

Numéro d'ordre : 3735



**THESE**

présentée à

**L'UNIVERSITE BORDEAUX 1**

ECOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENT

Par Antoine BRIN

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR**

SPECIALITE : ECOLOGIE EVOLUTIVE,  
FONCTIONNELLE ET DES COMMUNAUTES

*Sujet :*

**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**

*Soutenu le : 10 décembre 2008*

Composition du jury :

Mme BUREL Françoise, Directrice de Recherche, CNRS, Rennes	(Rapporteur)
Mr BAGUETTE Michel, Professeur, MNHN, Brunoy	(Rapporteur)
Mr ALARD Didier, Professeur, Université de Bordeaux 1	(Examineur)
Mr BOUGET Christophe, Ingénieur-chercheur, CEMAGREF, Nogent/Vernisson	(Examineur)
Mr JACTEL Hervé, Directeur de Recherche, INRA, Pierroton	(Directeur)
Mr BRUSTEL Hervé, Enseignant-chercheur, EIP, Toulouse	(Co-directeur)

## RESUME

---

Le bois mort a été retenu comme l'un des indicateurs de la gestion durable des forêts. L'enjeu de notre étude est double. Il s'agit de tester cet indicateur et d'améliorer les connaissances sur lesquelles fonder des modalités de rétention du bois mort pertinentes et favorables à la biodiversité saproxylique. Notre approche est focalisée sur les Coléoptères qui représentent 20% des espèces saproxyliques.

Pour ce faire, l'inventaire du bois mort a été réalisé sur une grille d'échantillonnage systématique de 16 km par 16 km (143 points) dans le massif des Landes de Gascogne. L'échantillonnage des Coléoptères saproxyliques a été conduit à l'aide de pièges à interception sur 40 points constituant une sous-grille carrée de 7 km de côté. Des pièces de bois de différentes qualités (type, diamètre et stade de décomposition) ont également été mises en émergence pour inventorier l'entomofaune associée. Des métriques paysagères - calculées dans des disques de rayon variable - ont été mises en relation avec les variables descriptives de la communauté saproxylique étudiée.

Une liste de 306 espèces de Coléoptères saproxyliques permet d'illustrer l'importance du bois mort comme habitat pour une partie de la biodiversité des plantations de pin maritime.

Un bon indicateur de la richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques pourrait être la diversité des pièces de bois mort de diamètre supérieur à 15cm.

La composition et la richesse spécifique des assemblages sont influencées par des variables à l'échelle de la pièce de bois mort (diamètre, stade de décomposition et type), à l'échelle du peuplement (volume de bois mort, densité, couvert) et à l'échelle du paysage (présence de coupe rase, proportion de pin maritime ou de feuillus).

Deux modèles de dynamique du bois mort ont été développés, permettant ainsi d'évaluer les incidences potentielles de nouvelles orientations sylvicoles sur la biodiversité saproxylique.

**Mots-clés :** Coléoptère, saproxylique, *Pinus pinaster* (L.), indicateur, gestion durable, biodiversité, plantation

## ABSTRACT

---

### *Deadwood and associated beetles in maritime pine (*Pinus pinaster*, L.) plantations. Implications for sustainable forest management and elaboration of biodiversity indicators.*

Deadwood has been selected as one of the biodiversity indicators for the assessment of sustainable forest management. We investigated the relevance of this indicator in forest plantations with experimental data. By improving our knowledge about species associated with deadwood, we also aimed at defining recommendations for deadwood management. Our approach was focus on beetles which represent 20% of saproxylic species.

We sampled deadwood in 143 maritime pine stands in the massif des Landes de Gascogne, along a systematic grid (16 km x 16 km) with sampled stands arranged in staggered rows. Saproxylic beetles were sampled in a sub-grid (7km x 7 km) of 40 stands. We also enclosed deadwood pieces of different qualities (type, diameter and decomposition stage) to sampled associated beetles. Landscape metrics – computed in buffers of different surface – were related to the richness and composition of assemblages.

The importance of deadwood as an habitat for a part of maritime pine plantations biodiversity is illustrated by a list of 306 saproxylic beetles species.

Diversity of dead wood above 15 cm in diameter appeared to be a good indicator of the local species richness of saproxylic beetles.

Effects of environmental variables on species richness and composition of assemblages occurred at three spatial scales: the piece of wood (diameter, decomposition stage and type), the stand (volume of dead wood, density of stems, canopy cover) and the landscape (% of maritime pine stands, % of deciduous stands and % of clear-cut areas).

A model of dead wood dynamic has been proposed so as to assess impacts of new forestry practices on saproxylic beetles diversity.

**Key words :** Saproxylic beetles, *Pinus pinaster* (L.), indicator, sustainable management, biodiversity, plantation

## REMERCIEMENTS

---

En premier lieu, je tiens à remercier chaleureusement mes deux directeurs de thèse, Hervé Jactel et Hervé Brustel, pour leur grande disponibilité et leurs contributions, dans des registres souvent complémentaires.

Ce travail de thèse a été rendu possible grâce à la participation et au soutien de nombreuses personnes. J'adresse ainsi mes remerciements :

à Françoise Burel et Michel Baguette, pour avoir accepté d'en être les rapporteurs,

à Didier Alard, pour avoir accepté le rôle d'examineur,

à Christophe Bouget, pour avoir initié et coordonné le projet RESINE dont cette thèse constitue l'un des volets, pour sa contribution à l'identification de certaines espèces, pour sa disponibilité face à mes questionnements analytiques et pour avoir accepté le rôle d'examineur,

à Michel Roux et Jean Daydé, en tant que Directeur général et Directeur de la Recherche de l'Ecole d'Ingénieurs de Purpan, pour m'avoir offert l'opportunité de m'engager dans un travail de thèse et pour en avoir accepté les orientations thématiques,

à Lionel Valladares, pour son indéfectible soutien sur le terrain (avec un souci permanent de réduire les biais expérimentaux) et pour l'identification de certaines espèces,

à celles et ceux qui ont également contribué à la collecte des données : Jean-Charles Samalens, Thomas Compagnon, Julien Moulinier, Serge Latherade, Emeline Devaux, Cyril Audouin, Mathieu Reveillas, Anne-Maïmiti Dulaurent, Pierre Menassieu, Paul Salez, Jean-Marc Billac,

aux entomologistes qui m'ont permis de bénéficier d'un savoir si précieux : Pierre Berger, Hervé Brustel, Patrick Dauphin, Eric de Laclos, Serge Doguet, Pascal Leblanc, Gianfranco Liberti, Bernard Moncoutier, Thierry Noblecourt, Pierre Queney, Laurent Schott, Jean-Philippe Tamisier, Marc Tronquet,

à celles et ceux qui m'ont aidé à me frayer un chemin dans le maquis des analyses de données : Nathalie Villa-Vialanex, Monique Berger, Marc Dufrêne,

aux « collègues » de l'INRA qui ont participé plus particulièrement à l'un des chapitres ou qui ont répondu présent à mes sollicitations diverses : Dominique Piou, Céline Meredieu, Inge Van Halder, Luc Barbaro,

à Sarah Prince et Meghan Anderson, pour avoir relu l'anglais des deux articles soumis pour publication,

à mes collègues de l'Ecole d'Ingénieurs de Purpan, et plus particulièrement certains, pour leur coups de mains, leur sollicitude et leurs encouragements, notamment pendant ces derniers mois : Jean-Marie Savoie, Fabienne Bessac, Lionel Alletto, Nicolas Goux, Djamila Lekhal, Cécile Levasseur, Jean-Philippe Denux, Véronique Chéret, Anne Jacquin,

A mes proches et à ma famille, avec une pensée particulière pour celui qui ne lira jamais ces lignes.

Mille excuses à ceux que j'ai pu oublier...

## **LABORATOIRES D'ACCUEIL**

---

UMR Biodiversité Gènes et Ecosystèmes  
Equipe Entomologie Forestière  
INRA  
69 route d'Arcachon  
33612 CESTAS Cedex – France

Equipe Biodiversité des Systèmes Cultivés et Naturels  
Université de Toulouse  
Ecole d'Ingénieurs de Purpan  
75 voie du TOEC  
31076 TOULOUSE - France

## TABLE DES MATIERES

---

RESUME.....	2
ABSTRACT.....	3
REMERCIEMENTS.....	4
<b>CHAPITRE I : INTRODUCTION GENERALE.....</b>	<b>12</b>
<b>1. De la biodiversité en forêt de plantation.....</b>	<b>13</b>
1.1. Rôle des forêts de plantation pour la conservation de la biodiversité.....	13
1.2. Les indicateurs de biodiversité : des outils de suivi et d'aide à la décision.....	15
<b>2. Le bois mort: un enjeu pour la gestion durable des forêts.....</b>	<b>16</b>
2.1. Un attribut vital des forêts.....	16
2.2. De la dynamique du bois mort.....	17
2.3. Le bois mort comme indicateur de la gestion forestière durable.....	17
<b>3. Les Coléoptères associés aux bois mort.....</b>	<b>18</b>
3.1. Les raisons d'un choix.....	18
3.2. Importance des caractéristiques intrinsèques des habitats liés au bois mort.....	18
3.3. Influence du peuplement et du contexte paysager.....	19
<b>4. De la problématique aux objectifs de la thèse.....</b>	<b>21</b>
<b>CHAPITRE II : ELEMENTS DE MATERIELS ET METHODES.....</b>	<b>23</b>
<b>1. Présentation de la zone d'étude.....</b>	<b>23</b>
1.1. Contexte biogéographique.....	23
1.1.1. Eléments géographiques et pédo-climatiques.....	23
1.1.2. Les principales formations végétales.....	25
1.2. Des grands reboisements à la sylviculture intensive.....	26
1.2.1. Un massif récent.....	26
1.2.2. Une sylviculture dynamique.....	26
<b>2- Constitution des jeux de données.....</b>	<b>27</b>
2.1. Aperçu général.....	27

2.2. Echantillonnage des Coléoptères saproxyliques.....	28
2.2.1. Echantillonnage par piège-vitre.....	28
2.2.1. Echantillonnage par émergence.....	31
2.3. Caractérisation écologique des sites.....	31
2.3.1. Descripteurs du peuplement.....	31
2.3.2. Descripteurs du paysage.....	32
<b>3- Analyse des données.....</b>	<b>33</b>
3.1. Considérations générales.....	33
3.2. De la mesure de dissimilarité aux choix des techniques d'ordination.....	34
3.3. Le cadrage non-métrique multidimensionnel (NMDS).....	35
3.4. L'analyse des similarités.....	36
3.5. L'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP).....	37
3.6. Recherche d'espèces indicatrices.....	37

**CHAPITRE III : DYNAMIQUE TEMPORELLE DU BOIS MORT DANS LES PLANTATIONS DE PIN MARITIME (article soumis en anglais).....**

<b>1. Introduction.....</b>	<b>39</b>
<b>2. Matériels et méthodes.....</b>	<b>40</b>
<b>3. Résultats.....</b>	<b>43</b>
<b>4. Discussion.....</b>	<b>44</b>
<b>5. Bibliographie.....</b>	<b>46</b>

**CHAPITRE IV - EFFETS DES CARACTERISTIQUES DES PIECES DE BOIS MORT SUR LES ASSEMBLAGES D'ESPECES DE COLEOPTERES SAPROXYLIQUES.....**

<b>1. Rappels sur le contexte et les objectifs.....</b>	<b>48</b>
<b>2. Matériel et méthodes.....</b>	<b>49</b>
<b>3. Résultats généraux.....</b>	<b>54</b>

<b>4. Effets du diamètre et du stade de décomposition des pièces de bois mort au sol (branches et grumes) sur la richesse spécifique et la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques.....</b>	<b>55</b>
4.1. <i>Richesse spécifique.....</i>	55
4.2. <i>Composition des assemblages.....</i>	57
4.3. <i>Complémentarité des assemblages.....</i>	60
4.4. <i>Profils trophiques.....</i>	63
<b>5. Comparaison des richesses spécifiques et des assemblages de Coléoptères saproxyliques associés aux souches et aux pièces de bois mort au sol (grumes) de gros diamètre.....</b>	<b>65</b>
5.1. <i>Descripteurs cardinaux des assemblages.....</i>	65
5.2. <i>Composition des assemblages.....</i>	67
5.3. <i>Complémentarité des assemblages.....</i>	70
5.4. <i>Profils trophiques.....</i>	71
<b>6. Comparaison des richesses spécifiques et des assemblages de Coléoptères saproxyliques associés aux branches mortes au sol ou dans le houppier.....</b>	<b>74</b>
6.1. <i>Descripteurs cardinaux des assemblages.....</i>	74
6.2. <i>Composition des assemblages.....</i>	76
6.3. <i>Complémentarité.....</i>	79
6.4. <i>Profils trophiques.....</i>	80
<b>7. Comparaison des assemblages de Coléoptères saproxyliques associés aux grumes, aux souches de gros diamètre et aux chandelles.....</b>	<b>83</b>
<b>8. Discussion.....</b>	<b>84</b>
8.1. <i>Effet du diamètre.....</i>	84
8.2. <i>Effet du stade de décomposition.....</i>	86
8.3. <i>Effet du type de gros bois mort (grumes, souches, chandelles).....</i>	89
8.4. <i>Effet de la strate (au sol ou dans le houppier).....</i>	91
8.5. <i>Autres facteurs en jeu.....</i>	91
<b>Annexe 1 : Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les pièces de bois mort au sol avec répartition de leur abondance entre les classes de diamètre (branches :1-5 cm ; moyen :10-15 cm ; gros &gt;20 cm) et entre les stades de décomposition.....</b>	<b>93</b>



**Annexe 2 :** Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les pièces de bois mort de gros diamètre (>20 cm) avec répartition de leur abondance entre deux types (souches ou grumes) et entre les stades de décomposition.....95

**Annexe 3 :** Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les branches (diamètre<5cm) avec répartition de leur abondance entre deux strates (BMS : au sol ou BMH : dans le houppier) et entre les stades de décomposition.....98

**Annexe 4 :** Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans souches, les chandelles et les grumes de diamètre supérieur à 20m.....99

**CHAPITRE V : INDICATEUR DIRECT VS INDIRECT DE LA BIODIVERSITE EN FORET : LE CAS DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES DANS LES PLANTATIONS DE PIN MARITIME (article soumis en anglais).....102**

**1. Introduction.....103**

**2. Matériels and méthodes.....105**

*2.1. Site d'étude et plan d'échantillonnage.....105*

*2.2. Echantillonnage du bois mort.....105*

*2.3. Echantillonnage des Coléoptères.....106*

*2.4. Analyses des données.....106*

**3. Résultats.....109**

*3.1. Généralités sur les Coléoptères échantillonnés.....109*

*3.2. Relations entre les descripteurs du bois mort et la richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques.....109*

*3.3. Relations entre l'abondance de certaines espèces et la richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques.....110*

*3.4. Coûts des deux approches d'échantillonnage.....111*

**4. Discussion.....112**

*4.1. Indicateurs directs.....112*

*4.2. Indicateurs indirects.....112*

*4.3. Implications pour la gestion forestière et le suivi de la biodiversité.....114*

**5. Remerciements.....115**

**6. Bibliographie.....115**

**Annexe :** Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques utilisées dans les régressions PLS pour rechercher des indicateurs directs.....119

**CHAPITRE VI – EFFETS DES CARACTERISTIQUES DES PEUPEMENTS ET DU PAYSAGE SUR LES ASSEMBLAGES D’ESPECES DE COLEOPTERES SAPROXYLIQUES EN PLANTATION DE PIN MARITIME.....122**

**1. Rappels sur le contexte et les objectifs.....122**

**2. Matériels et méthodes.....123**

**3. Résultats.....128**

*3.1. Généralités..... 128*

*3.2. Réponse de la richesse spécifique..... 129*

*3.3. Composition des assemblages..... 132*

**4. Discussion.....135**

*4.1. Faune circulante vs faune émergente..... 135*

*4.2. L'importance de la ressource locale en bois mort..... 136*

*4.3. Influence des feuillus dans le peuplement et le paysage..... 138*

*4.4. Effet des conditions microclimatiques..... 140*

*4.5. Effet des coupes rases..... 141*

**Annexe** : Liste de l'ensemble des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les plantations de pin maritime des Landes de Gascogne, avec la répartition de leur abondance en fonction de la technique d'échantillonnage (piège-vitre ou piège à émergence)..... 144

**CHAPITRE VII : DISCUSSION GENERALE.....151**

**1. Quelle place accorder au bois mort dans les plantations de pin maritime ?.....151**

*1.1. Le bois mort: un habitat pour de nombreuses espèces forestières et un indicateur "indirect" de la biodiversité..... 151*

**1.1.1. De la vie dans le bois mort.....151**

**1.1.2. Elaboration d'un indicateur.....151**

**1.1.3. Voies d'amélioration de l'indicateur.....152**

**1.1.4. Usages de l'indicateur.....153**

<i>1.2. Quelle(s) valeur(s) pour le bois mort et la biodiversité associée ?</i> .....	154
<b>1.2.1. Contraintes sociales et enjeux économiques</b> .....	154
<b>1.2.2. Risques sanitaires liés au bois mort</b> .....	155
<b>1.2.3. Bois mort et incendie</b> .....	155
<b>1.2.4. Des espèces auxiliaires liées au bois mort</b> .....	155
<b>1.2.5. De la fertilité des sols</b> .....	156
<b>1.2.6. Evolution culturelle</b> .....	156
<b>2. Incidences de la gestion forestière sur le bois mort et la biodiversité associée dans les plantations de pin maritime</b> .....	157
<i>2.1. Quels sont les effets passés de la gestion forestière sur le bois mort et la biodiversité associée ?</i> .....	157
<i>2.2. Quels sont les effets actuels de la gestion forestière sur le bois mort et la biodiversité associée ?</i> .....	157
<i>2.3. Quelles améliorations envisageables dans le futur ?</i> .....	159
<i>2.4. Quels sont les impacts potentiels des évolutions sylvicoles envisagées actuellement ?</i>	161
<b>CONCLUSION</b> .....	164
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	166

# **CHAPITRE I :**

## **INTRODUCTION GENERALE**

## CHAPITRE I : INTRODUCTION GENERALE

En 1992, à Rio, le Sommet de la Terre<sup>1</sup> a marqué la naissance des discussions internationales sur la gestion durable des forêts. Ce concept, en tant que déclinaison sectorielle du développement durable, se définit comme: «*la gérance et l'utilisation des forêts et des terrains boisés d'une manière et d'une intensité telle 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 écosystèmes* » (MCPFE, 2003).

Les réunions successives de la Conférence Ministérielle pour la Protection des Forêts en Europe, ont abouti à la définition d'une liste de 6 critères et de 35 indicateurs quantitatifs de la gestion durable des forêts (MCPFE, 2003). Parmi ces critères figure «*le maintien et l'amélioration appropriée de la biodiversité dans les écosystèmes forestiers*». L'éco-certification des forêts représente une traduction économique de ces négociations politiques. Deux systèmes de certification concernent plus particulièrement les forêts européennes : le Conseil de Soutien de la Forêt (FSC, 2008), une émanation du WWF et le Programme de Reconnaissance des Certifications Forestières, porté par les gestionnaires privés européens (PEFC, 2008).

Bien que la biodiversité ne constitue qu'une composante de la durabilité de la gestion forestière, elle focalise la plupart des réflexions et des débats (Barthod, 1996; Deconchat et Balent, 2004). C'est en effet à la fois un concept riche de sens mais qui «*déborde le champ de la biologie pour interpeller l'Homme – l'Homme espèce biologique, l'Homme dépendant de la biodiversité et cause de son érosion accélérée, l'Homme responsable devant les générations futures de sa gestion des ressources de la planète* » (Barbault, 1997). La biodiversité est ainsi devenue un enjeu fort de la politique forestière (Gosselin et Laroussinie, 2004; Levrel *et al.*, 2007).

Doit-on considérer, comme le suggèrent Brockerhoff *et al.* (2008) dans le titre de leur article, qu'une réflexion associant «*biodiversité* » et «*forêts de plantation* » revient à formuler un bel "oxymore" puisque ces forêts sont souvent des monocultures d'arbres ou qu'il s'agit d'une réelle "opportunité" pour garantir un bon fonctionnement de l'écosystème et participer à la conservation d'une partie de notre patrimoine naturel? Cette question revêt un intérêt particulier compte-tenu des surfaces de plus en plus importantes que représente ce type forestier et des enjeux économiques associés (Carnus *et al.*, 2006). En effet, au niveau mondial, les surfaces en forêts de plantation ont augmenté de 25% depuis 15 ans contribuant ainsi à près de 50% de la production mondiale de bois (FAO, 2007).

Dans une première partie, nous précisons donc les fondements d'une prise en compte de la biodiversité dans les plantations forestières, et l'intérêt des indicateurs de biodiversité comme outil de suivi et d'aide à la décision.

Nous aborderons ensuite le cas particulier d'un des indicateurs de biodiversité: le bois mort. Ses rôles et sa dynamique au sein des écosystèmes forestiers naturels et anthropisés feront ainsi l'objet d'une deuxième partie.

---

<sup>1</sup> Conférence des Nations-Unies sur l'Environnement et le Développement

Etudier l'ensemble des espèces associées au bois mort représente une tâche ambitieuse difficilement envisageable dans le cadre d'un travail de thèse. Nous avons donc choisi de nous focaliser sur les Coléoptères saproxyliques. Ce groupe, numériquement important et composé d'espèces aux traits de vie variés, constitue en effet une clé d'entrée intéressante pour aborder la problématique de la biodiversité associée au bois mort dans les plantations de pin maritime. Nous dresserons donc, dans une troisième partie, un "état de l'art" sur les connaissances sur ces espèces.

Nous concluons cette introduction générale par l'énoncé des grands objectifs de ce travail et une présentation de la structure du manuscrit de thèse.

