, 1, 45-54
- Komonen, A., 2005. Local spatial pattern in the occurrence of two congeneric wooddecaying fungi in an old-growth boreal forest. *Scand. J. Forest Res.* 20, 393–399
- Kruys N, Fries C, Jonsson BG, Lamas T & Stahl G (1999) Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Can J For Res* 29: 178–186
- Kruys, N. and B. G. Jonsson, 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 29(8), 1295-1299.
- Laaksonen, M., Murdoch, K., Siitonen, J., Várkonyi, G. 2010. Habitat associations of *Agathidium pulchellum*, an endangered old-growth forest beetle species living on slime moulds. *Journal of Insect Conservation*, 14, 1, 89-98
- Lassauce, A., Anselme, P., Lieutier, F., Bouget, C. 2012. Overmature coppices enhance saproxyllic beetle biodiversity: a case study in French deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 266: 273-285
- Lemaître, J. & Villard, M.A. (2005) Foraging patterns of pileated woodpeckers in a managed Acadian forest: a resource selection function. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2387-2393.
- Lindbladh, M. & Abrahamsson, M. (2008) Beetle diversity in high-stumps from Norway spruce thinnings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 23, 339–347
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N. 2005. Saproxyllic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation* 14, 12, 3033-3053
- Madžule, L., Brūmelis, G., Tjarve, D. 2012. Structures determining bryophyte species richness in a managed forest landscape in boreo-nemoral Europe. *Biodiversity and Conservation*, 21, 2, pp 437-450

- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F., Ódor, P. 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18, 8, 2223-2241
- National Park, northern boreal Finland. *Silva Fennica* 45(5): 995–1013.
- Nilsson, S. G., M. Niklasson, J. Hedin, G. Aronsson, J. M. Gutowski, P. Linder, H. Ljungberg, G. Mikusinski, and T. Ranius, 2002: Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, **161**, 189-204.
- Odor, P. and Ad FM van Hees, 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology*, 26(2), 79-95.
- Odor, P., J. Heilmann-Clausen, Christensen, M., E. Aude, K.W. van Dort et al., 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation*, 131, 58-71.
- Økland, B., A. Bakke, S. Hagvar, and T. Kvamme, 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.
- Pouska, V. Svoboda, M. Lepšová A. 2010. The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 129 pp. 219–231
- Pouska, V. Lepš, J. Svoboda, M. Lepšová, A. 2011. How do log characteristics influence the occurrence of wood fungi in a mountain spruce forest? *Fungal Ecology*, 4 (2011), pp. 201–209
- Preiksa, Z., G. Brazaitis, V. Marozas and B. Jaroszewicz, 2015. Dead wood quality influences species diversity of rare cryptogams in temperate broadleaved forests. *IFOREST - BIOGEOSCIENCES AND FORESTRY*(Septembre).
- Renvall P.. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting fungi on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*, 35 (1995), pp. 1–51
- Rubino DL, McCarthy BC (2003) Composition and ecology of macrofungal and myxomycete communities on oak woody debris in a mixed-oak forest Ohio. *Can J Forest Res* 33:2151–2163
- S.K. Swallow, R.A. Howard, Jr., R.J. Gutiérrez. 1988. Snag Preferences of Woodpeckers Foraging in a Northeastern Hardwood Forest. *The Wilson Bulletin*, Vol. 100, No. 2 (Jun., 1988), pp. 236-246
- Saab, V.A., Russell, R.E., Dudley, J.G. 2009. Nest-site selection by cavity-nesting birds in relation to postfire salvage logging. *Forest Ecology and Management* 257, 1, 2009, 151-159
- Sabovljevic, M, M Vujicic and A Sabovljevic, 2010. Diversity of saproxylic bryophytes in old-growth and managed beech forests in the central Balkans. *Plant Biosystems*, 144(1), 234-240.
- Satoh, T., Yoshida, T., Koyama, S., Yamagami, A., Takata, M., Doi, H., Kurachi, T., Hayashi, S., Hirobe, T., Hata, Y. 2015. Resource partitioning based on body size contributes to the species diversity of wood-boring beetles and arboreal nesting ants. *Insect Conservation and Diversity*
- Schiegg, K. 2001. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *Forest Ecology and Management* 149:295–304.