## **1. De la biodiversité en forêt de plantation**

Créé en 1985, puis popularisé lors du Sommet de la Terre de Rio, le terme « biodiversité » a fait l'objet de nombreuses discussions scientifiques autour de sa définition et de ses implications. Un consensus semble se dégager autour d'une définition qui traduirait l'organisation hiérarchique du vivant (Barbault, 1997) :

- La *diversité génétique* (ou infra-spécifique), à l'échelle d'une population ou d'un ensemble de populations d'une espèce donnée ;
- La *diversité taxonomique*, à l'échelle d'une communauté d'espèces par exemple ;
- La *diversité écosystémique*, à l'échelle d'un ensemble d'écosystèmes.

Comme le soulignent Gosselin *et al.* (2004), au-delà des difficultés pour établir une définition consensuelle de la biodiversité, il semble intéressant de souligner ce qu'elle n'est pas; c'est-à-dire un synonyme de naturalité ou de rareté. La réduction de ce concept à ces aspects peut en effet être une source d'incompréhensions. Les enjeux en termes de conservation de la biodiversité présentent non seulement une dimension patrimoniale représentée par les espèces rares ou menacées d'extinction, mais également une dimension fonctionnelle. Le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes et ses incidences sur les services écologiques rendus par ces derniers justifient l'intérêt de se préoccuper également de la biodiversité « ordinaire ».

### *1.1. Rôle des forêts de plantation pour la conservation de la biodiversité*

De nombreuses espèces présentes dans les forêts naturelles ne se retrouvent pas dans les plantations forestières (Hartley, 2002; Lindenmayer et Hobbs, 2004; Carnus *et al.*, 2006; Brockerhoff *et al.*, 2008). Les espèces strictement forestières les moins fréquentes en forêt de plantation sont celles associées aux « vieilles » forêts (Humphrey, 2005).

Cependant, plusieurs travaux ont mis en évidence que les plantations ont un rôle à jouer dans une stratégie de conservation de la biodiversité forestière. Ainsi, des inventaires taxonomiques menés dans des forêts de plantation en Grande-Bretagne (Humphrey *et al.*, 2003), en Irlande (Smith *et al.*, 2005), en Australie (Lindenmayer et Hobbs, 2004) ou en Nouvelle-Zélande (Hutcheson et Jones, 1999; Brockerhoff *et al.*, 2003) permettent de rejeter l'idée de « déserts de biodiversité ». Les plantations, constituées d'essences exotiques ou autochtones apportent une contribution positive à la conservation d'espèces autochtones de champignons (Humphrey *et al.*, 2000). Dans les Landes, les plantations de pin maritime abritent une certaine diversité d'espèces d'Oiseaux, de Carabidae, d'Arachnidae (Barbaro *et al.*, 2005; Barbaro *et al.*, 2007) et de papillons Rhopalocères (van Halder *et al.*, 2008).

Bien que les exemples restent rares, Brockerhoff *et al.* (2008) évoquent le cas d'espèces menacées ayant trouvé refuge dans des plantations. Le Kiwi (*Apteryx mantelli*) a ainsi été observé dans des plantations d'une essence exotique en Nouvelle-Zélande (Kleinpaste, 1990). Une espèce endémique, *Holcopsis brevicula* (Coleoptera : Carabidae) doit actuellement sa survie à une plantation comme substitut à son habitat forestier naturel (Brockerhoff *et al.*, 2005). Il semblerait cependant que la plupart des espèces forestières présentes en plantation seraient des espèces généralistes (Brockerhoff *et al.*, 2008).

A l'échelle du paysage, les plantations forestières peuvent également être favorables à la conservation de la biodiversité par le biais de quatre mécanismes : en permettant la supplémentation ou la complémentation d'habitat, en jouant un rôle de tampon et en garantissant une certaine continuité du milieu forestier (Ewers et Didham, 2006; Kupfer *et al.*, 2006; Brockerhoff *et al.*, 2008).

Les plantations forestières peuvent en effet offrir certaines ressources pour des espèces associées à des boisements semi-naturels adjacents. Lorsqu'il s'agit de ressources équivalentes à celles offertes par l'habitat de prédilection, on parle de supplémentation (Ries *et al.*, 2004). Ce phénomène a été observé, par exemple, sur des fourmis qui allaient chercher de la nourriture jusque dans des plantations de caféier adjacentes à leur habitat forestier (Perfecto et Vandermeer, 2002). Lorsque les ressources offertes par la matrice sont différentes de celle de l'habitat, on parle de complémentation (Ries *et al.*, 2004). Barbaro *et al.* (2008) ont mis en évidence ce phénomène pour la Huppe fasciée (*Upupa epops*) dans le massif des Landes. Cette espèce niche en effet dans les boisements de feuillus mais trouve une grande partie de sa nourriture, en l'occurrence des chenilles de processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) dans les plantations de pin maritime.

La présence de forêts de plantation peut également atténuer l'effet de lisière sur les forêts semi-naturelles adjacentes et favoriser ainsi le maintien d'espèces associées au milieu forestier intérieur (Ewers et Didham, 2006). L'effet de lisière, par exemple un fort contraste des conditions microclimatiques (ensoleillement, humidité, turbulences), est en effet moins important entre deux habitats forestiers qu'entre un habitat forestier et un habitat plus ouvert comme les milieux agricoles. Denyer *et al.* (2006) ont ainsi mis en évidence ce rôle de tampon des plantations sur la végétation de lisières des forêts reliques.

La dispersion des espèces associées à des îlots de forêts semi-naturelles peut aussi être facilitée par la présence de forêts de plantation qui garantissent une certaine continuité de l'ambiance forestière (Ewers et Didham, 2006). Cet effet a pu être mis en évidence par Wethered et Lawes (2005) sur des oiseaux en comparant deux types de matrice paysagère : l'une dominée par des zones herbagères et l'autre par des plantations forestières. Lindenmayer *et al.* (1999) suggèrent également l'existence d'un tel phénomène pour certaines espèces de mammifères.

Ainsi, le passage de l'échelle du peuplement à celle du paysage pour la préservation de la biodiversité fait émerger la responsabilité patrimoniale du gestionnaire de forêt de plantation.

Gérer la biodiversité, quelque soit le contexte forestier, nécessite de la connaître et de la suivre dans le temps, ne serait-ce que pour évaluer les effets des mesures de gestion mises en œuvre (Gosselin *et al.*, 2004). Or, il est techniquement difficile et économiquement coûteux de réaliser des inventaires exhaustifs et de les renouveler (Lawton *et al.*, 1998). Le recours à des indicateurs de biodiversité comme outils de suivi et d'aide à la décision s'avère donc indispensable.

## 1.2. Les indicateurs de biodiversité : des outils de suivi et d'aide à la décision

Depuis une vingtaine d'année, 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 (Duelli et Obrist, 2003). Selon Hansson (2001), « *un indicateur peut être une espèce, une structure, un processus ou tout autre caractéristique d'un écosystème, dont la présence garantit le maintien ou la restauration de la plus grande partie des caractéristiques de l'écosystème en question* ».

De nombreux critères ont été proposés pour sélectionner et élaborer un indicateur de biodiversité (Noss, 1990; Mc Geoch, 1998; Lindenmayer *et al.*, 2000; Duelli et Obrist, 2003; Failing et Gregory, 2003). Idéalement, un indicateur doit (i) présenter des liens clairs, fonctionnels ou statistiques, avec certaines composantes (ex. richesse spécifique) de la biodiversité, (ii) être suffisamment sensible pour détecter rapidement un changement de ces composantes, (iii) être applicable sur un large territoire, (iv) être facile et peu onéreux à renseigner, et (v) être écologiquement interprétable.

Classiquement, on distingue deux types d'approches (Larsson *et al.*, 2001 ; Levrel *et al.*, 2007) :

- *Les indicateurs taxonomiques* (ou directs): ces indicateurs se focalisent sur le suivi de certains taxons. Ils cherchent à renseigner l'état de la biodiversité en s'intéressant directement aux différentes entités du vivant. Ils consistent par exemple à suivre la présence ou l'abondance de certaines espèces particulières pour rendre compte de l'évolution de la diversité spécifique d'un taxon. Simberloff (1999) souligne l'intérêt potentiel de deux types particuliers d'indicateurs taxonomiques : i) l'espèce clé-de-voûte, dont de nombreuses autres espèces dépendent pour la fourniture de ressources ou d'habitats; ii) l'espèce parapluie dont la conservation nécessite la préservation d'une large gamme d'habitats sur de grands territoires permettant ainsi indirectement le maintien de nombreuses autres espèces dépendant de ces habitats.

- *Les indicateurs structurels* (ou indirects): ce type d'indicateurs repose sur l'idée qu'il existe des variables de composition (ex. nombre d'essences forestières), de structure (ex. peuplement équienné) ou de gestion (application d'insecticides) qui contrôlent la dynamique de la biodiversité à l'échelle du peuplement. Récemment cette approche a été étendue au paysage, partant du principe que l'hétérogénéité, la fragmentation ou la connectivité des habitats pouvaient contraindre le nombre et la distribution spatiale des espèces (Billeter *et al.*, 2008).

Levrel *et al.* (2007) soulignent la prépondérance de ce dernier type parmi les indicateurs de gestion durable des forêts.

D'une part, les indicateurs directs peuvent s'avérer délicats à interpréter. En effet, une espèce, ou un groupe d'espèces, peuvent présenter des fluctuations d'abondance sans lien avec la composante de la biodiversité qu'elles sont censées renseigner.

D'autre part, les indicateurs indirects présentent l'avantage de pouvoir être directement liés à la gestion forestière. Ceci est particulièrement intéressant dans une perspective de développement d'outils d'aide à la décision. La composition et la structure d'un peuplement sont en effet en grande partie le reflet des opérations sylvicoles. La modélisation des relations entre les variables descriptives des peuplements et certaines métriques de la biodiversité peut donc permettre de prédire, par simulation, l'incidence de certaines orientations sylvicoles, voire également aider à la recherche de compromis entre des objectifs de production et de conservation.



De nombreux indicateurs proposés dans la littérature scientifique n'ont pas été réellement testés (Simberloff, 1999), notamment dans le contexte particulier des forêts de plantation (Smith *et al.*, 2008). Ainsi, alors que le bois mort a été retenu dans la liste des indicateurs de la gestion durable des forêts (MCPFE, 2003) sa pertinence « universelle » est remise en cause par certains (Noss, 1990 ; Failing et Gregory, 2003). Ces derniers considèrent en effet que le bois mort ne constitue pas un élément structurel naturellement important dans tous les écosystèmes forestiers. Ils évoquent le cas des forêts soumises à de fréquents incendies mais sans vraiment citer d'exemples précis.

## **2. Le bois mort: un enjeu pour la gestion durable des forêts**

### *2.1. Un attribut vital des forêts*

En stockant du carbone ou en contribuant aux cycles des nutriments, le bois mort représente une composante importante du fonctionnement des écosystèmes forestiers (Harmon, 1986). Mais le rôle probablement le plus important du bois mort est de constituer un habitat ou une ressource pour une grande partie des espèces forestières (Bobiec *et al.*, 2005).

En forêt, on estime ainsi que près d'un quart des espèces sont plus ou moins directement dépendante de la présence de bois mort (Elton, 1966; Stokland *et al.*, 2004). Ces espèces, qui « *dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts – debout ou à terre – ou de champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes associés au bois mort* » sont qualifiées de saproxyliques (Speight, 1989).

La diversité des groupes taxonomiques concernés illustrent non seulement la kyrielle d'habitats se cachant derrière le terme générique de « bois mort », mais également la complexité des réseaux trophiques associés (Tableau I).

**Tableau I :** Exemples d'habitats de bois mort et d'espèces associées (d'après Vallauri, 2005, modifié).

	<b>Description de l'habitat</b>	<b>Exemples de taxa associés</b>
<b>Arbres vétérans vivants</b>	Large canopée servant de perchoir et lieu de nidification	Grands rapaces (aigle royal) et cigogne noire
	Canopée et tronc intact	Lichens ( <i>Parmelia</i> spp.) et mousses spécifiques disparaissant sur l'arbre mort
	Grosses branches servant comme perchoir et lieu de nidification	Nombreux oiseaux, écureuil
	Cavités de tronc	Chauve-souris
	Cavités de pied	Oiseaux cavicoles primaires (Pics) ou secondaires (Chouettes), Coléoptères cavicole comme le Taupin violacé
<b>Bois mort debout</b>	Arbre sénescant ou mort récemment (<1an) avec écorce	Petits mammifères
	Volis plus ou moins dégradés	Coléoptères xylophages et corticoles, punaises corticoles, bryophytes lignicoles, amadouiers
	Volis avec grande cavité intérieure pouvant être utilisée comme abri	Mammifères
<b>Bois mort au sol</b>	Volis avec cavité contenant du terreau	Coléoptères cavicoles comme le Pique-prune
	Système racinaire d'un chablis récent	Nids de merle noir, troglodyte, rossignol
	Chablis récemment tombé avec écorce et rameaux fins	Amadouiers, coléoptères xylophages et corticoles
	Chablis encore intact, bois commençant à se dégrader	Pourriture blanche et nourriture rouge cubique
	Chablis sans écorce ni rameaux fins, bois souples et dégradé par les pourritures	Nombreux insectes (Coléoptères, Diptères, Hyménoptères,...), mousses et champignons
	Chablis presque entièrement décomposé mais reconnaissable	Régénération d'arbres, mousses, lichens, mille-pattes,...

## 2.2. De la dynamique du bois mort

Le bois mort est un système dynamique qui change de structure et de composition chimique au cours du processus de décomposition le conduisant progressivement vers l'humus (Bobiec *et al.*, 2005). La survie des espèces saproxyliques dépend donc d'un apport régulier en bois mort qui vient compenser cette dégradation naturelle et continue.

Dans les forêts naturelles, le recrutement du bois mort a plusieurs origines : la compétition entre les arbres ou entre les branches qui conduisent à l'élagage naturelle et la chute de branches, les perturbations naturelles comme les tempêtes ou les incendies qui produisent des volis (arbres brisés) ou des chablis (arbres déracinés), et tout simplement le vieillissement des arbres qui s'effondrent sous le poids des ans et les attaques de parasites (Siitonen, 2001).

Par contraste, dans les forêts exploitées, l'objectif de production de bois d'œuvre dans un délai le plus bref possible conduit à modifier profondément cette dynamique. Les facteurs naturels cèdent la place aux actions humaines - élagage, éclaircie et coupe finale - qui deviennent les principaux facteurs de "production" de bois mort sous forme de branches, grumes ou souches (Carlyle, 1995; Green et Peterken, 1997). L'exploitation forestière se traduit globalement par une forte diminution du volume de bois mort puisque celui-ci ne représente que 2 à 30% du volume mesuré dans des forêts non-exploitées (Fridman et Walheim, 2000; Siitonen, 2001; Gibb *et al.*, 2005). D'un point de vue qualitatif, la gestion forestière induit souvent une modification dans la distribution des classes de diamètre au profit des plus petits diamètres et la raréfaction, voir la disparition de nombreux types comme les chandelles (arbres morts restés debout), les cavités ou les polypores (Duvall et Grigal, 1999; Fridman et Walheim, 2000; Ehnström, 2001; Ranius *et al.*, 2003; Hautala *et al.*, 2004).

## 2.3. Le bois mort comme indicateur de la gestion forestière durable

Retenu parmi les indicateurs de biodiversité pour évaluer la durabilité de la gestion forestière, le bois mort pose néanmoins quelques difficultés, en termes de définition et d'utilisation.

La définition de cet indicateur a connu une première évolution, passant du simple « *volume de bois mort* » (MCPFE, 1993) à celui de « *volume de bois mort sur pied et de bois mort au sol dans les forêts et autres terres boisées classé par type de forêts* » (MCPFE, 2003). Mais cette deuxième définition risque d'occulter la raréfaction ou la disparition de certains habitats de nombreuses espèces saproxyliques. Plusieurs auteurs plaident en effet pour une approche encore plus qualitative de l'indicateur bois mort qui permettrait notamment d'introduire des facteurs comme le diamètre ou le stade de décomposition (Schlaepfer et Bütler, 2004; Stokland *et al.*, 2004). Winter et Möller (2008) suggèrent même une approche basée sur les micro-habitats.

L'Inventaire Forestier National, en charge du suivi de cet indicateur pour le France, mène actuellement une réflexion pour faire évoluer son protocole de mesure du bois mort (Hamza et Cluzeau, 2005). Comme le soulignent ces auteurs, un compromis devra cependant être trouvé entre les surcoûts liés à chacune des améliorations et les gains en termes de pertinence de l'indicateur bois mort. Des investigations sur la valeur prédictive de la richesse spécifique des différents descripteurs du bois mort revêtent donc un intérêt particulier dans une telle perspective.

Par ailleurs l'indicateur bois mort, tel qu'il est défini, reste assez "théorique". Bien qu'il ait été « *pensé pour les gestionnaires* » comme l'évoquent Levrel *et al.* (2007), il ne permet pas encore de constituer en soi un outil pour une meilleure prise en compte du bois mort dans la gestion courante.

Il reste en effet à préciser clairement les relations entre la sylviculture pratiquée et la dynamique du bois mort d'une part, entre attributs du bois mort et biodiversité associée d'autre part. Seules ces connaissances peuvent permettre d'identifier les menaces et les enjeux pour la conservation des espèces saproxyliques et ainsi de proposer des améliorations de la gestion (Harmon, 2001).

### **3. Les Coléoptères associés aux bois mort**

#### *3.1. Les raisons d'un choix*

Etudier l'ensemble de la biodiversité liée au bois mort représente une tâche qui n'était pas envisageable dans le cadre de ce travail de thèse. Bien que les Mycètes représentent le groupe numériquement le plus important (30% des espèces saproxyliques), nous leur avons préféré les Coléoptères qui représentent le deuxième groupe en termes d'importance numérique, avec 20% des espèces saproxyliques (Bouget *et al.*, 2008b).

Les espèces qui le constituent couvrent une large gamme d'exigences écologiques qui reflètent une grande part de la diversité des habitats liés au bois mort évoquée précédemment (Brustel, 2001). Leur échantillonnage est moins délicat que celui des Mycètes (ex : champignon) dont l'identification repose sur les fructifications (ex : carpophore) qui ne s'observent pas nécessairement tous les ans. Enfin, les compétences taxonomiques disponibles constituent souvent un facteur limitant. L'existence d'un réseau d'entomologistes – professionnels et amateurs – disponibles pour l'identification des Coléoptères saproxyliques représente ainsi un élément décisif pour le choix du groupe étudié.

#### *3.2. Importance des caractéristiques intrinsèques des habitats liés au bois mort*

La richesse en Coléoptères saproxyliques dépend non seulement du volume de bois mort, mais également de sa diversité (Similä *et al.*, 2003). Cette diversité peut se résumer, comme le proposent Siitonen *et al.* (2000), à un simple dénombrement des habitats saproxyliques. Ces derniers sont définis, par exemple, par la combinaison de l'essence, du type de bois mort (au sol ou debout), du diamètre (plusieurs classes) et du stade de décomposition (plusieurs classes). L'importance de ces facteurs pour expliquer la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques fait effectivement consensus (Stokland *et al.*, 2004).

Les rôles de plusieurs autres facteurs ont cependant été suggérés ou mis en évidence, comme l'origine de la mort (chablis, volis, incendie,...) ou le type de pourriture du bois (Speight, 1989; Brustel, 2001; Grove, 2002; Jonsson *et al.*, 2005). La valeur prédictive de l'indice de diversité repose donc sur la pertinence biologique de la typologie des bois morts.

Mais, comme le soulignent Langor *et al.* (2008), les connaissances sur l'autécologie de nombreuses espèces sont encore très lacunaires; il reste donc difficile d'établir une classification des types, diamètres ou stades de décomposition qui soit pertinente pour l'ensemble de ces espèces. Nos études se sont focalisées sur le bois mort des plantations de pin maritime. Nous ne nous sommes donc pas intéressés à l'effet de l'essence forestière sur la diversité des Coléoptères saproxyliques.

En ce qui concerne le diamètre des pièces de bois mort, les recommandations en termes de conservation visent souvent à augmenter le nombre de pièces de "gros" diamètre car elles sont considérées comme rares voire absentes dans les forêts exploitées (Vallauri, 2005) alors que certaines espèces leur semblent strictement associées (Grove, 2002; Hammond *et al.*, 2004). Une valeur de diamètre de 40 cm est évoquée par Vallauri (2005) mais sans faire explicitement référence à des travaux ayant mis en évidence un effet de seuil au niveau de cette valeur.

Il s'agit pourtant d'un élément important à connaître pour garantir la pertinence d'un indice de diversité du bois mort, mais également pour établir des recommandations de gestion. La plupart des travaux menés sur les organismes saproxyliques concernent les Débris Ligneux Grossiers (DLG) dont le diamètre minimum est souvent pris à 10 cm. Les faunes associées aux pièces de petits diamètres n'ont fait l'objet que de rares études et principalement en forêt boréale (Kruys et Jonsson, 1999; Nitterus *et al.*, 2004; Jonsell *et al.*, 2007).

Ces études indiquent pourtant que cette fraction du stock de bois mort ne doit pas être négligée dans une perspective de conservation des organismes saproxyliques.

De nombreux travaux ont décrit la succession des espèces de Coléoptères saproxyliques au fur et à mesure de la décomposition d'une pièce de bois mort en raison de leurs régimes trophiques variés (Graham, 1925; Savely, 1939; Wallace, 1953; Dajoz, 1998). Différents assemblages sont en général associés aux différents stades de dégradation depuis le bois mort frais jusqu'à sa transformation en humus. Mais la caractérisation de ces stades reste avant tout basée sur des critères physiques (présence/absence de l'écorce, dureté de l'aubier,...) dont la pertinence biologique reste à tester (Langor *et al.*, 2008).