- Sefidi, K., Etemad, V. 2015. Dead wood characteristics influencing macrofungi species abundance and diversity in Caspian natural beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forests. *Forest Systems* 24, 2, Article eSC03
- Shorohova, E. and Kapitsa, E. (2014) Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests. *Forest Ecology and Management* 315, 173-184
- Siitonen, J. and L. Saaristo, 2000: Habitat requirements and conservation status of a boreal old-growth beetle species, *Pytho kolwensis* Sahlberg (Coleoptera, Pythidae), in Finland. *Biological Conservation*, 94, 211-220.
- Siitonen, P. Lehtinen, A. Siitonen M. 2005. Effects of forest edges on the distribution, abundance, and regional persistence of wood-rotting fungi. *Conserv. Biol.*, 19 (2005), pp. 250–260
- 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. Similä, M. Mönkkönen, M. Jokimäki J. 2004. Diversity of polyporous fungi (Polyporaceae) in northern boreal forests: effects of forest site type and logging intensity. *Scand. J. Forest Res.*, 19 (2004), pp. 152–163
- Sippola, A.-L., Lehesvirta, T. and Renvall, P. 2001. Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland. - *Ecol. Bull.* 49: 243-254.
- Sippola, A.-L., Renvall, P., 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecol. Manage.* 115, 183–201.

- Smith, C.Y., Warkentin, I.G., Moroni, M.T. 2008. Snag availability for cavity nesters across a chronosequence of post-harvest landscapes in western Newfoundland. *Forest Ecology and Management* 256, 4, 641-647
- Söderström L. 1988b. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany*, 8(1): 89-97
- Spiering, D.J., Knight, R.L. 2005. Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. *Forest Ecology and Management* 214, 1-3, 3 August 2005, Pages 40-52
- Stokland JN, Tomter SM, Söderberg U. 2004. Development of deadwood indicators for biodiversity monitoring: Experience from Scandinavia. In Marchetti M (ed.) *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe*. EFI Proceedings n° 51: 207-226.
- Stokland, J. Kauserud H.. 2004. *Phellinus nigrolimitatus* – a wood-decomposing fungus highly influenced by forestry. *Forest Ecol. Manage.*, 187 (2004), pp. 333–343
- Stokland, J. N. and K. H. Larsson, 2011: Legacies from natural forest dynamics: Different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 261, 1707-1721
- 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
- Tikkanen, O.-P. Martikainen, P. Hyvärinen, E. Junninen, K. Kouki J.. 2006. Red-listed boreal forest species of Finland: associations with forest structure, tree species, and decaying wood. *Ann. Zool. Fenn.*, 43 (2006), pp. 373–383
- Uotila, A Maltamo, M Uuttera, J Isomäki A 2001. Stand structure in seminatural and managed forests in eastern Finland and Russian Karelia. *Ecol. Bull.*, 49 : 149–158
- Wardlaw, T.J. Grove, S Hopkins, A Yee, M Harrison, K Mohammed C (2009). The uniqueness of habitats in old eucalypts: contrasting wood-decay fungi and saproxylic beetles of young and old eucalypts. *Tasforests* 18: 19-32
- Wikars, L.O. 2004. Habitat Requirements of the Pine Wood-Living Beetle *Tragosoma deparium* (Coleoptera: Cerambycidae) at Log, Stand, and Landscape Scale. *Ecological Bulletins*, 51, Targets and Tools for the Maintenance of Forest Biodiversity, pp. 287-294
- Yamashita, S., Hattori, T., Abe H. 2010. Host preference and species richness of wood-inhabiting aphylophoraceous fungi in a cool temperate area of Japan. *Mycologia* 2010 vol. 102 no. 1 11-19
- Ylisirniö, A.L. Berglund, H. Aakala, T. Kuuluvainen, T. Kuparinen, A.-M. Norokorpi, Y. Hallikainen, V. Mikkola, K. Huhta E. 2009. Spatial distribution of dead wood and the occurrence of five saproxylic fungi in old-growth timberline spruce forests in northern Finland. *Scand. J. Forest Res.*, 24 (2009), pp. 527–540
- Ylläsjärvi, I., Berglund, H. & Kuuluvainen, T. 2011. Relationships between wood-inhabiting fungal species richness and habitat variables in old-growth forest stands in the Pallas-Yllästunturi