Enfin, la complémentarité des assemblages associés à différents types de bois mort tels que les grumes et les chandelles a été mise en évidence par plusieurs auteurs (Sverdrup-Thygeson et Ims, 2002; Jonsell et Weslien, 2003; Johansson *et al.*, 2007a; 2007b). En revanche les souches ont été peu étudiées comme habitat pour les insectes saproxyliques (Wallace, 1953; Norden *et al.*, 2004a). Elles sont pourtant largement répandues dans les forêts exploitées et sont désormais considérées comme une source possible de biomasse ligneuse pour la production d'énergie (Berghlund et Åström, 2007). Leur prise en compte dans un indicateur bois mort peut donc s'avérer nécessaire pour traduire les changements liés à certaines évolutions sylvicoles.

### *3.3. Influence du peuplement et du contexte paysager*

En plus de la ressource en bois mort, plusieurs études ont mis en évidence l'influence sur les assemblages de Coléoptères saproxyliques de facteurs abiotiques, à l'échelle du peuplement et du paysage.

Ainsi, les variations de conditions microclimatiques semblent être déterminantes pour de nombreuses espèces (Alexander, 1999; Bouget, 2005a; Lindhe *et al.*, 2005; Hjalten *et al.*, 2007). Wallace (1953) a observé des différences de composition entre des souches ensoleillées et des souches situées à l'ombre, dans des peuplements fermés. Les assemblages observés sur des bouleaux morts ou dépérissants (Kaila *et al.*, 1997) ou des chandelles de trembles (Sverdrup-Thygeson et Ims, 2002) présentent des différences de composition entre les arbres situés dans des coupes rases et ceux localisés dans des peuplements matures et fermés.

Les coupes à blancs et les premiers stades de la succession forestière constitueraient des milieux propices à toute une fraction du pool régional de Coléoptères saproxyliques (Martikainen *et al.*, 2000; Similä *et al.*, 2002). Schroeder *et al.* (2006) ont également mis en évidence l'importance des coupes à blanc pour une espèce de Latridiidae (*Hadreule elongatula*). A l'inverse, d'autres espèces n'ont été observées que dans des peuplements fermés qui offrent une ambiance microclimatique plus fraîche (Økland, 2002; Sippola *et al.*, 2002).

La composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques est par ailleurs influencée par la quantité de bois mort dans le paysage (Franc *et al.*, 2007). La proportion de coupes rases ou de vieux peuplements dans un paysage de 1 ou 4 km<sup>2</sup> (Økland *et al.*, 1996) ou dans un rayon de 1 ou 10 km (Gibb *et al.*, 2006a) pourrait également jouer un rôle pour certaines espèces de Coléoptères saproxyliques.

Le processus de fragmentation forestière est évoqué par certains auteurs pour expliquer ces réponses. Le concept de fragmentation recouvre deux phénomènes combinés : la réduction des surfaces unitaires d'habitat et l'isolement des tâches d'un même habitat (Wilcove *et al.*, 1986). Cependant, comme le souligne Farigh (2003) ce concept est souvent réduit à seulement l'une de ces deux composantes.

Ceci semble le cas pour les auteurs cités précédemment car leur interprétation n'inclut que la proximité d'habitats sources d'espèces ou d'individus. Ces interprétations restent cependant spéculatives compte-tenu du manque de connaissance sur les capacités et les modalités de dispersion de la plupart des Coléoptères saproxyliques (Jonsell *et al.*, 2003; Ranius, 2006; Laaksonen *et al.*, 2008) et parfois même sur la notion d'habitat pour ces espèces (Kouki *et al.*, 2001).

#### **4. De la problématique aux objectifs de la thèse**

Depuis plusieurs années, les réflexions autour de la gestion durable des forêts ont fait évoluer considérablement la problématique du bois mort. Harmon (2001) parle d'un véritable changement de paradigme forestier. Il va jusqu'à utiliser le terme de « *morticulture* », sous forme de boutade, pour désigner le profond changement culturel auquel sont confrontés les gestionnaires forestiers. Il s'agit en effet, pour eux, de passer d'un souci d'éradication du bois mort à une gestion « raisonnée » d'une ressource importante pour la biodiversité. Car, jusqu'à présent, le bois mort représentait une source potentielle de ravageurs. Sa destruction lors d'opérations sylvicoles ne posait pas de problème. Elle pouvait même constituer une forme de lutte préventive.

Le processus politique initié, il y a près de 25 ans, pour la définition et la mise en place d'une gestion durable des forêts s'est transformé en une réalité économique depuis plusieurs années avec l'éco-certification des forêts. Des indicateurs de biodiversité ont ainsi vu le jour, mais des améliorations semblent d'ores et déjà nécessaires pour en assurer un suivi efficace et garantir leur pertinence (Wintle et Lindenmayer, 2008). Ainsi, le bois mort, dont la pertinence semble *a priori* consensuelle au vue des nombreuses espèces qui en dépendent, pose des difficultés en termes de définition, de suivi, d'utilisation et d'acceptabilité par les gestionnaires forestiers. La nécessité d'investigations complémentaires sur cet indicateur est donc à l'origine d'un projet de recherches pluridisciplinaires dans lequel s'insère ce travail de thèse<sup>2</sup>.

Le choix des plantations de pin maritime des Landes de Gascogne comme zone d'étude repose non seulement sur leur importance économique et surfacique mais aussi sur le fait qu'elles représentent un système sylvicole singulier qui peut difficilement bénéficier d'une transposition directe de résultats obtenus dans d'autres contextes forestiers.

La plupart des travaux sur les Coléoptères saproxyliques concernent en effet des forêts naturelles ou exploitées situées en zones boréales (Amérique du Nord et Fenno-Scandinavie) ou tropicales (Australie). Les références relatives aux plantations résineuses sont relativement rares (Hutcheson et Jones, 1999; Lachat *et al.*, 2006).

La sylviculture intensive pratiquée dans les Landes, en modifiant la ressource en bois mort, qualitativement et quantitativement, mais également en termes de distribution spatio-temporelle, joue inévitablement un rôle déterminant pour la survie des espèces saproxyliques.

Les trois grands objectifs poursuivis dans le cadre de cette thèse sont donc les suivants :

- 1) Décrire et comprendre la dynamique du bois mort dans les plantations de pin maritime des Landes de Gascogne en précisant ses liens avec la gestion forestière;
- 2) Connaître le pool régional des espèces de Coléoptères saproxyliques et identifier les principaux facteurs déterminants la composition de leurs assemblages;
- 3) Tester la pertinence du bois mort en tant qu'indicateur de la biodiversité en Coléoptères saproxyliques dans des plantations de pin maritime soumises à une gestion intensive.

---

<sup>2</sup> Le projet, baptisé RESINE pour Représentations Sociales et INTérêts Ecologiques de la nécromasse, est coordonné par Christophe Bouget, de l'équipe "Gestion durable et biodiversité des écosystèmes forestiers" au CEMAGREF de Nogent-sur-Vernisson. Il concerne le massif des Landes de Gascogne et le massif de Rambouillet (chênaie).

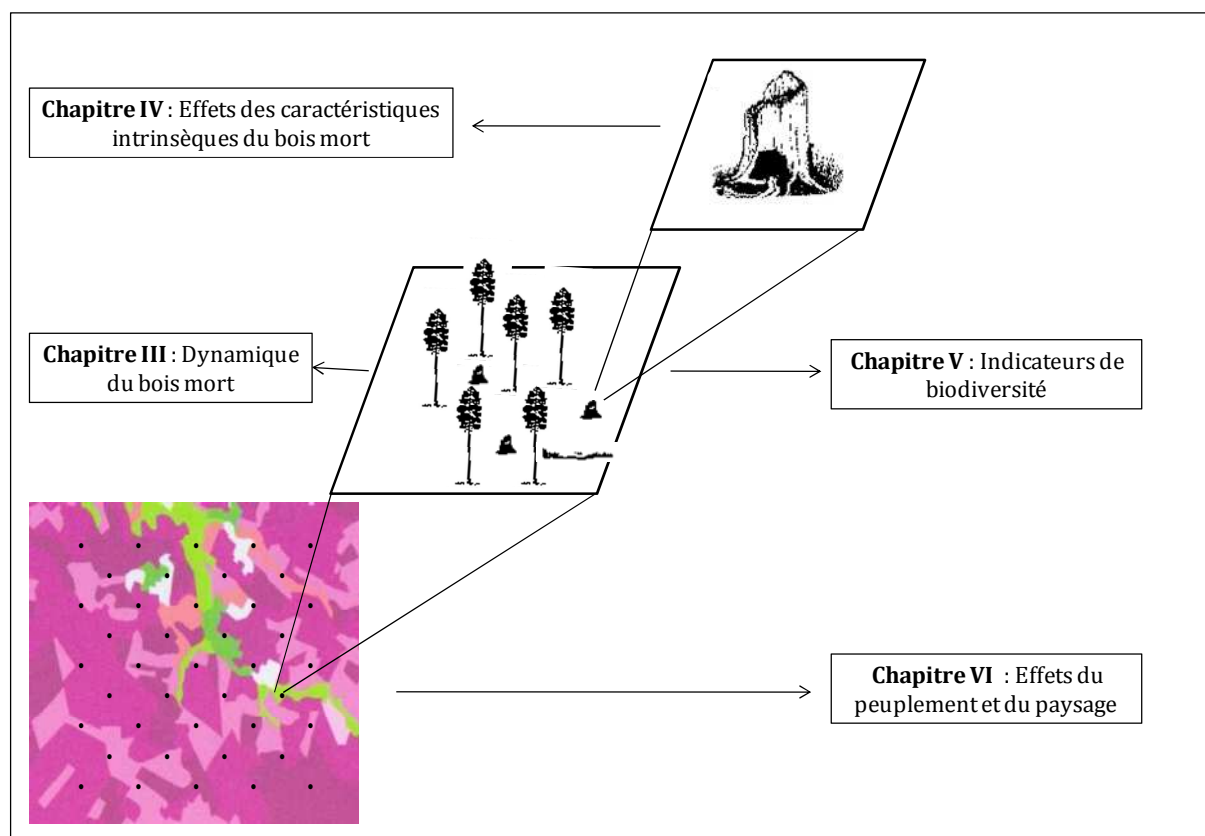
La structure de ce manuscrit s'organise autour d'un chapitre présentant l'essentiel du matériel et méthodes (**Chapitre II**) suivi de 4 chapitres de résultats (Figure1) conçus comme des articles scientifiques dont deux ont été rédigés directement en anglais pour être soumis au cours de la période de la thèse :

- **Chapitre III** : Changes in quantitative patterns of deadwood in maritime pine plantation over time (publié dans *Forest Ecology and Management* (2008), n°256, pages 913-921) ;

- **Chapitre IV** : Effets des caractéristiques des pièces de bois mort sur les assemblages d'espèces de Coléoptères saproxyliques ;

- **Chapitre V** : Direct *versus* indirect indicators of forest biodiversity: a case study with saproxylic beetles in pine plantations (accepté pour publication dans les *Annales des Sciences Forestières*) ;

- **Chapitre VI** : Effets des caractéristiques des peuplements et du paysage sur les assemblages d'espèces de Coléoptères saproxyliques en plantation de pin maritime.



**Figure 1** : Echelles spatiales d'étude et structuration des résultats en chapitres thématiques (illustration réalisée à partir d'informations de l'IFN et d'après Bobiec *et al.*, 2005).

Le manuscrit se termine par une discussion générale (**Chapitre VII**) qui vise à synthétiser les différents résultats obtenus et à dresser des perspectives aussi bien pour la recherche que pour la gestion durable des forêts de plantation.

## **CHAPITRE II :**

### **ELEMENTS DE MATERIELS ET METHODES**



## CHAPITRE II : ELEMENTS DE MATERIELS ET METHODES

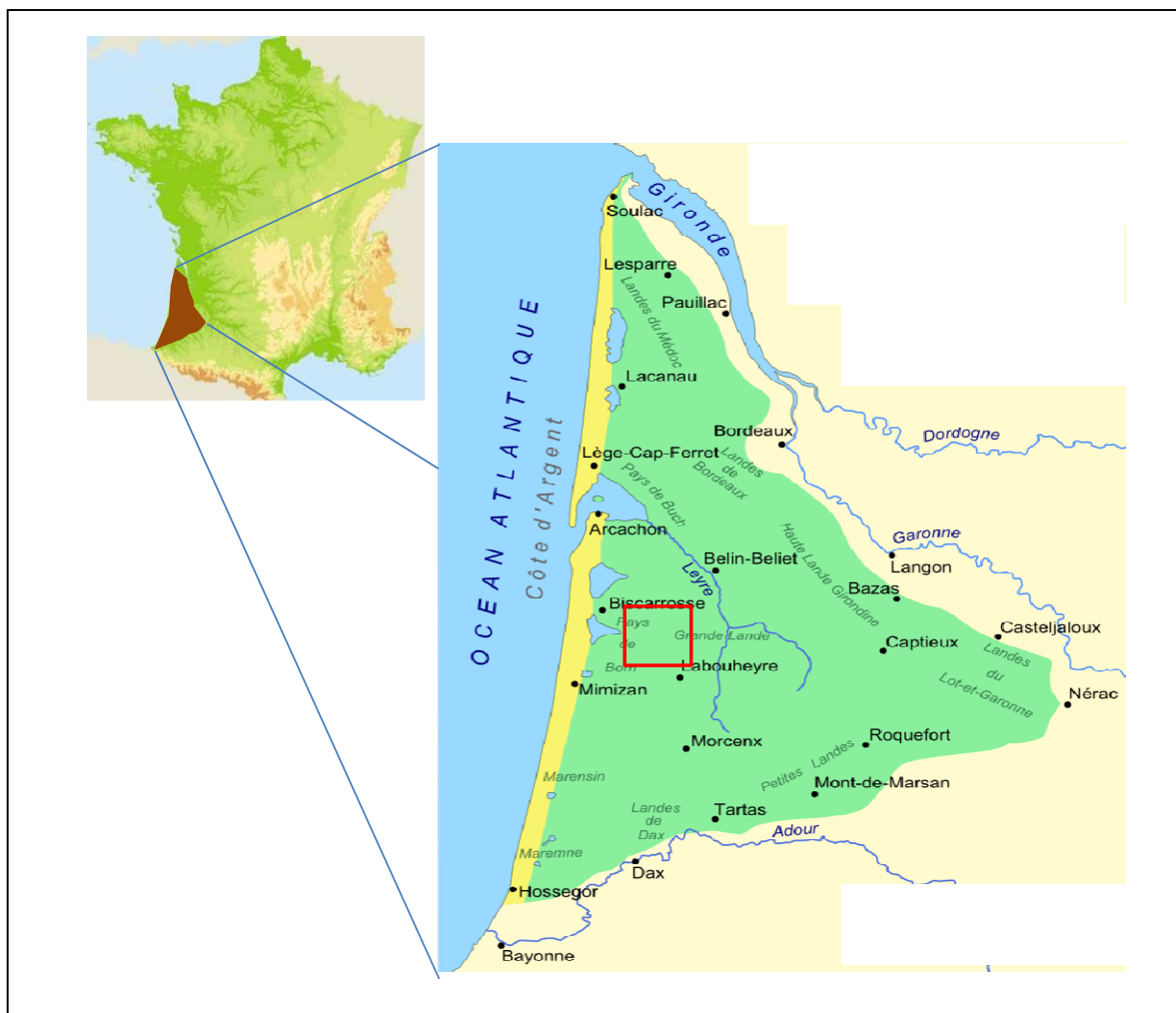
Ce chapitre a été conçu comme un complément aux descriptions des matériels et méthodes fournies dans les chapitres de résultats. Dans un premier temps, nous allons donc préciser le contexte biogéographique et forestier de la zone d'étude. Une seconde partie, consacrée à la constitution des jeux de données, permettra de donner un aperçu général sur les dispositifs d'échantillonnage et d'apporter des précisions sur les deux techniques utilisées pour l'inventaire des Coléoptères saproxyliques. Enfin, dans une troisième partie, nous aborderons les méthodes d'analyses de la composition des assemblages qui sont communes à plusieurs chapitres de résultats.

### 1. Présentation de la zone d'étude

#### 1.1. Contexte biogéographique

##### 1.1.1. Eléments géographiques et pédo-climatiques

Situé dans le quart sud-ouest de la France, le massif forestier des Landes de Gascogne s'étend sur près d'1 million d'hectares. C'est le plus grand massif de forêts de plantation d'Europe et la première région forestière française en termes de production. Ce vaste domaine forestier qui présente la forme d'un triangle se subdivise en deux régions naturelles bien différenciées : le plateau landais et le cordon dunaire (Figure 1).



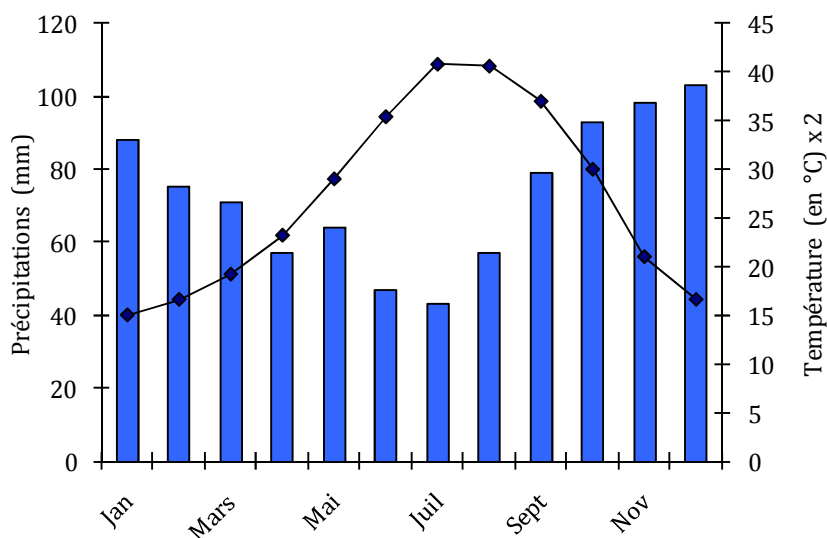
**Figure 1** : Localisation de la zone d'étude (encadré rouge) dans le massif forestier des Landes de Gascogne avec ses deux régions naturelles : le cordon dunaire (en jaune) et le plateau landais (en vert) (carte du massif des Landes de Gascogne : Larrousinéy, 2007).

Notre zone d'étude se situe sur le plateau landais, à quelques dizaines de kilomètres à l'est de Mimizan (Figure 1). Elle est incluse dans la « site-atelier de Pontenx » (100 000ha) qui a été retenu par l'Institut Européen de la Forêt Cultivée dans le cadre de la mise en place d'un réseau d'observatoires forestiers régionaux (Samalens, 2005).

Le plateau landais se caractérise par un relief quasi inexistant et une couverture forestière presque continue (taux de boisement : 75%, IFN, 2004). Seuls quelques cours d'eau et quelques espaces agricoles viennent rompre l'uniformité de ce paysage dominé par le pin maritime.

Les « sables des Landes » (formation siliceuse meuble) constituent le substratum géologique. Ils forment des sols profonds et sujets au lessivage intense conduisant à des podzols sur une large partie du territoire (81%) (IFN, 2004). Une couche imperméable de grès à ciment humique et ferrugineux (l'aliol) génère une certaine hétérogénéité dans les formations végétales par l'irrégularité de sa présence et de sa profondeur.

Le climat doux et humide est à dominante océanique, avec une température moyenne annuelle relativement élevée, aux environs de 13°C et des précipitations pouvant atteindre 1100 mm par an pour notre zone d'étude (Savoie, 1989). Le climat présente toutefois une tendance xérique en période estivale (Figure 2).



**Figure 2 :** Diagramme ombrothermique réalisé à partir des moyennes mensuelles relevées à la station météorologique de Biscarosse pendant la période 1958-1987. Les précipitations sont représentées par les barres verticales et les températures par la courbe (d'après Savoie, 1989).

D'un point de vue phytogéographique, le massif des Landes appartient au Domaine atlantico-européen (Rameau *et al.*, 2000).

### 1.1.2. Les principales formations végétales

Le plateau landais se caractérise par la prédominance de la futaie de pin maritime qui représente plus de 93% de la surface des forêts de production (IFN, 2004). Cette essence, dont la présence localement remonterait à plus de 5000 ans (Paquereau, 1964, cité par Savoie, 1989), a été fortement favorisée par la main de l'homme. Son caractère pionnier ne lui permet pas de former des forêts climaciques, mais seulement des stades transitoires ou « cultureaux » dont le climax serait représenté par le chêne pédonculé seul ou en association avec le chêne vert ou le chêne liège (Savoie, 1989). Il s'agit là d'une forte singularité du massif landais. Il se distingue ainsi notamment des forêts boréales dans lesquelles la plus grande partie des travaux sur les Coléoptères saproxyliques ont été conduits.

Le caractère autochtone du pin maritime différencie également les plantations des Landes des peuplements artificiels à base d'essence exotique. On peut en effet supposer qu'une partie au moins de l'entomofaune associée à cette essence est présente à l'échelle régionale.

Près d'un quart de la surface est constitué de jeunes peuplements âgés de moins de 10 ans, et environ 1/3 par des peuplements âgés de plus de 40 ans (IFN, 2004). Les plus vieux peuplements ont moins de 100 ans.

Les approches phytoécologiques regroupent souvent les pineraies et les landes, car leurs compositions floristiques sont très similaires (Savoie, 1989; Timbale et Caze, 2003). On distingue ainsi classiquement 4 grands types dont 3 sont présents sur la zone d'étude (IFN, 2004) :

- La lande sèche à hélianthème (10% de la superficie forestière en production) ;
- La lande humide à bruyère à 4 angles et/ou à molinie (*Molinia caerulea*) (23%) ;
- La lande mésophile, dite « intermédiaire », qui se caractérise par la plus ou moins grande abondance de la fougère aigle (67%).

Le paysage forestier constitué par les peuplements de pin maritime inclut deux autres grands types d'habitats forestiers : les aulnaies et les chênaies.

Localisées le long des cours d'eau et sur les pentes douces de certains lacs, les peuplements dominés par l'Aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) présentent une grande typicité floristique qui contribue fortement à la biodiversité régionale (Timbal et Caze, 2003). Très rarement exploités, ces milieux constituent probablement les zones les plus naturelles du massif.

En ce qui concerne les chênaies, on différencie les peuplements en situation ripicole (haut de banquette alluviale) des peuplements relictuels liés aux airials. Ce dernier type est associé aux environs immédiats des anciennes fermes landaises et se caractérisent par la présence d'individus âgés et d'un sous-étage réduit à la seule strate herbacée. Les traces et les individus de *Cerambyx cerdo* observés dans certains de ces peuplements nous laissent penser qu'il s'agit d'un habitat particulièrement propice à une partie des espèces saproxyliques (Brustel, com. pers.).

Quelques îlots de feuillus divers (peupliers, chêne rouge, châtaignier...) sont également présents ici et là dans le paysage, mais de manière anecdotique.

## 1.2. Des grands reboisements à la sylviculture intensive

### 1.2.1. Un massif récent

La création du massif forestier des Landes de Gascogne remonte à une loi de 1857 qui obligea les Communes à « mettre en valeur » les vastes espaces de landes destinés alors au pâturage. Des travaux de boisements de grande ampleur ont ainsi aboutit à la formation d'un massif de plusieurs centaines de milliers d'hectares au début du XX<sup>ème</sup> siècle. Etablie sur des terrains initialement communaux, la forêt landaise est aujourd'hui essentiellement privée ; la forêt publique ne représente en effet que 7% des surfaces boisées en production (ONF, 2003).

Jusque dans l'entre-deux guerres, c'est la production de gomme qui fut la source principale de revenu des sylviculteurs. Depuis, la production de bois d'œuvre est devenue l'objectif principal de la sylviculture mise en œuvre. Le massif constitue également une importante ressource pour des usines de pâte à papier ou de panneaux de particules (IFN, 2004).

### 1.2.2. Une sylviculture dynamique

Depuis plusieurs décennies, les choix de gestion sont orientés vers un objectif de production de bois d'œuvre et d'industrie. Le pin maritime fait ainsi l'objet d'une sylviculture en constante évolution. Certains parlent même d'une forme d'« hybridation de l'agronomie et de la foresterie » (CAFSA, 2005) (Figure 3). Le labour et la fertilisation (phosphore) ont ainsi été introduits dans les itinéraires sylvicoles. L'ensemencement des parcelles par semis laisse progressivement la place aux plantations. Une période de « repos » de 2 à 3 ans après la coupe rase est généralement respectée comme méthode de lutte préventive contre *Hylobius abietis*. Les adultes, en se nourrissant massivement sur les jeunes plants après avoir hiberner dans les souches, peuvent en effet occasionner de gros dégâts. L'âge d'exploitabilité est fixé en fonction de la productivité de la station ; il est actuellement compris entre 35 et 50 ans (ONF, 2003). Des peuplements un peu plus âgés persistent malgré tout ici ou là dans le paysage. De 3 à 4 éclaircies sont nécessaires pour atteindre une densité finale d'environ 300 tiges par hectares. Si nécessaire, un débroussaillage mécanisé vient compléter les soins apportés aux peuplements.



**Figure 3:** La culture du pin maritime dans la forêt des Landes de Gascogne (source : [www.mediaforest.net](http://www.mediaforest.net))

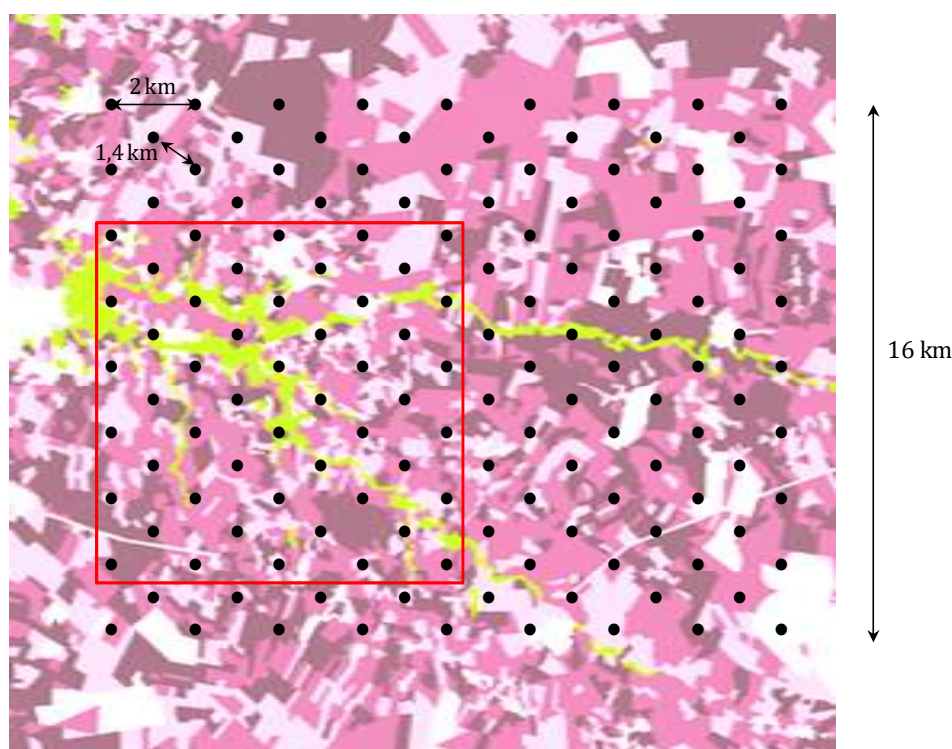
Parmi les tendances actuelles, on soulignera les efforts constants pour réduire la durée du cycle sylvicole et l'apparition d'un nouvel objectif de production : le bois énergie. Une récolte complète des résidus de récoltes (souches comprises) fait ainsi l'objet d'expérimentations.

On notera également que l'intérêt reconnu des feuillus comme moyen de lutte préventive contre certains ravageurs du pin maritime (Jactel *et al.*, 2002; Jactel *et al.*, 2006) semble se traduire par des efforts de maintien voir d'implantation de peuplements ou de lisières feuillus dans la matrice résineuse.

## **2- Constitution des jeux de données**

### *2.1. Aperçu général*

Nos analyses s'appuient sur trois jeux de données. Le premier, relatif à la dynamique d'accumulation/érosion du bois mort, a été acquis dans le cadre de deux projets de l'INRA Pierroton : FORSEE et NETFORPEST (Samalens, 2005). L'un des objectifs de ces projets étant de mettre au point un système de surveillance de l'état sanitaire des forêts, une approche par grille systématique permettant de tester différentes méthodes de ré-échantillonnages et d'extrapolation spatiale a été retenue. La grille utilisée s'inscrit dans une maille  $16 \times 16$  km du réseau européen de surveillance (ICP Forest, [www.icp-forests.org](http://www.icp-forests.org)) et comprend un total de 145 points d'échantillonnage (ou sites). Pour plus de simplicité, il sera fait référence par la suite à cette grille en parlant de la « grille Forsee ». Les points sont distants de 2 km sur la ligne horizontale et de 1,4 km en diagonale (Figure 4).



**Figure 4 :** Grille d'échantillonnage systématique (145 sites) utilisée pour l'échantillonnage du bois mort et des variables dendrométriques. Un échantillonnage des Coléoptères saproxyliques a été conduit dans la sous-grille de 41 sites (encadré rouge). Le fond cartographique a été réalisé par l'Inventaire Forestier National à partir d'une couverture photographique de 1997 ; il permet notamment de différencier les peuplements de pin maritime (en violet) des peuplements feuillus (en vert).

Les mesures de bois mort et des descripteurs des peuplements ont été réalisées de mai à novembre 2005. Deux sites ayant fait l'objet d'une coupe finale avant la campagne de terrain ont été exclus de l'échantillon.

Le second jeu de données, relatif à la entomofaune circulante, est constitué par une série d'échantillonnages basée sur une sous-grille de la précédente, couvrant une surface de 64 km<sup>2</sup> (8 × 8km). Pour plus de simplicité, il sera fait référence par la suite à cette sous-grille en parlant de la « grille Saproxylique ». Aux variables mésologiques mesurées à l'échelle du peuplement qui ont été collectées dans le cadre du premier jeu de données, s'ajoutent :

- des variables mésologiques caractérisant le paysage ;
- un échantillonnage des Coléoptères saproxyliques par piège vitre.

Pour le troisième et dernier jeu de données, relatif aux caractéristiques intrinsèques du bois mort (type, diamètre, stade de décomposition), un échantillonnage des Coléoptères saproxyliques a été conduit par piège à émergence en 2006.

## 2.2. Echantillonnage des Coléoptères saproxyliques

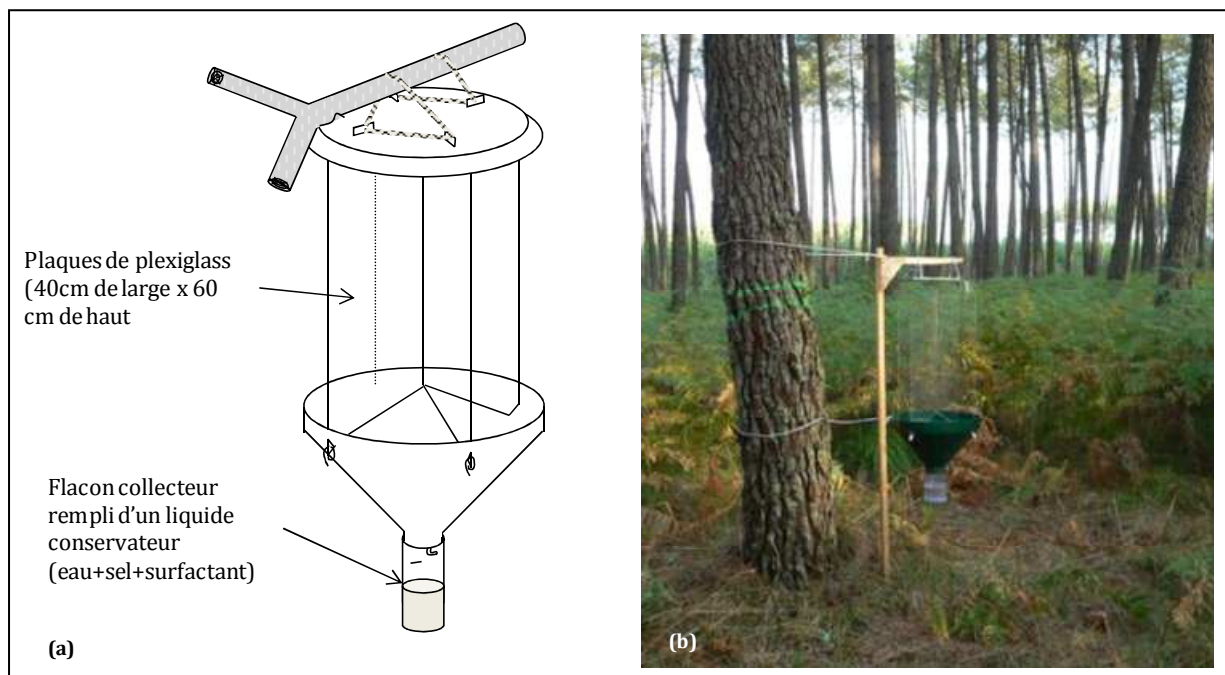
De part leur diversité de modes de vie et de déplacement, les Coléoptères saproxyliques peuvent être échantillonnés de diverses manières. Parmi les techniques éprouvées, nous avons retenus le piège-vitre et le piège à émergence. Plusieurs auteurs soulignent en effet la complémentarité de ces techniques et recommandent leur combinaison pour l'étude des assemblages de Coléoptères saproxyliques (Økland *et al.*, 1996; Hammond, 1997; Alinvi *et al.*, 2007).

La classification des espèces en saproxylique ou non-saproxylique s'est appuyée sur Le Système d'Information sur l'Ecologie des Coléoptères Saproxyliques Français (FRISBEE (Bouget *et al.*, 2008b).

### 2.2.1. Echantillonnage par piège-vitre

Le piège vitre ou piège d'interception vitré est couramment utilisé pour étudier l'entomofaune circulante (Økland *et al.*, 1996; Martikainen *et al.*, 2000; Sippola *et al.*, 2002; Similä *et al.*, 2003; Bouget, 2005a). Il permet d'évaluer le pool local d'espèces (Alinvi *et al.*, 2007). Le principe d'action repose sur le géotropisme positif de nombreuses espèces de Coléoptères lorsqu'elles heurtent un obstacle. Il existe plusieurs variantes de pièges-vitre ; bi ou multidirectionnel, accolé ou non à un tronc. Il peut également être disposé contre un carpophore (Kaila, 1993).

Nous avons utilisé le Polytrap<sup>TM</sup> (Brustel, 2004) qui est constitué de deux plaques de plexiglas disposées en croix (40 cm × 60 cm) au-dessus d'un entonnoir (Figure 5a). Un flacon situé sous l'entonnoir permet de collecter les individus qui se sont noyés dans un liquide conservateur. Ce dernier est constitué d'un mélange d'eau, de sel et de liquide surfactant.



**Figure 5 :** Piège à interception, modèle Polytrap™, d'après Brustel (2004) (a) et en situation dans un des sites d'étude (b).

L'utilisation d'un attractif augmente le nombre d'individus et d'espèces capturés (Bouget *et al.*, sous presse). Cependant, un léger effet de l'environnement sur l'attractivité de pièges amorcé à l'éthanol a été mis en évidence dans une hêtraie montagnarde (*ibid.*). Pour éviter tout biais potentiel lié à un fonctionnement différent du piège selon les milieux échantillonnés, nous les avons utilisés en mode « passif », c'est-à-dire sans attractif.

Les pièges ont été fixés sur une potence (Figure 5b) et non directement sur l'arbre pour éviter le biais lié à l'attractivité des troncs pour certaines espèces (Hyvarinen *et al.*, 2006; Bouget *et al.*, 2008a). Ils ont été positionnés au centre du dispositif d'inventaire du bois mort présenté plus bas. Chaque site a été équipé de deux pièges laissés en place de mai à fin août 2005 avec des relevés périodiques toutes les 3 semaines environ.

### 2.2.1. Echantillonnage par émergence

Le piège à émergence est de plus en plus utilisé dans les travaux menés sur l'écologie de l'entomofaune saproxylique (Schiegg, 2001; Kappes et Topp, 2004; Lindhe et Lindelow, 2004; Saint-Germain *et al.*, 2004; Gibb *et al.*, 2006b; Johansson *et al.*, 2006; Lachat *et al.*, 2006; Hedgren, 2007). Cette technique est particulièrement adaptée à l'étude de substrat spécifique pour en identifier les espèces associées (Wikars *et al.*, 2005; Alinvi *et al.*, 2007). Elle présente néanmoins l'inconvénient de produire des jeux de données plus difficiles à analyser statistiquement (Økland, 1996).

Chaque pièce de bois a été enfermée dans une nasse en toile de Polyéthylène blanc, à mailles très fines (600 x 500µm). Un ou deux flacons collecteurs sont reliés à la nasse par l'intermédiaire d'un coude en PVC (Figure 6a). Ces flacons sont remplis de liquide conservateur (mélange d'eau, de sel et de liquide surfactant).



**Figure 6** : Pièges à émergence utilisés pour les quatre types de bois mort étudiés.

Quelques adaptations ont été apportées en fonction du type de bois mort étudié :

- Pour les chandelles (Figure 6b), les pièces ont également été éloignées du sol pour éviter les remontées d'humidité et maintenues à la verticale ;
- Pour les branches mortes sur arbres vivants (Figure 6c), les nasses ont été fixées sur des fils suspendus pour rester dans des conditions d'hygrométrie proches de celles rencontrées sur l'arbre ;
- Pour les souches (Figure 6d), un pot-piège a également été installé à proximité pour capturer les individus qui ne chercheraient pas à grimper sur la toile pour atteindre l'unique flacon collecteur mis en place en hauteur. Il est rempli du même liquide conservateur que le flacon collecteur.

Compte-tenu du dispositif d'émergence utilisé pour les souches, et pour des raisons pratiques, ce type de bois mort provient du domaine de l'INRA à Pierroton, commune de Cestas (33). Les branches mortes sur arbres vivants ainsi que les chandelles ont également, pour des raisons techniques été prélevées dans les mêmes parcelles. Pour tester un éventuel effet géographique (Pierroton vs grille Saproxylique) sur les assemblages, l'échantillon de bois mort au sol est constitué pour moitié de pièces provenant des parcelles du domaine de l'INRA et pour moitié des parcelles de pin maritime de la grille Forsee. Le plan d'échantillonnage détaillé est présenté dans le chapitre « émergence ».

Le dispositif a été mis en place en février et mars 2006, pour rester opérationnel jusqu'en septembre 2007 ; avec des relevés périodiques d'environ 3 à 4 semaines de mars à août. Pour des raisons de niveau de détermination, seuls les échantillons collectés d'avril à fin août 2006 ont été analysés à ce jour.



## 2.3. Caractérisation écologique des sites

### 2.3.1. Descripteurs du peuplement

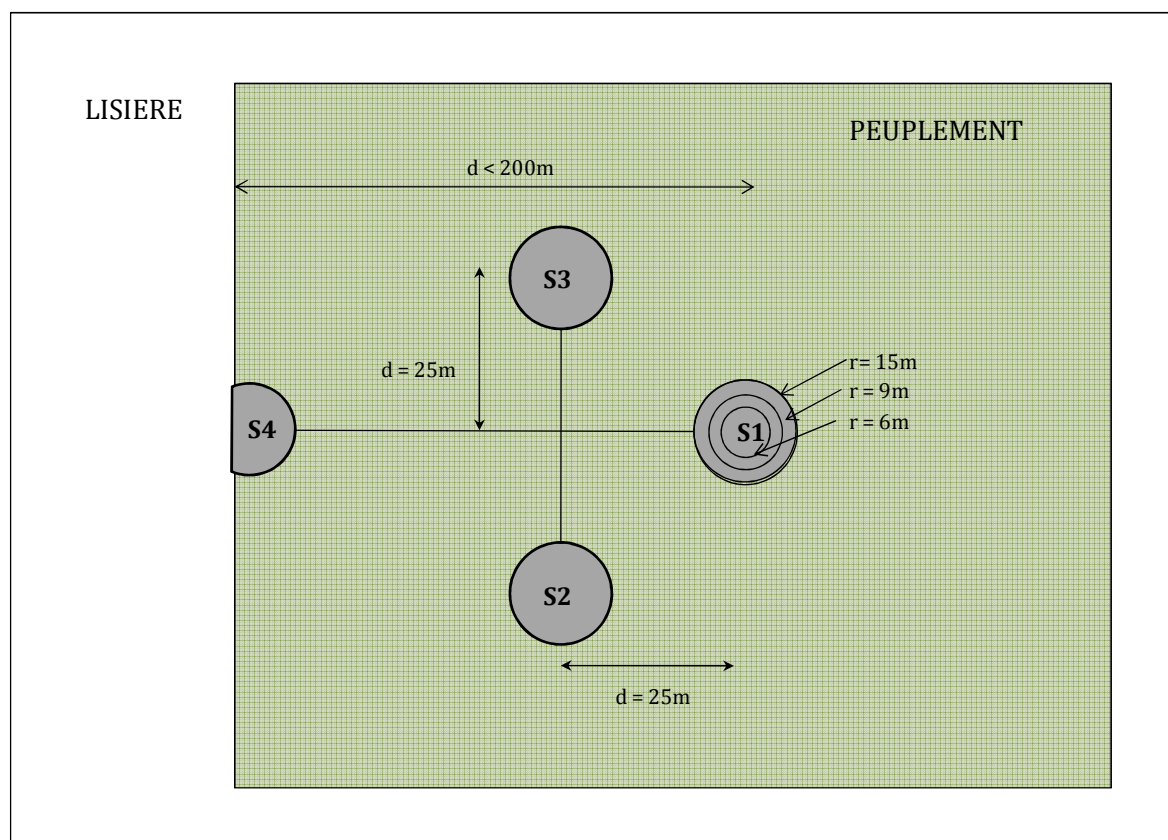
Pour chaque peuplement, plusieurs variables dendrométriques ont été mesurées selon le protocole du projet Forsee (Tableau I). Dans chaque site, 4 placettes d'échantillonnage ou « satellites » (S1 à S4) composées de 20 arbres et disposées en croix avec un espacement de 25 m par rapport au centre de la croix (Figure 7). Un satellite devant être positionné nécessairement en lisière du peuplement (S4), il peut arriver qu'il soit plus éloigné du centre de la croix.

L'âge du peuplement a été estimé par un dénombrement des verticilles sur un arbre par chacun des deux observateurs. Les peuplements étant équiens, le choix des arbres pour la mesure de l'âge repose essentiellement sur un critère de visibilité de la cime.

La hauteur dominante et le diamètre ont été estimés dans les 3 satellites situés à l'intérieur du peuplement (S1, S2 et S3). En revanche, la variable « couvert » qui traduit le % d'ouverture du peuplement et la densité, n'ont été estimées que dans le satellite S1.

Pour les arbres d'une hauteur inférieure à 1,50 m, seuls les trois plus gros diamètres ont été mesurés. Pour les arbres d'une hauteur supérieure à 1,50 m, le diamètre de chaque arbre a été mesuré à hauteur de poitrine (1,30 m). Un diamètre moyen a ensuite été calculé sur la base des estimations de chaque satellite.

Dans chaque satellite, la hauteur des trois plus gros arbres (en termes de diamètre) a été estimée au moyen d'un vertex. La hauteur dominante a ensuite été calculée en moyennant ces estimations.



**Figure 7 :** Dispositif mis en place dans chaque site pour les mesures de variables dendrométriques (voir le texte pour plus de détails).

La variable « couvert » est une estimation visuelle du recouvrement au sol de la projection des houppiers. La valeur de cet indice varie de 0,1 à 1.

La densité a été estimée selon la méthode de l'IFN (2005), soit par le dénombrement des tiges d'un diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 7cm dans un cercle de rayon 6, 9 ou 15 m selon le diamètre moyen des arbres (respectivement : <23cm, [23cm-38cm[, ≥38cm). Pour les plus jeunes peuplements, (diamètre inférieur à 7 cm), la densité est estimée à partir du dénombrement des tiges sur 5 rangs de 20m dans chaque satellite.

L'échantillonnage du bois mort a été conduit au moyen de trois techniques, en fonction du type considéré (bois mort au sol, souche ou chandelle). Le détail du protocole mis en œuvre et les modalités de calcul des volumes respectifs sont fournis dans le chapitre III.

**Tableau I :** Variables descriptives des peuplements avec les gammes de variation observées pour l'ensemble des sites (grille Forsee) et uniquement les sites ayant fait l'objet d'un échantillonnage des Coléoptères saproxyliques (grille Saproxylique).

<b>Variables</b>	<b>Grille Forsee (n=143)</b>	<b>Grille Saproxylique (n=41)</b>
Age	4-61	5-61
Densité (Nb tiges/ha)	113-1872	146-1700
Hauteur dominante (m)	2-30	3-30
Diamètre moyen (cm)	4-50	5-50
Couvert	0,10-0,90	0,3-0,9
Vtot (m <sup>3</sup> /ha)	0,1-93	0,3-63

### 2.3.2. Descripteurs du paysage

Une carte d'occupation du sol a été établie en actualisant et affinant la carte établie par l'Inventaire Forestier National (IFN) à partir d'une campagne photographique de 1997 (IFN, 2004). Une image satellite SPOT 5 prise le 13 juillet 2005 a ainsi permis d'identifier les peuplements feuillus de surface inférieure au seuil de résolution de l'IFN (2ha), de localiser les peuplements exploités depuis 2002 et les coupes rases les plus récentes. Une phase complémentaire de terrain a été nécessaire pour affiner la typologie des peuplements de pin maritime en estimant leur âge. Une variable de ressource en bois mort à l'échelle du paysage a ainsi pu être calculée. Pour cela, chaque peuplement, en fonction de son âge, s'est vu affecter d'un volume de bois mort correspondant à la somme des volumes de bois mort au sol et de souches prédits par les modèles de dynamique du bois mort développés dans le chapitre III.

Compte-tenu de la distance maximum entre deux placettes (1,4km), le rayon maximal envisageable pour le disque de calcul des métriques du paysage est de 700 m. Ceci afin d'éviter le recouvrement des disques et de garantir ainsi l'indépendance des observations. Pour des raisons de faisabilité matérielle, nous avons retenu un rayon maximum de 400 m. Le paysage a été appréhendé à trois échelles correspondant à des disques de rayon 200, 300 et 400 m soit des surfaces respectives d'environ 12, 28 et 50 ha respectivement.

La carte d'occupation du sol a été réalisée avec le logiciel ArcView 3.2 (ESRI, Redlands, CA, USA). Les métriques paysagères (Tableau II) ont été calculées avec le logiciel Patch Analyst 2.0 (Rempel *et al.*, 1999).

**Tableau II** : Métriques paysagères calculées dans des disques de trois rayons : 200m, 300 m et 400 m.

<b>Abréviation</b>	<b>Dénomination</b>	<b>Valeurs extrêmes</b>
dPM200	surface relative en pin maritime dans un disque de rayon de 200m	0,48 - 1
dFeuil200	surface relative en feuillus dans un disque de rayon de 200m	0 - 0,46
dCR200	surface relative en coupe rase dans un disque de rayon de 200m	0 - 0,5
dDW200	densité de bois mort dans un disque de rayon de 200m (m <sup>3</sup> /ha)	3 - 18,6
dPM300	surface relative en pin maritime dans un disque de rayon de 300m	0,42 - 1
dFeuil300	surface relative en feuillus dans un disque de rayon de 300m	0 - 0,45
dCR300	surface relative en coupe rase dans un disque de rayon de 300m	0 - 0,43
dDW300	densité de bois mort dans un disque de rayon de 300m (m <sup>3</sup> /ha)	2,93 - 17,2
dPM400	surface relative en pin maritime dans un disque de rayon de 400m	0,38 - 1
dFeuil400	surface relative en feuillus dans un disque de rayon de 400m	0 - 0,46
dCR400	surface relative en coupe rase dans un disque de rayon de 400m	0 - 0,34
dDW400	densité de bois mort dans un disque de rayon de 400m (m <sup>3</sup> /ha)	3,13 - 16

### **3- Analyse des données**

#### *3.1. Considérations générales*

L'étude de la composition des assemblages d'espèces peut être conduite de deux manières différentes et complémentaires : par comparaison indirecte ou directe.

Pour la comparaison indirecte, on cherche dans un premier temps à identifier la structure sous-jacente de la matrice relevé-espèces par une ordination (recherche de gradient) ou une classification (recherche de discontinuités). L'interprétation écologique se fait ensuite en identifiant les espèces contribuant le plus fortement à la structure observée et en mettant en relation cette dernière avec des descripteurs physiques potentiellement explicatifs (Legendre et Legendre, 1998).

Pour la comparaison directe, les matrices relevés-espèces et relevés-descripteurs physiques sont analysées simultanément. On recherche directement une combinaison des descripteurs physiques expliquant le mieux la structure de la matrice relevés-espèces (*ibid*). On distingue ainsi l'inertie contrainte, ou expliquée par les variables indépendantes, de l'inertie non-contrainte, relevant d'autres variables non prises en compte dans l'analyse.

Les techniques d'ordination contraintes permettent parfois de déceler des structures dans des cas de figure où les ordinations non-contraintes ne révèlent rien (Anderson et Willis, 2003). Ces dernières permettent néanmoins, dans un premier temps, d'avoir un aperçu sur la dispersion des relevés et d'identifier les points extrêmes qui peuvent être mis à l'écart des analyses afin de dégager plus nettement les patrons généraux.

Il existe plusieurs méthodes d'ordination contrainte et non-contrainte dont l'utilisation dépend notamment de la nature des données disponibles et des questions posées. Les jeux de données tels que les nôtres se caractérisent par de nombreuses espèces singletons (un seul individu) ou doubletons (deux individus) et une forte dispersion des variables-espèces qui se traduisent par des matrices relevés-espèces avec de nombreux zéros.

Avant de présenter plus en détails les méthodes d'ordinations utilisées, le choix des mesures de dissimilarité est explicité.

### 3.2. De la mesure de dissimilarité aux choix des techniques d'ordination

Parmi le grand nombre d'indices de dissimilarité disponibles, Legendre et Legendre (1998) soulignent l'écueil principal associé aux indices dits « symétriques » : le problème du double-zéro. Dans une matrice relevé-espèces, la valeur « zéro » est en effet difficile à interpréter car l'absence d'une espèce dans un relevé peut être due à plusieurs causes : une ou plusieurs conditions du milieu ne sont pas favorables à l'espèce, variation purement stochastique de sa distribution, répartition irrégulière des individus sur la zone d'étude, fonctionnement du piège différent selon les milieux. Pour une espèce donnée, deux relevés peuvent présenter une valeur « zéro » pour des raisons différentes. L'utilisation d'un indice de dissimilarité symétrique qui considère le double zéro comme une ressemblance peut ainsi être problématique.

Les indices de dissimilarité ne prenant pas en compte les double-zéros sont appelés indices assymétriques. Parmi ceux-ci, l'indice de Bray-Curtis est l'un des plus largement utilisé, probablement parce qu'il peut se traduire comme le pourcentage de différence entre deux sites ou deux relevés. Cet indice prend en compte l'abondance des espèces. Il peut être malgré tout intéressant de ne considérer que la présence-absence des espèces, car les données d'abondance ne reflètent pas nécessairement les proportions réelles entre les espèces.

Pour le piège-vitre, l'abondance d'une espèce reflète principalement son activité ou sa piégeabilité et pas nécessairement sa densité réelle. La distribution fortement agrégative de nombreuses espèces d'insectes peut être à l'origine d'une forte différence d'abondance entre deux pièges situés au sein d'un même peuplement, traduisant plus la différence de proximité avec la source d'émergence ou d'attraction des imagos qu'une réelle différence en termes de conditions écologique du peuplement forestier (structure, conditions microclimatiques).

Pour le piège-émergence, l'absence d'imago observé dans le flacon collecteur ne veut pas pour autant dire que l'espèce n'était pas présente à l'état larvaire dans la pièce de bois. Ainsi la population d'une espèce-proie peut être très fortement réduite par la présence d'une ou plusieurs espèces prédatrices ou parasites. Le milieu étudié (pièce de bois ou peuplement) n'en perd pas pour autant son « attrait » pour l'espèce-proie.

Les analyses des assemblages d'espèces de Coléoptères saproxyliques ont donc été conduites en se basant sur deux indices de dissimilarité assymétrique, l'un qualitatif (indice de Jaccard) et l'autre quantitatif (indice de Bray-Curtis).

L'utilisation de ces deux indices a pour conséquence de réduire le choix des techniques d'ordination non contraintes au cadrage non-métrique multidimensionnel (NMDS) ou à l'Analyse des Coordonnées principales (ACoP).

Les deux autres techniques couramment employées que sont l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et l'Analyse en Composantes Principales reposent en effet sur d'autres mesures de dissimilarité. La distance du Khi-deux utilisée dans l'AFC pose le problème du poids à accorder aux espèces « rares ». Une différence d'abondance pour des espèces communes contribuant moins fortement à la distance du Khi-deux qu'une différence équivalente pour des espèces rares, ces dernières peuvent avoir une contribution excessive sur l'analyse (Legendre et Legendre, 1998). Pour contourner cette difficulté, on peut retirer les espèces rares ou leur donner un poids inférieur. Par ailleurs, Legendre et Gallagher (2001) soulignent que la distance du Khi-deux ne fait pas l'unanimité parmi les écologues. Ces auteurs rappellent l'une des conclusions d'une analyse conduite par Faith *et al.* (1987) sur des jeux de données simulés : la distance du Khi-deux est l'une des plus mauvaises pour les données de composition de communautés.

L'ACP constitue une alternative largement utilisée mais qui présente néanmoins un autre problème déjà évoqué, celui du « double-zéro » ou « double absence » (Legendre et Legendre, 1998). Plusieurs écologues des communautés considèrent que la distance euclidienne utilisée dans l'ACP n'est pas appropriée pour les jeux de données d'abondance d'espèces incluant de nombreuses valeurs nulles (Legendre and Legendre, 1998; Orłóci 1978 et Wolda 1981 cités par Legendre et Gallagher, 2001). Legendre et Gallagher (2001) ont ainsi proposé plusieurs transformations préalables permettant malgré tout l'utilisation de l'ACP. Nous n'avons pas retenu cette technique car elle suppose la linéarité entre les variables indépendantes et les axes de l'ordination.

Cette hypothèse n'est en revanche pas requise pour l'ACoP ou le NMDS. Ce dernier a été retenu car il est considéré comme plus performant que l'ACoP dans la compression des relations de distance entre les objets (Legendre et Legendre, 1998). Sa robustesse et son utilité dans l'analyse de données écologiques sont par ailleurs largement reconnues (Field *et al.*, 1982; Minchin, 1987; Clarke, 1993; Anderson et Willis, 2003).

Le choix de l'Analyse Canonique des Coordonnées Principales constitue le complément logique du NMDS en termes d'ordination contrainte (Anderson et Willis, 2003). Cette technique peut en effet être utilisée avec n'importe quel indice de distance alors que l'Analyse Canonique des Correspondances - technique d'ordination contrainte la plus répandue - repose sur la métrique du Khi-deux dont nous avons déjà évoqué les faiblesses pour le type de données dont nous disposons et les analyses envisagées.

### 3.3. Le cadrage non-métrique multidimensionnel (NMDS)

Cette méthode d'ordination vise à préserver dans un espace réduit les relations d'arrangement entre les objets. L'objectif est d'obtenir une représentation qui éloigne les objets dissimilaires tandis qu'elle rapproche les objets similaires sans pour autant préserver les distances (Legendre et Legendre, 1998). L'algorithme cherche une solution qui minimise une fonction de stress. Le stress étant défini comme l'écart à la monotonie dans la relation entre les distances observées et les distances calculées (ou projetées).

Le diagramme de Shepard qui représente graphiquement cette relation est ainsi utilisé pour diagnostiquer le résultat de l'ordination. Plus les points sont proches de la ligne de monotonie, meilleur est le calage, avec un stress minimum. Le nombre de dimensions est défini au préalable (le plus souvent 3 ou 4). La valeur du stress diminuant avec le nombre de dimensions, un compromis doit être recherché entre un nombre réduit de dimensions interprétables et un calage correct. Au-delà d'une valeur de stress de 0.20, on considère que la représentation est douteuse (Clarke et Warwick, 1994).

Cette technique repose sur un processus itératif qui n'aboutit pas nécessairement à la meilleure solution. Pour réduire ce risque d'une solution sub-optimale liée à la configuration initiale, l'algorithme est lancé à partir de différents points de départ. Lorsque les résultats sont convergents, on peut considérer que l'on est en présence d'une bonne solution (Oksanen *et al.*, 2008).

Les NMDS ont été réalisés avec la librairie « vegan » (Oksanen *et al.*, 2008) pour le logiciel R (R Development Core Team, 2008).

### 3.4. L'analyse des similarités

Il existe plusieurs méthodes permettant de tester la différence de composition de groupes basés sur une hypothèse *a priori* ou issus d'une ordination ou d'une classification. Nous avons utilisé la NPMANOVA (ou MANOVA non-paramétrique) développée par Anderson (2001) car cette méthode permet de prendre en compte plusieurs facteurs et de tester leurs interactions, ce que ne permettent pas l'ANOSIM (Clark, 1993), les procédures de permutation multi-réponse (MRPP) (Zimmerman et al, 1985) ou le test de Mantel (Mantel, 1967). L'ANOSIM et les MRPP sont par ailleurs sensibles à l'hétérogénéité de dispersion au sein des groupes. Une différence de composition entre groupes peut ainsi être considérée comme significative sous le simple fait d'une forte hétéroscédasticité (Anderson, 2001). Ce dernier élément est mis en avant par Oksanen (2008) pour justifier de sa préférence pour la NPMANOVA par rapport à l'ANOSIM et aux MRPP.

La NPMANOVA est philosophiquement liée à l'ANOVA en ce qu'elle repose sur une version multivariée de la statistique F. Cette méthode étant relativement récente, il nous semble opportun de reprendre l'essentiel de la présentation qui en est faite par Anderson (2001).

Considérons une matrice de distance entre toutes les paires de relevés. Soit  $a$  le nombre de groupes et  $n$  le nombre d'observations par groupe, on a  $N = an$  le nombre total d'observations. En considérant également  $d_{ij}$  la distance entre deux observations, la somme totale des carrés est la suivante :

$$SS_T = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij}^2 \quad (1)$$

Ce qui revient à additionner toutes les distances dans la matrice triangulaire (sans la diagonale) et de diviser par le nombre total d'observations.

La somme des carrés résiduels ou intra-groupe est calculée par l'équation suivante :

$$SS_W = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij}^2 \epsilon_{ij} \quad (2)$$

Où  $\epsilon_{ij}$  prend la valeur 1 lorsque l'observation  $i$  et l'observation  $j$  appartiennent au même groupe, sinon  $\epsilon_{ij}$  prend la valeur 0. On fait ainsi la somme des distances entre les observations d'un même groupe que l'on divise par le nombre d'observations dans ce groupe.

En considérant la relation  $SS_A = SS_T - SS_W$ , on définit un pseudo  $F$ -ratio pour tester l'hypothèse nulle multivariée avec l'équation suivante :

$$F = \frac{SS_A / (a-1)}{SS_W / (N-a)} \quad (3)$$

Avec  $a$  le nombre de groupes et  $N$  le nombre total d'individus.

Si des observations appartenant à des groupes différents ont des localisations centrales (barycentres) différentes dans l'espace multivarié, alors les distances entre les observations de groupes différents devraient être comparativement plus importante que les distances entre les observations d'un même groupe ; cela se traduisant par un pseudo  $F$ -ratio élevé.

Les équations (1) et (2) peuvent être utilisées avec n'importe quel indice de dissimilarité.

Les résultats obtenus s'interprètent de la même manière qu'avec une ANOVA. La différence étant qu'il s'agit d'une hypothèse multivariée. La valeur obtenue pour la statistique test ( $F$ ) est comparée à une distribution générée par permutations sous l'hypothèse nulle.

Les NPMANOVA ont été réalisées avec la librairie « vegan » (Oksanen *et al.*, 2008) pour le logiciel R (R Development Core Team, 2008).

### 3.5. L'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP)

Proposée par Anderson et Willis (2003), l'Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP) permet d'obtenir une ordination contrainte avec n'importe quelle mesure de dissimilarité. La méthode comprend plusieurs étapes :

Réalisation d'une analyse des coordonnées principales sur une matrice  $\mathbf{Y}$  ( $N$  observations et  $p$  variables-espèces), en utilisant l'indice de dissimilarité de son choix, pour obtenir des axes orthonormaux  $\mathbf{Q}$  (aucune standardisation des axes n'est nécessaire) ;

Choix d'un nombre approprié d'axes  $m$  comme sous-ensemble de la matrice  $\mathbf{Q}$  pour les utiliser dans l'analyse canonique qui suit ; le choix du nombre d'axes peut être arbitraire ou reposer sur la minimisation de l'erreur de classification ou de la somme des carrés des résidus ;

Réalisation d'une analyse canonique classique : une Analyse Canonique Discriminante si la matrice  $\mathbf{X}$  contient des variables qualitatives ou une Analyse Canonique des Corrélations si  $\mathbf{X}$  contient des variables quantitatives ;

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

Les ACCP ont été réalisées avec la librairie « vegan » (Oksanen *et al.*, 2008) pour le logiciel R (R Development Core Team, 2008).

### 3.6. Recherche d'espèces indicatrices

Legendre et Dufrêne (1997) ont proposé la méthode IndVal pour identifier les espèces préférentiellement associées à un groupe d'observations préalablement défini par une ordination ou une classification. Il peut s'agir également d'un groupe correspondant à un habitat naturel défini *a priori*. Cette méthode combine l'abondance et la fréquence d'une espèce. Elle définit deux caractéristiques – la fidélité et la spécificité – dont la combinaison permet de calculer une valeur indicatrice (ou IV) d'une espèce  $i$  pour chaque groupe  $j$  d'une typologie avec l'équation suivante :

$$\text{INDVAL}_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100 \quad (1)$$

Le premier terme de l'équation (1) représente la spécificité d'une espèce, définit par l'équation suivante :

$$A_{ij} = N_{\text{individus}_{ij}} / N_{\text{individus}_i} \quad (2)$$

où  $N_{\text{individus}_{ij}}$  est l'abondance moyenne de l'espèce  $i$  sur les échantillons du groupe  $j$  et  $N_{\text{individus}_i}$  est la somme des abondances moyennes de l'espèce  $i$  dans chacun des groupes.

La valeur de  $A_{ij}$  est maximale lorsque l'espèce  $i$  n'est présente que dans les échantillons du groupe  $j$ .

Le second terme de l'équation (1) représente la fidélité d'une espèce, défini par l'équation suivante :

$$B_{ij} = N_{\text{échantillons}_{ij}} / N_{\text{échantillons}_{j}}$$

où  $N_{\text{échantillons}_{ij}}$  est le nombre de sites du groupe  $j$  dans lesquels l'espèce  $i$  est présente et  $N_{\text{échantillons}_{j}}$  est le nombre d'échantillons dans le groupe  $j$ .

La valeur de  $B_{ij}$  est maximale lorsque l'espèce  $i$  est présente dans tous les échantillons du groupe  $j$ .

La valeur indicatrice d'une espèce  $j$  pour un niveau de partition d'une typologie est la valeur  $INDVAL_{ij}$  observée la plus importante pour l'ensemble des groupes de cette partition :  $INDVAL_j = \max[INDVAL_{ij}]$ .

La valeur  $INDVAL$  (ou  $IV$ ) obtenue est testée par permutations. Les échantillons sont réalloués dans des groupes au hasard et une nouvelle valeur  $IV$  est calculée. L'opération est répétée un grand nombre de fois permettant ainsi d'estimer une valeur moyenne obtenue par le hasard et de la comparer à la valeur observée par le biais d'un test  $z$ . On peut également réaliser un test de rang, en notant la position de la valeur observée dans la distribution générée, arrangée en ordre décroissant.

Une espèce peut être considérée indicatrice d'un groupe lorsque sa valeur  $IV$  est supérieure à 25 et caractéristique lorsque cette valeur dépasse 80 (Legendre et Dufrêne, 1997).

Cette méthode constitue un complément voir un substitut utile à l'ANOVA. Elle est en effet plus robuste à des différences de nombre d'échantillons entre groupes, à des différences d'abondance entre les échantillons d'un même groupe et aux différences d'abondances absolues des différents taxa qui peuvent néanmoins présenter des patrons de réponses similaires (Legendre et Legendre, 1998).



## **CHAPITRE III :**

### **DYNAMIQUE TEMPORELLE DU BOIS MORT DANS LES PLANTATIONS DE PIN MARITIME**



Contents lists available at ScienceDirect

## Forest Ecology and Management

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/foreco](http://www.elsevier.com/locate/foreco)

## Changes in quantitative patterns of dead wood in maritime pine plantations over time

Antoine Brin<sup>a,\*</sup>, Céline Meredieu<sup>b,c</sup>, Dominique Piou<sup>d</sup>, Hervé Brustel<sup>a</sup>, Hervé Jactel<sup>b,c</sup>

<sup>a</sup> Université de Toulouse, Ecole d'Ingénieurs de Purpan, 75 voie du T.O.E.C., BP 57611, F-31076 Toulouse Cedex 03, France

<sup>b</sup> INRA, UMR 1202 BIOGECO, Laboratory of Forest Entomology & Biodiversity, 69 route d'Arcachon, F-33612 Cestas, France

<sup>c</sup> Université de Bordeaux 1, UMR 1202 BIOGECO, F-33612 Cestas, France

<sup>d</sup> Département de la Santé des Forêts, Impasse R. Lavigne, 33150 Cenon, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 14 December 2007

Received in revised form 13 May 2008

Accepted 22 May 2008

#### Keywords:

Dead wood  
Plantation forest  
Downed woody debris  
Snag  
Stump  
Chronosequence  
Model

### ABSTRACT

Although the volume of dead wood is commonly acknowledged as an indicator of biodiversity in sustainable forest management schemes, only few data are available for plantation forests. To evaluate the volume and qualify the diversity of woody debris along a chronosequence of maritime pine plantations, we sampled downed woody debris, snags and stumps in 143 stands of different ages. To test the hypothesis that the pattern of dead wood accumulation mainly results from silvicultural operations, we developed a predictive model. It combined an empirical growth model evaluating the amount of dead wood produced by successive thinnings with a decay function that estimated the loss of dead wood with time.

The volume of dead wood averaged 15 m<sup>3</sup>/ha. Downed woody debris, stumps and snags represented 81%, 11% and 8% of this volume, respectively. Pieces of downed woody debris were equally distributed between fine and coarse woody debris however large pieces (diameter  $\geq 20$  cm) were scarce. The dead wood was mainly from anthropogenic origin (77%) and its volume significantly increased with stand productivity. The pattern of dead wood accumulation along the forestry cycle showed a convex shape with a peak in stands of ca. 30-year-old, after the third thinning. The dynamics was successfully predicted for downed woody debris ( $r = 0.47$ ,  $P < 0.001$ ) and for stumps ( $r = 0.45$ ,  $P < 0.001$ ) by the model combining inputs from thinnings and loss with time. This model may help to predict the effect of alternative forestry practices on dead wood accumulation by forest managers or nature conservationists in similar pine forest plantations.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

Dead wood is an important component of forest ecosystems with several crucial ecological functions, like carbon sequestration or contribution to energy flow and nutrient cycles (Harmon et al., 1986). Moreover, perhaps the most important role of dead wood is to provide habitat for a large proportion of forest species (Elton, 1966). Stokland et al. (2004) consider that 25% of Scandinavian forest species depend on dead wood and that many of them are threatened. As the importance of dead wood for biodiversity has become widely acknowledged (Speight, 1989; Grove, 2002; Stokland et al., 2004) several international schemes for Sustainable Forest Management (MCPFE in Europe, CIFOR in tropical forests) have included “dead wood” in their list of biodiversity indicators. For example, the MCPFE (2003) proposed the “volume of standing

and lying dead wood by different forest types” as an indicator for the conservation, maintenance and improvement of biodiversity in European forests.

Surprisingly, knowledge on quantitative and qualitative patterns of dead wood in planted forests is still scarce whereas the area of these forests, which include both forest plantations and the planted component of semi-natural forests, continue to expand worldwide with an increment of ca. 25% in the last 15 years and their contribution to global wood production is approaching 50% (FAO, 2007). References exist for plantation forests from some northern European countries (Green and Peterken, 1997; Kirby et al., 1998; Humphrey et al., 2003; Travaglini et al., 2007), Australia (Woldendorp and Keenan, 2005; Guo et al., 2006) or from the USA (Harmon et al., 1986; Duvall and Grigal, 1999). However, to our knowledge, there are no published data concerning dead wood abundance in plantation forests in southern Europe. A large-scale assessment of planted forests biodiversity in Britain showed that plantations should not be considered as “biodiversity deserts” (Humphrey et al., 2003). Dead wood quantity and quality was an

\* Corresponding author. Tel.: +33 56115 2985; fax: +33 56115 3060.  
E-mail address: [antoine.brin@purpan.fr](mailto:antoine.brin@purpan.fr) (A. Brin).

important driving factor for lichens, bryophytes and fungi diversity (Humphrey et al., 2002). Beetles community of *Pinus radiata* exotic plantations in New Zealand was largely dependent on the abundance of debris resource (Hutcheson and Jones, 1999). Humphrey (2005) compiled several studies suggesting that some species can benefit from the presence of decaying wood in plantations and are capable of dispersing between considerably distant suitable habitats. Lindenmayer and Hobbs (2004) pointed out the importance of maintaining some elements of dead wood within plantations, because they may have benefits for ecological key processes such as pest control. Some predators and parasitoids of early successional beetles appeared to be more sensitive to habitat change than their hosts (Hilszczanski et al., 2005; Johansson et al., 2007). According to these authors, the conservation of this helpful group of insects is related to both substrate (logs and snags) and stand quality and diversity. Humphrey et al. (2000) also highlighted the positive contribution of plantations of both native and exotic conifers to the conservation of native fungi. Some of these species were wood saprotrophs. Furthermore, at the landscape scale, plantation forests can play a role for biodiversity conservation by providing complementary forest habitat, buffering edge effects, and increasing connectivity between patches of remnant forests (Lindenmayer and Hobbs, 2004; Brockerhoff et al., in press). All this speaks in favour of dead wood management in planted forests. Even though very demanding species, the old-growth forests specialists, may be unable to colonise plantation forests, these results show that woody debris management should not be neglected in such intensively managed forests.

In primary or secondary forests, dead wood mainly comprises broken branches or dead trees resulting from natural disturbances (storms, fire, sanitary damage) but also natural ageing of trees (Siitonen, 2001). By contrast in plantation forests, intensive management activities such as thinning, pruning and harvesting, mainly contribute to woody debris input (Carlyle, 1995; Green and Peterken, 1997). Forestry operations may also reduce the volume or the quality of dead wood through the removal or fragmentation of the debris, especially during the final harvesting (Duvall and Grigal, 1999; Fridman and Walheim, 2000; Ehnström, 2001; Ranius et al., 2003; Hautala et al., 2004). Other detrimental effects of silviculture on dead wood in plantations may be due to changes in tree size distribution and tree species composition (Duvall and Grigal, 1999; Fridman and Walheim, 2000; Siitonen et al., 2000; Siitonen, 2001). Large pieces of dead wood, such as snags or logs, are often replaced by small-diameter logging or thinning wastes that may be less suitable for threatened dead wood dwelling species (Siitonen, 2001; Simila et al., 2003; Montes and Cañellas, 2006).

In previous studies that aimed at sampling downed woody debris (DWD), the minimum diameter size varied considerably from 1 to 25 cm (Woldendorp and Keenan, 2005). A recommended size breakpoint between fine woody debris (FWD) and coarse woody debris (CWD) is 10 cm at the large end of a piece of dead wood (Harmon and Sexton, 1996). These authors also suggested that pieces less than 1 cm diameter should be treated as “fine litter”. Snags and logs are the most common dead wood types that have been inventoried whereas only few studies have also sampled small dead branches and stumps (Sippola et al., 1998; Norden et al., 2004b; Guo et al., 2006; Montes and Cañellas, 2006). However, some authors (Kruys and Jonsson, 1999; Schiegg, 2001; Heilmann-Clausen and Christensen, 2004; Kuffer and Senn-Irlet, 2005) pointed out the importance of small woody debris for the diversity of saproxylic fungi and insects indicating that this dead wood component should not be overlooked in ecological studies.

Alternative management practices to improve the quantity and the amount of dead wood within commercial forests have been

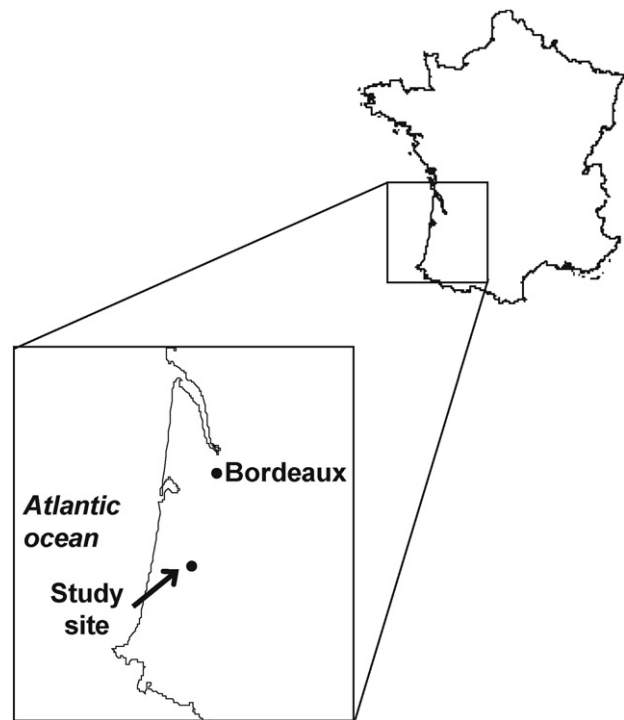


Fig. 1. Location of the study area in south-western France.

suggested by several authors (Hartley, 2002; Lindenmayer and Franklin, 2002; Humphrey, 2005). But standards and recommendations proposed in Scandinavia, UK or North America may not be appropriate in other countries, especially for stands growing in different soil or climatic conditions and submitted to different silvicultural regimes. Furthermore, the growing interest in harvesting logging residues for energy production may represent a new threat for some saproxylic species associated with this substrate (Jonsson et al., 2007). Another threat lies in the reduction of the rotation cycle in order to produce biomass which might reduce both the size and the diversity of woody debris (Wright, 2006; Sochacki et al., 2007).

The first objective of our study was therefore to test the hypothesis that dead woody debris in plantation forests have specific attributes such as a preponderant anthropogenic origin, a higher proportion of downed woody material and stumps, a lower proportion of snags, with a dominance of small-diameter pieces. The second objective was to check the hypothesis that because most of the woody debris originate from silvicultural practices like thinning and pruning, the volume of dead wood is correlated with the volume of standing wood and varies with site fertility. The third objective was then to develop a model to predict the dynamics of dead wood accumulation along the forestry cycle according to thinning options in maritime pine plantation forests. For this purpose we combined an empirical growth model that evaluates the amount of dead volume produced by successive thinnings with a decay function that estimates the loss of dead wood with time.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study area and sample design

The Landes de Gascogne forest is located in south-western France and represents the largest artificial forest in Europe (ca. 1 million ha) (Fig. 1). It is an intensively managed forest plantation

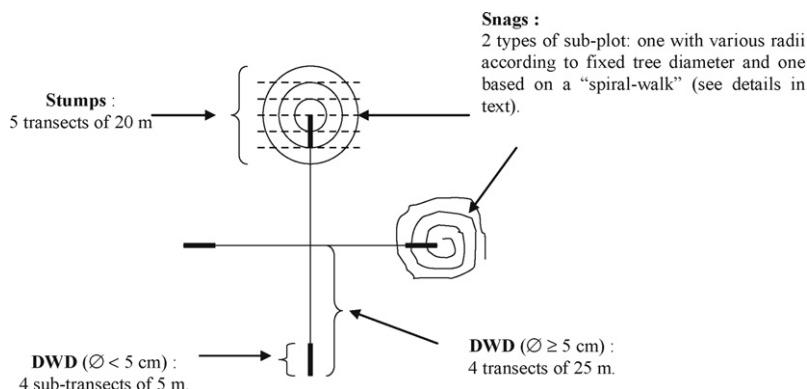


Fig. 2. Sampling design of dead wood at the stand level (DWD: downed woody debris).

of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), a native species in this region. Current silvicultural practices are characterised by a medium-term rotation cycle (ca. 40–50 years) with clear-cut harvesting, mechanical soil preparation and fertilising, frequent thinning (ca. every 5–7 years) and mechanical removal of the understorey vegetation commonly prior to each thinning.

A total of 145 maritime pine stands were sampled within an area of 256 km<sup>2</sup> (16 km × 16 km) along a systematic grid with sampled stands arranged in staggered rows. Sampled stands were separated by 2 km along grid lines and by 1.4 km with regards to the diagonal of the staggered row design. We could not collect data in two stands that had just been clear-cut.

## 2.2. Sampling of woody debris

We sampled snags, stumps and DWD from 1 cm diameter in order to provide a more complete overview of dead wood quality and quantity in maritime pine plantation and also make comparisons with other forest types. Fieldwork was conducted during autumn 2005. DWD were inventoried using the line intersect sampling (LIS) method (De Vries, 1973; Marshall et al., 2000) (Fig. 2). On 4 transects of 25 m long, starting at the centre of each plot, we measured the intersected diameter of all woody debris with a diameter equal to or greater than 5 cm. As sampling smaller pieces (diameter between 1 and 5 cm) was more time-consuming, we only surveyed this fraction of DWD on 4 sub-transects of 5 m long each, located at the end of the 25 m transects (Fig. 2). We did not measure the exact diameter of these pieces but classified them into classes A (1–2.4 cm) or B (2.5–4.9 cm) by using a gauge. For further calculations of the volume, we used the quadratic mean diameter of each class, respectively, 1.90 and 3.95 cm. For each piece of DWD, we recorded its origin (natural or anthropogenic) based on visual appearance. If the piece showed sharp edges, we considered that it originated from forestry operations such as thinning or pruning (anthropogenic origin); otherwise it was considered of natural origin.

This LIS method is widely used (Stokland et al., 2004) but three sources of error have been acknowledged (Waddell, 2002). They concern basic assumptions about log shape, log orientation and log position (i.e. lying entirely or partially on the ground). In our study, only the first one may be considered as we only measured the diameter at the point of intersection assuming that it was the midpoint of a cylinder. However, due to the small diameter of most of the sampled DWD we can suppose that their shape was more similar to cylinders than to cones. In order to reduce the “piece orientation bias”, we sampled DWD along 4 crossed-transects 25 m long, starting from a common point in four different cardinal directions (Fig. 2). Concerning the last assumption, we can consider

that no bias occurred as the great majority of pieces encountered were lying entirely on the ground.

Data from the 4 transects were pooled for statistical analysis so as to obtain within each sampled stand a 100-m long sample for pieces with a diameter greater than 5 cm and a 20-m long sample for smaller pieces.

The volume (m<sup>3</sup>/ha) of DWD per hectare was calculated for each stand using the following formula from De Vries (1973):

$$\text{volume} = \pi^2 \times \sum \frac{d_i^2}{8L} \quad (1)$$

where  $L$  is the length of transect and  $d_i$  the diameter of the piece  $i$  at the intercept point.

In each stand, stumps were inventoried on five lines of 20 m along tree rows (ca. 360 m<sup>2</sup>) or in a circular sub-plot of ca. 710 m<sup>2</sup> (15 m radius) if tree rows were not apparent (old stands) (Fig. 2). As pine stumps were quite straight and cut roughly at the same height (20 cm), we only recorded the diameter at the top height, by cross-measurements.

The height and diameter at breast height were measured on all snags in two circular sub-plots in each stand. These sub-plots were delimited according to two different methods. The first sub-plot was based on the French National Forest Inventory protocol. It had a variable radius depending on the mean diameter of trees: 6 m (giving a 113-m<sup>2</sup> area) for trees with diameter less than 17.5 cm, 9 m (giving a 254-m<sup>2</sup> area) for trees with diameter between 18 and 27.5 cm and 15 m (giving a 706-m<sup>2</sup> area) for trees with diameter

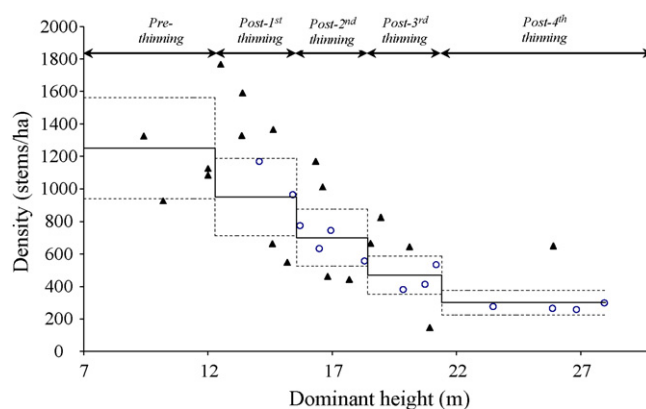


Fig. 3. Illustration of plot allocation to successional stages for the modelling purpose (example with stands belonging to site index 27 m). All stands with a tree density comprised within the interval of recommended density  $\pm 25\%$  and that have been thinned at least once (open circles) where selected for the modelling process (see text for further details) (solid line: recommended density, dash lines: upper and lower limits for plot selection).

**Table 1**  
Stand characteristics in the five successional stages (mean  $\pm$  S.E.)

	Age (years)	Density (stem/ha)	Diameter (cm)	Dominant height (m)
Pre-thinning ( $n = 36$ )	9 $\pm$ 0.5	1512 $\pm$ 40	9.6 $\pm$ 0.6	6.8 $\pm$ 0.5
Post-first thinning ( $n = 13$ )	16 $\pm$ 0.5	1102 $\pm$ 97	17.0 $\pm$ 0.7	13.6 $\pm$ 0.3
Post-second thinning ( $n = 25$ )	23 $\pm$ 0.7	645 $\pm$ 37	23.4 $\pm$ 0.4	17.0 $\pm$ 0.2
Post-third thinning ( $n = 34$ )	31 $\pm$ 1.0	421 $\pm$ 28	29.8 $\pm$ 0.7	20.4 $\pm$ 0.2
Post-fourth thinning ( $n = 35$ )	44 $\pm$ 1.5	321 $\pm$ 21	38.2 $\pm$ 0.9	24.8 $\pm$ 0.4

greater than 28 cm. The second sub-plot consisted of a fixed number of 20 living trees encountered in a spiral-walk from the centre of the sub-plot. Distance between the centre and the most remote tree was considered as the radius of the sub-plot. The total volume of stumps and snags per ha were calculated from respective measurements and using the Huber's formula for a cylinder (2):

$$\text{volume} = \left( \sum_i \frac{\pi}{4} \times D_i^2 \times H_i \right) \times \frac{10000}{S} \quad (2)$$

where  $H_i$  is the snag total height (m) or  $H_i = 0.2$  m for stumps,  $D_i$  is its diameter at breast height (m) for snags and at top height for stumps and  $S$  is the area of the sub-plot ( $\text{m}^2$ ). In the analysis we used the mean value of snag volumes calculated from the two types of sub-plots in each stand.

We used three classes to describe the stage of decomposition of any type of dead wood: (I) freshly dead, at most 1-year-old, wood hard and bark completely stuck to the wood; (II) wood hard, bark partly loose but >50% remaining; (III) wood hard or soft in the surface, but inner part soft and <50% of the bark remaining.

In order to analyse the effects of forest management on dead wood accumulation, diameter classes were pooled into two diameter groups following recommendations of Harmon and Sexton (1996): FWD with diameter at intersect point less than 10 cm and CWD for larger diameters.

### 2.3. Successional stages

The forestry cycle was divided into five stages according to the four thinning operations that lead successively the stand from an initial tree density of about 1250 stems/ha to a final recommended tree density of ca. 300 stems/ha (Fig. 3 and Table 1). Annual growth of trees was simulated with a forest growth model of maritime pine entitled "Pp3" (derived from Lemoine, 1991 and Salas-Gonzalez et al., 2001) using different silvicultural scenario according to site index.

**Table 2**  
Stand characteristics for the four simulated scenarios according to four forest site indices

Site index	Stands characteristics	Pre-thinning	Post-1st thinning	Post-2nd thinning	Post-3rd thinning	Post-4th thinning	Final harvest
27 m ( $n = 33$ )	Age (year)	<14	14–18	18–22	22–27	27–35	>35
	Stems/ha (mean)	1250	950	700	470	300	300
	Dominant height (m)	<12.3	12.3–15.6	15.6–18.4	18.4–21.4	21.4–25.3	>25.3
25 m ( $n = 32$ )	Age (year)	<14	14–18	18–26	26–30	30–40	>40
	Stems/ha (mean)	1250	850	650	480	320	320
	Dominant height (m)	<11.4	11.4–14.4	14.4–19.4	19.4–21.4	21.4–25.3	>25.3
23 m ( $n = 33$ )	Age (year)	<15	15–20	20–25	25–36	36–49	>49
	Stems/ha (mean)	1250	900	560	450	300	300
	Dominant height (m)	<11.3	11.3–14.6	14.6–17.4	17.4–22.2	22.2–26.1	>26.1
20–22 m ( $n = 27$ )	Age (year)	<15	15–21	21–29	29–41	41–52	>52
	Stems/ha (mean)	1250	950	600	400	300	300
	Dominant height (m)	<10.3	10.3–13.9	13.9–17.8	17.8–22.2	22.2–25	>25

Two site indices (i.e. 20 and 22 m) were pooled to balance the sampling design. Site index was impossible to determine for young stands (<10-year-old).

### 2.4. Dead wood inputs

Accumulation of dead woody debris from natural origin is likely to depend on natural pruning and wind effects. Because wind speed and spatial occurrence is highly stochastic in forests, we found it too difficult to predict the accumulation of natural dead wood and rather focussed on anthropogenic dead wood.

We first hypothesized that woody debris from anthropogenic origin corresponded to the wood left over of thinning operations. Integrated in a simulation platform CAPSIS (de Coligny et al., 2003), the empirical tree growth model Pp3 coupled with a stem profile model and a virtual logging tool (described in Bouffier et al., in press) gives the volume of logs with no commercial value that is left in thinned stands (i.e. the upper part of the stem above a fixed girth of 20 cm), as well as the diameter of stumps. It gives also the biomass of cut branches (allometric biomass equation developed by Porte et al., 2002). All these data are provided for each trees of a theoretical stand of 1 ha. Mass of cut branches was converted into volume using a density of 400  $\text{kg}/\text{m}^3$  (Porte, pers. comm.). We added the volume of trees below the merchantable dimension and the volume of branches so as to obtain the volume of DWD from anthropogenic origin, whatever the class of diameter.

We simulated four silvicultural scenarios according to four forest site indices (Table 2). The site index is a measure of site productivity described as the stand dominant height at an age of 40 years in maritime pine plantations (ONF, 2003). The simulated scenarios also differed by the intensity of thinning (number of trees per ha left after thinning) and by the time lag between two thinning operations as recommended in the south-western part of France (ONF, 2003).

### 2.5. Decay process

As no available data exist on the decay process of maritime pine dead wood, we tried to predict the decay of total DWD without considering diameter or decay class. A Logistic function (3) was used to describe the percentage of DWD volume loss  $L_{\text{DWD}_i}$  since

the thinning  $i$  as follows:

$$L_{DWD_i} = \frac{1}{1 + a \exp^{-b(t-t_i)}} \quad (3)$$

with  $(t - t_i)$  the period of time between the time  $t$  and the date of the last thinning  $t_i$ .

Then the model considered that the volume of DWD,  $V_{DWD}$ , observed at the time  $t$  was the sum of the volumes of DWD produced by each of the previous thinnings ( $P_{DWD_i}$ ) minus the volume loss during the period of time between these thinnings and the time  $t$ :

$$V_{DWD} = \sum_i P_{DWD_i} \times (1 - L_{DWD_i}) \quad (4)$$

The same method was used to predict changes in volume of stumps.

### 2.6. Fitting the model parameters

The parameters  $a$  and  $b$  were determined by an iterative procedure that aimed at optimizing the Pearson's correlation coefficient between the simulated values and the observed ones. We selected plots that had undergone at least one thinning, discarding those younger than 10-year-old. We only considered plots that could be allocated to one of the four specific site indices according to their tree density and dominant height. For a given dominant height, we excluded stands with a tree density below or above the target density  $\pm 25\%$  as they might result from other types of silvicultural regimes (anticipated or delayed thinning) or because of eventual problems of measurement (Fig. 3). A total of 57 plots were used in the analysis.

### 2.7. Data analysis

As data did not match the assumptions of the ANOVA, even after the transformation of raw data, we used the Kruskal–Wallis method to test the significant ( $P < 0.05$ ) difference of volume

between types (DWD, stump, snag), diameter classes, decay stages and origins (natural vs. anthropogenic). Multiple comparisons after a Bonferroni's correction (test  $Z$ ,  $P < 0.05$ ) were then conducted to compare means between each factor classes.

Effect of successional stages and site index on volume of all woody debris and on volume of woody debris according to their origin (natural vs. anthropogenic) was tested using ANOVA (after a log transformation of data) coupled with a Tukey's post hoc test ( $P < 0.05$ ). For the volume of natural origin that did not fit the assumptions of ANOVA (even after the log transformation) we used a Kruskal–Wallis analysis of variance coupled with multiple comparisons of means after a Bonferroni's correction (test  $Z$ ,  $P < 0.05$ ). In order to ensure a relatively balanced sample design we had to pool two site indices so as to get only three categories: dominant height of 20–22, 23–25 and 27 m, respectively.

The effect of site productivity (site index) on the amount of dead wood was also investigated by exploring the relationship between total volume of dead wood and volume of living trees. We computed the Pearson product moment correlation after a normalisation of data. We used Statistica 7.1 as statistical software (StatSoft®).

## 3. Results

### 3.1. Average dead wood volume and quality

In our sample of 143 maritime pine plantations that varied from 4 to 61 years old, dead wood consisted mainly of DWD (81%) whereas stumps and snags represented, respectively, 11% and 8% (Table 3). Differences between these three types were significant ( $K = 234.4$ ,  $P < 0.001$ ).

Small-diameter size pieces were predominant and corresponded mainly to branch sections. The volume of woody debris was significantly higher in the two smallest diameter classes compared to others ( $K = 124.2$ ,  $P < 0.001$ ) (Table 3). The overall volume of dead wood was slightly dominated by FWD with 8.8 m<sup>3</sup>/ha on average ( $\pm 0.6$  S.E.) whereas the volume of CWD averaged 6.1 m<sup>3</sup>/ha ( $\pm 0.8$  S.E.). The mean volume of the largest woody debris (diameter larger than 20 cm and greater) was equally distributed between the three types (stumps, DWD and snags). The largest diameter encountered for a woody debris was 32 cm (it was a log). Fresh woody debris were by far and significantly ( $K = 114.8$ ,  $P < 0.001$ ) less abundant than the two other decay stages (Table 3). There was no significant difference between volumes of initial and advanced decay stages.

As expected, the dead wood was mainly from anthropogenic origin (77% of the total). The observed difference with natural dead wood was significant ( $K = 100$ ,  $P < 0.001$ ) (Table 3). The proportion of anthropogenic dead wood varied with the decay stage: from 99% in fresh dead wood to 73% and 87% in early and advanced decay stage, respectively.

### 3.2. Effect of site productivity

The effects of successional stage ( $F = 8.28$ ,  $P < 0.001$ ) and site indices ( $F = 5.46$ ,  $P = 0.001$ ) on volume of all woody debris were significant. There was no significant interaction between the two factors ( $F = 1.01$ ,  $P = 0.43$ ). The mean volume of all woody debris was higher in more productive sites (Table 3). The difference was significant only between the poorest sites (i.e. site index 20–22 m) and other sites. This clear pattern was observed both for natural and anthropogenic woody debris. The total volume of woody debris was significantly correlated with the volume of living trees ( $N = 143$ ,  $r = 0.60$ ,  $P < 0.0001$ ).

**Table 3**

Volume of woody debris (mean  $\pm$  S.E.) in m<sup>3</sup>/ha, according to several categories (i.e. type, diameter class, decay stage, origin or site index)

Categories	Classes	Volume (mean $\pm$ S.E.) (m/ha)
All		14.9 $\pm$ 1.16
Type	Downed woody debris	12.1 $\pm$ 1.03a (81)
	Snags	1.21 $\pm$ 0.33b (8)
	Stumps	1.63 $\pm$ 0.11c (11)
Diameter class	1 $\leq$ x < 2.5 cm	3.75 $\pm$ 0.24a (25)
	2.5 $\leq$ x < 5 cm	3.79 $\pm$ 0.36a (25)
	5 $\leq$ x < 10 cm	1.27 $\pm$ 0.13b (9)
	10 $\leq$ x < 15 cm	1.64 $\pm$ 0.24b (11)
	15 $\leq$ x < 20 cm	1.68 $\pm$ 0.30b (11)
	x $\geq$ 20 cm	2.78 $\pm$ 0.47b (19)
Decay stage	Fresh	1.69 $\pm$ 0.30a (11)
	Initial decay	7.26 $\pm$ 0.80b (49)
	Advanced decay	5.93 $\pm$ 0.46b (40)
Origin	Natural	3.48 $\pm$ 0.59a (23)
	Anthropogenic	11.41 $\pm$ 0.84b (77)
Site index <sup>a</sup>	27 m	21.53 $\pm$ 2.75a
	23–25 m	17.30 $\pm$ 1.77a
	20–22 m	9.39 $\pm$ 1.21b

Within each category, percentage of each class is displayed in parenthesis and values indicated with different letters are significantly different at the  $P < 0.05$  level after a Tukey's post hoc test. Site indices 23 and 25 m were pooled to balance the sampling design for the factorial ANOVA (see text for details).

<sup>a</sup> Dominant height (in meters) at a reference age of 40 years.

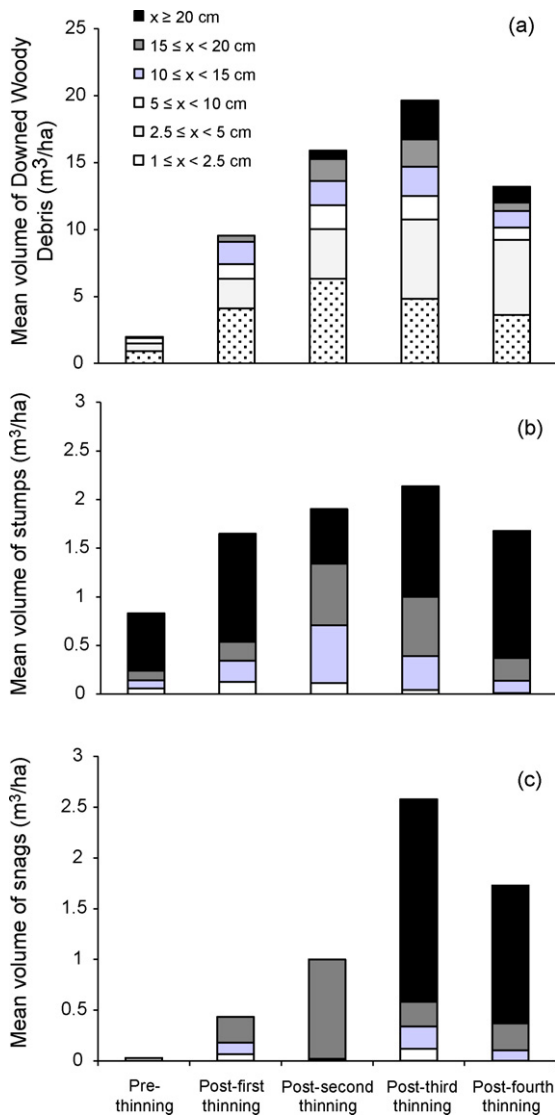


Fig. 4. Mean volume of dead wood (a: downed woody debris (DWD), b: stumps and c: snags) per diameter class according to five successional stages.

### 3.3. Pattern of dead wood accumulation over time (observation and simulation)

For all types of woody debris (i.e. DWD, stumps or snags), there was a clear pattern of accumulation along the forestry cycle (Fig. 4) with a peak after the third thinning when the total volume of dead wood reached 24 m<sup>3</sup>/ha (±3.2 S.E.) on average. Pre-thinning stands were the poorest ones, for all types of woody debris, with only 2.9 m<sup>3</sup>/ha (±0.5 S.E.). Whereas large stumps (diameter ≥20 cm) were present all along the forest cycle, large logs or snags were mainly observed during the second part of the forestry cycle, after the third thinning (Fig. 4).

The prediction of anthropogenic dead wood accumulation over time that resulted from the combination of input (from thinning) and decay (with time) processes appeared to perform well (Fig. 5). We managed to fit prediction curves for both DWD ( $r = 0.47$ ,  $P < 0.001$ ) and stumps ( $r = 0.45$ ,  $P < 0.001$ ) with the same model type. The parameters' values of the logistic function (3) were, respectively,  $a = 5000$  and  $b = 0.65$  for DWD and  $a = 9000$  and  $b = 0.5$  for stumps. This confirmed our hypothesis of silvicultural prevalence in dead wood production in plantation forest. Accord-

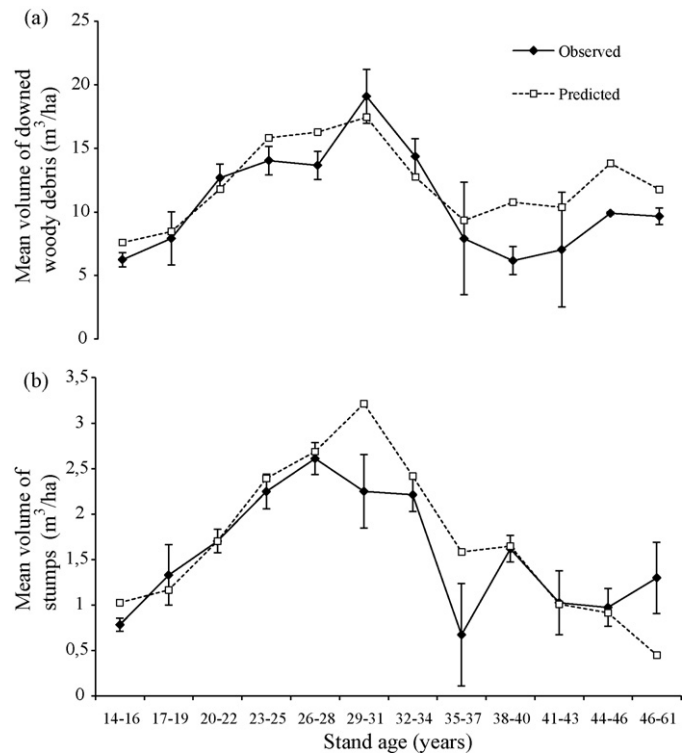


Fig. 5. Comparison between observed ( $n = 57$  stands) and predicted mean volume of downed woody debris (a) and stumps (b) per class of stand age (see text for the model Eq. (4)). Vertical bars indicate standard error.

ing to the numerical optimization, it takes about 22 and 28 years to decompose 99% of the volume of DWD and stumps, respectively (Fig. 6).

## 4. Discussion

### 4.1. General patterns

Our results are consistent with previous estimates of dead wood volume in managed European forests. The mean volume of CWD in maritime pine managed stands (ca. 5 m<sup>3</sup>/ha excluding stumps) is comparable to that estimated in UK Scots pine plantations (5 m<sup>3</sup>/ha in Kirby et al., 1998) or in managed pine forests of the temperate zone of Sweden (4.9 m<sup>3</sup>/ha in Fridman and Walheim, 2000). Ekblom et al. (2006) found twice as much CWD (excluding stumps) in managed centro-boreal forest of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L.) where the total amount of CWD was 14 m<sup>3</sup>/ha on average. However, these volumes remain much lower than those observed in natural or

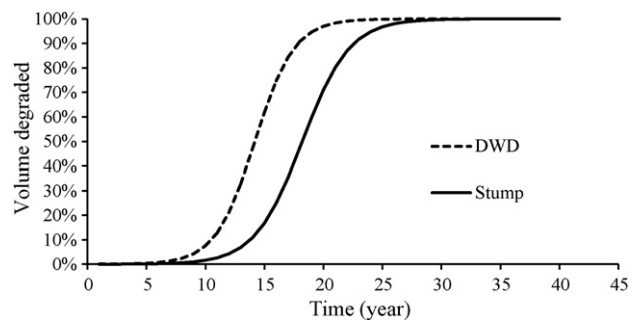


Fig. 6. Decay process of downed woody debris and stumps.

unmanaged forest of North America, Fennoscandia and continental Europe where they vary from 50 to 150 m<sup>3</sup>/ha (Kirby et al., 1998; Duvall and Grigal, 1999; Siitonen, 2001; Rouvinen et al., 2002; Ekblom et al., 2006). A more relevant comparison should be made for a given tree species at similar stand age and productivity, since these factors greatly influence the total amount of dead wood (Sturtevant et al., 1997; Sippola et al., 1998; Ranius et al., 2003).

Dead branches and logs were the prevalent type of woody debris in maritime pine stands, with about 80% of the total volume of dead wood. This is consistent with other inventories made in British or Scandinavian managed forests (Green and Peterken, 1997; Sippola et al., 1998; Rouvinen et al., 2002; Norden et al., 2004a). As also observed in these studies, standing dead wood represented less than 10% of the total volume of dead wood and it was virtually absent in young stands. The scarcity of snags is one of the most striking differences between dead wood resource in managed and unmanaged forests (Rouvinen et al., 2002; Ekblom et al., 2006). Another consistent result is the low volume of large DWD (Green and Peterken, 1997; Siitonen, 2001). They were almost absent from youngest stands (<25-year-old) and no woody debris larger than 32 cm diameter were recorded in the present study. The volume of dead wood at decay stage I (fresh) was consistently low, probably because it represents a fleeting stage as noticed by Rouvinen et al. (2002). The dead wood from anthropogenic was highly predominant (averaging 77%). This proportion may be even underestimated since a higher proportion (99%) was observed in the fresh decay class. A fraction of the observed woody debris qualified as from natural origin may actually have originated from fragmentation of woody debris from anthropogenic origin.

Our study therefore tends to confirm that a typical profile of dead wood abundance and composition is prevalent in plantation forests, combining a volume of 5–15 m<sup>3</sup>/ha, a rarity of snags and a majority of branches and logs of small diameter, as well as a predominant anthropogenic origin.

#### 4.2. Dynamics of dead wood accumulation in plantation forests

As observed in previous studies carried out in managed forests there is a clear trend of increasing volume of deadwood with increasing stand age (Duvall and Grigal, 1999; Fridman and Walheim, 2000; Rouvinen et al., 2002). However, in maritime pine plantations, the temporal accumulation of CWD depicts a unimodal convex pattern rather than the general U-shaped pattern observed in previous studies (Sturtevant et al., 1997; Ranius et al., 2003) since the volume of dead wood in very young maritime pine plantations was at a minimum. This is likely the result of the intensive site preparation that precedes afforestation. To prevent seedlings attacks by the pine weevil *Hylobius abietis*, the plantation is often postponed for 2–3 years after final harvesting. During this period woody debris, resulting from the previous final clear-cut, start decaying. Later they are often entirely destroyed by ploughing operations. The destruction of late decay CWD by harvesting machinery has already been reported (Ehnström, 2001). Hautala et al. (2004) showed that following tree cutting and soil scarification, ca. 70% of the pre-treatment volume of CWD was destroyed. In the red pine forests of the Great Lakes states, the volume of CWD at stand initiation is 80% lower in managed than in unmanaged forests (Duvall and Grigal, 1999). In maritime pine plantations, the final cutting disturbance is therefore more similar to a re-set than to a major pulse of dead wood.

We observed dead wood from natural origin in the sampled stands but we did not try to develop a model to predict its accumulation over time. This type of dead wood may originate from natural pruning, competition between neighbouring trees but

more likely from windstorm impacts. The importance of one-tree windthrow has already been stressed in other coniferous plantations (Green and Peterken, 1997; Kirby et al., 1998). However such events remain very difficult to include in a predictive model as they are stochastic in essence. Some authors attempted to do it through a Weibull function (Montes and Cañellas, 2006) or by carrying out stochastic simulations (Ranius et al., 2003). However it probably is not worth the effort in maritime pine plantation forest as the dead wood from natural origin represents less than 25% of the total volume. Lastly, sanitary measures are often taken after big storms in order to reduce breeding substrate for bark beetles, thus reducing the main source of dead wood from natural origin.

Thinning operations are often acknowledged to contribute the most to deadwood recruitment in managed forests (Spies and Franklin, 1988; McCarthy and Bailey, 1994; Montes and Cañellas, 2006). It is obviously the case in maritime pine plantations. The peak of deadwood abundance observed after the third thinning is well predicted by our model. During the first part of the rotation cycle, the time duration between two successive thinnings is probably too short (5–7 years) to let most of the residues decompose, leading to an accumulation of woody debris. After the fourth thinning and until the final clear-cut, there is a long period of time, ca. 15–20 years, with no more anthropogenic inputs of deadwood while decay processes can last longer. The total amount of woody debris therefore logically decreased during the final part of the forestry cycle. Both the observed pattern and our simulating data therefore confirmed the prevalence of silvicultural operations as a key factor in deadwood dynamics.

The logistic function, or similar growth functions like the Gompertz and the Chapman–Richard's functions, performed well in describing the decay process as already showed in other studies (Makinen et al., 2006; Montes and Cañellas, 2006; Vanderwel et al., 2006). They consistently show a slow initial decomposition, followed by a period of rapid decay and finally again by a period of slow decomposition. According to Brown et al. (1996), the average lifetime for *P. pinaster* deadwood in Western Australia, where a Mediterranean climate occurs, is 60 years for pieces ranging from 3 to 15 cm in diameter. With 99% of the volume degraded within 22 and 28 years for DWD and for stumps, respectively, the decomposition appeared to be faster in the south-western part of France. This may be due to warmer and more humid conditions in south-west France as climate seems to influence the decay rate (Harmon et al., 1986). It also may be due to difference in the size distribution of woody debris since most pieces of dead wood observed in our study had a diameter smaller than 15 cm, and half of the total volume of dead wood was produced by pieces with a diameter ranging from 1 to 5 cm. Small pieces are usually degraded faster than large ones (Brown et al., 1996; Montes and Cañellas, 2006; Vanderwel et al., 2006). The results of our modelling seem to corroborate these assumptions as stumps, which are both larger and better protected in the soil than DWD lying on the ground, take more time (6 years on average) to decompose. Anyway, the duration of the decomposition process suggests that final clear-cut should not occur before 30 years after the last thinning operation. Otherwise the entire wood decomposition process would not be achieved, resulting in a lack of suitable breeding habitat for late-successional saproxylic species (i.e. species occurring in very advanced decay stages).

Some models predict the volume of dead wood according to the size and the decay stage (Ranius et al., 2003; Montes and Cañellas, 2006; Vanderwel et al., 2006). They are probably more informative but also more difficult to develop. They require reliable information on the residence time for each decay stage and each class of diameter that needs long-term surveys (Ranius et al., 2003). Our model is thus a first encouraging step toward a modelling of dead



wood in pine maritime plantations. It proved to be a promising predictive tool for the volume of downed dead wood and stumps. However, we should acknowledge that its validity domain is restricted to the part of the forest cycle ranging from ca. 15 to 60 years, i.e. from the first thinning operation to just before the final clear-cut.

In the present study, the mean volume of anthropogenic dead wood increased with the site index. To disentangle the respective effect of site fertility and stand management it would have been informative to test the correlation between the volume of dead wood and the volume of standing trees in natural stands of maritime pine. Unfortunately natural or old-growth *P. pinaster* forests are not anymore available in the study area. Nevertheless, because the main objective of plantation forest is to maximize biomass production, whatever the cause of productivity (site conditions or intensive management), our study indicates that it will eventually result in increased production of dead wood, as a by-product. Intensification of forest management may then paradoxically benefit to saproxylic organisms as long as logging residues are left within the stand and are not exported for further use such as biofuel. Taking into consideration the main effects of silvicultural itineraries, i.e. thinning regimes according to site indices, our model may help predict the effects of alternative forestry practices on dead wood accumulation in pine plantation forests.

Overall the abundance of dead wood is low in the pine plantations of the Landes de Gascogne. The lack of woody material lying on the ground may help limit the risk of fire in warm climate conditions. In contrast the small volume (ca. 5 m<sup>3</sup>/ha) and the scarcity of snags and large logs may be problematic for saproxylic species. It has been suggested that they would need at least 20 to 30 m<sup>3</sup>/ha of CWD (Okland et al., 1996; Martikainen et al., 2000; Angelstam et al., 2003), and even 70 m<sup>3</sup>/ha for some demanding species (Siitonen and Saaristo, 2000) to survive. A better knowledge of local saproxylic assemblages and species conservation values is therefore needed to balance the risks and benefits from dead wood accumulation in plantation forests. Once the ecological requirements of deadwood dwelling species are known, such as the volume and the diversity of woody debris, our model may be used as a simulation tool to adapt forestry practices in order to enable wood production while maintaining biodiversity, two of the main objectives of sustainable forest management.

## Acknowledgements

We are grateful to Julien Moulinier, Serge Latherade, Thomas Compagnon and Jean-Charles Samalens for their help with the field work. We also acknowledge Christophe Bouget, Sarah Prince and two anonymous reviewers for their corrections and suggestions. Support for this project came from the project "Sustainable Forest management: a network of pilot zones for operational implementation (FORSEE)" financed by the European Union (FEDER).

## References

- Angelstam, P.K., Butler, R., Lazdinis, M., Mikusinski, G., Roberge, J.M., 2003. Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation—dead wood as an example. *Ann. Zool. Fennici* 40, 473–482.
- Bouffier, L., Raffin, A., Rozenberg, P., Meredieu, C., Kremer, A., 2008. What are the consequences of growth selection on wood density in the maritime pine breeding programme? *Trees Genet. Genomes*, in press.
- Brockerhoff, G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C., Sayer, J., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers. Conserv.* 17, 925–951.
- Brown, S., Mo, J., McPherson, J.K., Bell, D.T., 1996. Decomposition of woody debris in Western Australian forests. *Can. J. For. Res.* 26, 954–966.
- Carlyle, J.C., 1995. Nutrient management in a *Pinus radiata* plantation after thinning: the effect of thinning and residues on nutrient distribution, mineral nitrogen fluxes, and extractable phosphorus. *Can. J. For. Res.* 25, 1278–1291.
- de Coligny, F., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F., Gourlet-Fleury, S., Meredieu, C., Saint-André, L., 2003. CAPSIS: computer-aided projection for strategies in silviculture, advantages of a shared forest-modelling platform. In: Amaro, A., Reed, D., Soares, P. (Eds.), *Modelling Forest Systems*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 319–323.
- De Vries, P.G., 1973. A General Theory on Line Intersect Sampling with Application to Logging Residue Inventory. Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen, The Netherlands, No. 73–11.
- Duvall, M.D., Grigal, D.F., 1999. Effects of timber harvesting on coarse woody debris in red pine forests across the Great Lakes states, USA. *Can. J. For. Res.* 29, 1926–1934.
- Ehnström, B., 2001. Leaving dead wood for insects in boreal forests—suggestions for the future. *Scand. J. For. Res. (Suppl. 3)*, 91–98.
- Ekbohm, B., Schroeder, L.M., Larsson, S., 2006. Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden. *For. Ecol. Manage.* 221, 2–12.
- Elton, C.S., 1966. Dying and dead wood. In: Elton, C.S. (Ed.), *The Pattern of Animal Communities*. Chapman and Hall, London, UK, pp. 279–305.
- FAO (2007) *The State of the World's Forests*. FAO, Rome, Italy. <ftp.fao.org/docrep/fao/009>.
- Fridman, J., Walheim, M., 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *For. Ecol. Manage.* 131, 23–36.
- 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. *For. Ecol. Manage.* 98, 229–238.
- Grove, S.J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 1–23.
- Guo, L.B., Beck, E., Gifford, R.M., 2006. Woody debris in a 16-year-old *Pinus radiata* plantation in Australia: mass, carbon and nitrogen stocks, and turnover. *For. Ecol. Manage.* 228, 145–151.
- 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, 133–299.
- Harmon, M.E., Sexton, J., 1996. Guidelines for measurements of woody debris in Forest Ecosystems. Publication No. 20. US LTER Network Office, University of Washington, Seattle, 73 pp.
- Hartley, M.J., 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *For. Ecol. Manage.* 155, 81–95.
- Hautala, H., Jalonen, J., Laaka-Lindberg, S., Vanha-Majamaa, I., 2004. Impacts of retention felling on coarse woody debris (CWD) in mature boreal spruce forests in Finland. *Biodivers. Conserv.* 13, 1541–1554.
- 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, 105–119.
- Hilszczanski, J., Gibb, H., Hjalten, J., Atlegrim, O., Johansson, T., Pettersson, R.B., Ball, J.P., Danell, K., 2005. Parasitoids (Hymenoptera, Ichneunionoidea) of Saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest. *Biol. Conserv.* 126, 456–464.
- 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.
- Humphrey, J.W., Newton, A.C., Peace, A.J., Holden, E., 2000. The importance of conifer plantations in northern Britain as a habitat for native fungi. *Biol. Conserv.* 96, 241–252.
- Humphrey, J.W., Davey, S., Peace, A.J., Ferris, R., Harding, K., 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biol. Conserv.* 107, 165–180.
- Humphrey, J., Ferris, R., Quine, C., 2003. *Biodiversity in Britain's Planted Forests*. Forestry Commission, Edinburgh, 118 pp.
- Hutcheson, J., Jones, D., 1999. Spatial variability of insect communities in a homogeneous system: measuring biodiversity using Malaise trapped beetles in a *Pinus radiata* plantation in New Zealand. *For. Ecol. Manage.* 118, 93–105.
- Johansson, T., Gibb, H., Hjalten, J., Pettersson, R.B., Hilszczanski, J., Alinvi, O., Ball, J.P., Danell, K., 2007. The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. *For. Ecol. Manage.* 242, 518–529.
- Jonsell, M., Hansson, J., Wedmo, L., 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden—Comparisons between tree species and diameters. *Biol. Conserv.* 138, 89–99.
- 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.
- Kruys, N., Jonsson, B.G., 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Can. J. For. Res.* 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. *Biodivers. Conserv.* 14, 2419–2435.
- Lemoine, B., 1991. Growth and yield of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): the average dominant tree of a stand. *Ann. For. Sci.* 48, 593–611.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., 2002. *Conserving Forest Biodiversity: a Comprehensive Multiscaled Approach*. Island Press, Washington, DC.
- Lindenmayer, D.B., Hobbs, R.J., 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests—a review. *Biol. Conserv.* 119, 151–168.

- Makinen, H., Hynynen, J., Siitonen, J., Sievaneni, R., 2006. Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecol. Appl.* 16, 1865–1879.
- Marshall, P.L., Davis, G., LeMay, V.M., 2000. Using Line Intersect Sampling for Coarse Woody Debris. Ecology TR-003, Forest Service, British Columbia, Vancouver Forest Region. 34 pp.
- 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.
- McCarthy, B.C., Bailey, R.R., 1994. Distribution and abundance of coarse woody debris in a managed forest landscape of the central Appalachians. *Can. J. For. Res.* 24, 1317–1329.
- MCPFE, 2003. Improved Pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE expert level meeting 7–8 October 2002. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Vienna. 6 pp.
- Montes, F., Cañellas, I., 2006. Modelling coarse woody debris dynamics in even-aged Scots pine forests. *For. Ecol. Manage.* 221, 220–232.
- Norden, B., Gotmark, F., Tonnberg, M., Ryberg, M., 2004a. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. *For. Ecol. Manage.* 194, 235–248.
- Norden, B., Ryberg, M., Gotmark, F., Olausson, B., 2004b. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biol. Conserv.* 117, 1–10.
- Okland, 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. *Biodivers. Conserv.* 5, 75–100.
- Office National des Forêts, 2003. Guide de sylviculture du pin maritime des Landes. ONF-DT Sud-Ouest, 63p.
- Porte, A., Trichet, P., Bert, D., Loustau, D., 2002. Allometric relationships for branch and tree woody biomass of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *For. Ecol. Manage.* 158, 71–83.
- Ranius, T., Kindvall, O., Kruys, N., Jonsson, B.G., 2003. Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. *For. Ecol. Manage.* 182, 13–29.
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T., Karjalainen, L., 2002. Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Can. J. For. Res.* 32, 2184–2200.
- Salas-Gonzalez, R., Houllier, F., Lemoine, B., Pignard, G., 2001. Forecasting wood resources on the basis of national forest inventory data. Application to *Pinus pinaster* Ait. in southwestern France. *Ann. For. Sci.* 58, 785–802.
- Schiegg, K., 2001. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *For. Ecol. Manage.* 149, 295–304.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49, 11–41.
- Siitonen, J., Saaristo, L., 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biol. Conserv.* 94, 211–220.
- 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. *For. Ecol. Manage.* 128, 211–225.
- Simila, M., Kouki, J., Martikainen, P., 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *For. Ecol. Manage.* 174, 365–381.
- 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. *Scand. J. For. Res.* 13, 204–214.
- Sochacki, S.J., Harper, R.J., Smettem, K.R.J., 2007. Estimation of woody biomass production from a short-rotation bio-energy system in semi-arid Australia. *Biomass Bioenerg.* 31, 608–616.
- Speight, M.C.D., 1989. Les Invertébrés Saproxyliques et Leur Protection. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 82 pp.
- Spies, T.A., Franklin, J.F., 1988. Coarse woody debris in douglas-fir forests of Western Oregon and Washington. *Ecology* 69, 1689–1702.
- Stokland, J.N., Tomter, S.M., Söderberg, U., 2004. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. In: Marchetti, M. (Ed.), *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe—From Ideas to Operationality*. Florence, Italy, pp. 207–226.
- Sturtevant, B.R., Bissonette, J.A., Long, J.N., Roberts, D.W., 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecol. Appl.* 7, 702–712.
- Travaglini, D., Barbati, A., Chirici, G., Lombardi, F., Marchetti, M., Corona, P., 2007. Forest inventory for supporting plant biodiversity assessment—ForestBIOTA data on deadwood monitoring in Europe. *Plant Biosyst.* 141, 222–230.
- Vanderwel, M.C., Malcom, J.R., Smith, S.M., 2006. An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *For. Ecol. Manage.* 234, 48–59.
- Waddell, K.L., 2002. Sampling coarse woody debris for multiple attributes in extensive resource inventories. *Ecol. Indic.* 1, 139–153.
- Woldendorp, G., Keenan, R.J., 2005. Coarse woody debris in Australian forest ecosystems: a review. *Austral Ecol.* 30, 834–843.
- Wright, L., 2006. Worldwide commercial development of bioenergy with a focus on energy crop-based projects. *Biomass Bioenerg.* 30, 706–714.

## **CHAPITRE IV :**

**EFFETS DES CARACTERISTIQUES DES PIECES DE BOIS  
MORT SUR LES ASSEMBLAGES D'ESPECES DE  
COLEOPTERES SAPROXYLIQUES**

## CHAPITRE IV - EFFETS DES CARACTERISTIQUES DES PIÈCES DE BOIS MORT SUR LES ASSEMBLAGES D'ESPÈCES DE COLEOPTERES SAPROXYLIQUES

### 1. Rappels sur le contexte et les objectifs

Confrontés à des attentes contradictoires vis-à-vis du bois mort, entre une conservation pour préserver la biodiversité et une utilisation comme source d'énergie, les gestionnaires ont besoin d'une meilleure connaissance de la biodiversité associée aux différentes pièces de bois mort pour mettre en œuvre la gestion durable de leurs forêts.

A l'échelle de la pièce de bois, il est notamment important d'évaluer la spécificité des assemblages d'espèces associés aux différents types pour apprécier leur importance respective. Le bois mort au sol et les chandelles sont les deux formes les plus fréquemment étudiées en Europe. Dans les plantations de pin maritime des Landes de Gascogne, ils représentent respectivement 81% et 8% du volume total de bois mort (Chapitre III). La complémentarité des assemblages associés (Sverdrup-Thygeson et Ims, 2002) justifie que l'on s'intéresse à ces deux types de bois mort bien que les chandelles soient souvent rares à l'échelle du massif.

En revanche les souches ont été peu étudiées comme habitat pour les insectes saproxyliques (Wallace, 1953; Norden *et al.*, 2004a). Elles sont pourtant largement répandues dans les forêts exploitées (11% du volume total de bois mort dans les plantations de pin maritime) et sont désormais considérées comme une source possible de biomasse ligneuse pour la production d'énergie (Berglund et Åström, 2007), justifiant une attention particulière.

Les branches mortes dans le houppier, bien que n'ayant pas été quantifiées, constituent *a priori* une ressource abondante. Leur position dans l'arbre influence probablement leurs propriétés physiques, avec notamment un taux d'humidité plus faible que dans les branches au sol. Ceci peut se traduire par des différences de composition dans les assemblages associées à ces deux strates. Ce facteur mérite d'être testé car les branches, encore plus que les souches, sont considérées comme une source d'énergie potentielle. Il convient donc de connaître le niveau d'emboîtement, ou au contraire de complémentarité, des assemblages associés aux différents types de bois mort pour évaluer leur rôle conservatoire.

Le diamètre est par ailleurs une caractéristique importante des pièces de bois mort à prendre en compte pour expliquer la présence de nombreuses espèces de Coléoptère saproxyliques (Grove, 2002; Hammond *et al.*, 2004). Ainsi les recommandations en termes de conservation du bois mort visent souvent à augmenter le nombre de pièces de gros diamètre car elles sont considérées comme rares voire absentes dans les forêts exploitées (Vallauri, 2005).

Mieux connaître la relation entre le diamètre des pièces de bois et la composition des assemblages d'espèces saproxyliques s'avère ainsi nécessaire pour préciser la notion de « gros » diamètre et identifier les espèces associées. La plupart des travaux menés sur les organismes saproxyliques concernent les Débris Ligneux Grossiers (DLG) dont le diamètre minimum est souvent pris à 10 cm. Les faunes associées aux pièces de petits diamètres n'ont fait l'objet que de rares études et principalement en forêt boréale (Kruys et Jonsson, 1999; Nitterus *et al.*, 2004; Jonsell *et al.*, 2007). Ces travaux indiquent que cette fraction du stock de bois mort ne doit pas être négligée dans une perspective de conservation des organismes saproxyliques.

Or, dans les plantations de pin maritime, 50% du volume total de bois mort est constitué par des pièces de diamètre compris entre 1 et 5 cm (Chapitre III) et là encore, les branches et rémanents d'exploitations suscitent un intérêt croissant pour la production d'énergie. Il convient donc de s'intéresser à la relation entre diversité des espèces saproxyliques et dimension des pièces de bois mort sur une large gamme de diamètres.

Enfin, de nombreux travaux ont décrit la succession des espèces de Coléoptères saproxyliques au fur et à mesure de la décomposition d'une pièce de bois mort en raison de leurs régimes trophiques variés (Graham, 1925, Savely, 1939, Wallace, 1953, Dajoz, 1998). Différents assemblages sont en général associés aux différents stades de dégradation depuis le bois mort frais jusqu'à sa transformation en humus. La brièveté de la révolution sylvicole pratiquée dans les forêts de plantation, et notamment le massif des Landes de Gascogne (environ 50 ans), peut provoquer une interruption du processus de dégradation limitant les ressources de développement pour les espèces associées aux stades de décomposition les plus avancés. L'intensification de la sylviculture, avec notamment la réduction de l'âge d'exploitation, pourrait conduire à une diminution de la diversité des espèces saproxyliques.

Nous avons donc étudié l'influence respective des facteurs « type », « diamètre » et « stade de décomposition » du bois mort sur la richesse spécifique et la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques. En particulier nous avons cherché à tester les trois hypothèses suivantes :

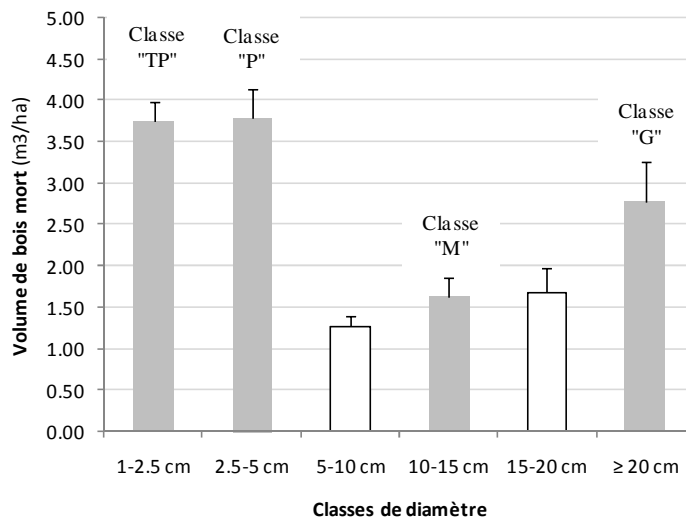
- Les assemblages d'espèces de Coléoptères saproxyliques associées aux pièces de bois mort de petit et de gros diamètre sont complémentaires et non emboîtés ;
- Les processus de décomposition du bois conduisent à une forte hétérogénéité des qualités physico-chimiques des pièces de bois mort qui se traduit par la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces dans les stades avancés de dégradation que dans le bois mort frais ;
- A diamètre et stade de décomposition constants, les différents types de bois mort abritent des assemblages distincts de Coléoptères saproxyliques, notamment en raison de leur localisation et de leurs caractéristiques intrinsèques.

## **2. Matériel et méthodes**

Le détail des méthodes employées est présenté dans le Chapitre II de ce document. L'objet de ce paragraphe est d'apporter quelques précisions propres au recueil et à l'analyse des données sur les Coléoptères saproxyliques issus des pièces de bois mort mises en pièges à émergence. Avant de détailler ces différents aspects, il convient de rappeler ce qu'est la méthode d'échantillonnage par piège à émergence. Chaque pièce de bois étudiée est mise dans un piège en forme de nasse constituée d'un filet à maille micrométrique équipé d'un tube en PVC auquel est fixé un flacon collecteur. Les insectes finissent par sortir en marchant au hasard. Certains sont peut-être attirés par l'eau contenue dans le flacon. Cette technique permet de capturer essentiellement des insectes adultes (voir le Chapitre II pour plus de détails). Il sera donc fait référence à cet échantillonnage en parlant du jeu de données "émergence".

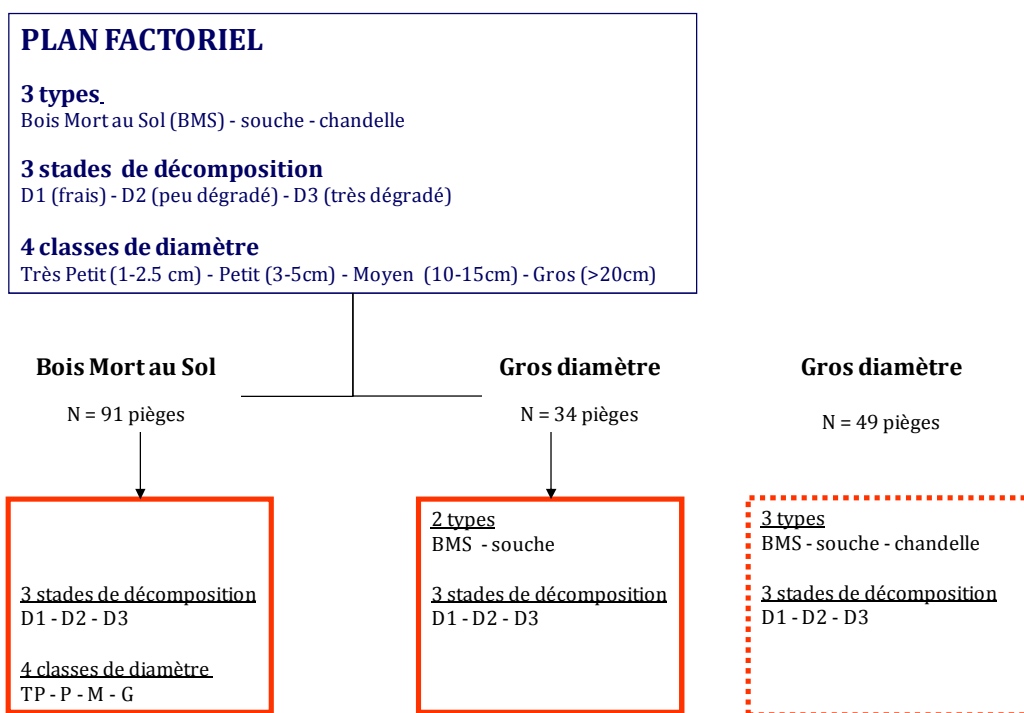
L'ensemble des échantillons de souches, de chandelles et de branches dans le houppier proviennent du site de Pierroton. Une moitié seulement des grumes et des branches au sol a également été échantillonnée sur le même site. L'autre moitié a été prélevée au hasard dans des peuplements faisant l'objet d'un échantillonnage par piège à vitre en forêt des Landes de Gascogne (Chapitre V) et ramenée sur le site de Pierroton afin de garantir des conditions microclimatiques identiques pour l'émergence. L'effet de l'origine a été testé sur les assemblages de pièces de bois mort au sol.

Le choix des classes de diamètre étudiées s'est appuyé sur la distribution observée dans les 143 placettes ayant fait l'objet d'une quantification du bois mort en forêt des Landes de Gascogne (Chapitre III). Nous avons retenu les classes de diamètre les plus contrastées (P, M et G, voir figure 1) et ajouté la classe de très petit diamètre (1 – 2.5cm, TP voir figure 1) compte tenu du manque de connaissances sur ce type de bois mort, pourtant très fréquent en forêt cultivée.



**Figure 1 :** Distribution du volume moyen de bois mort selon le diamètre des pièces, dans 143 placettes de pin maritime dans les Landes de Gascogne (en gris les classes de diamètre retenus pour les pièges à émergence ; les abréviations utilisée par la suite – TP, P, M et G - est figurée au dessus de chaque barre)

Le plan expérimental consistait à tester de façon factorielle l'effet du type (3 types: Bois Mort au Sol = branches et rondins ; souches ; chandelles), du diamètre (4 classes, TP, P, M et G) et du stade de décomposition (3 classes: pas, peu et très dégradé). Toutes les combinaisons envisageables dans le plan factoriel complet n'ont pas été étudiées car nous n'avons pas pu échantillonner les combinaisons suivantes: souches et chandelles de diamètre TP, P et M. Nous avons donc considéré plusieurs sous-ensembles de données pour tester différentes combinaisons de facteurs. La figure 2 présente les deux principaux sous-jeux de données relatifs aux pièces de bois mort au sol d'une part et aux souches et grumes de diamètre supérieur à 20 cm d'autre part.



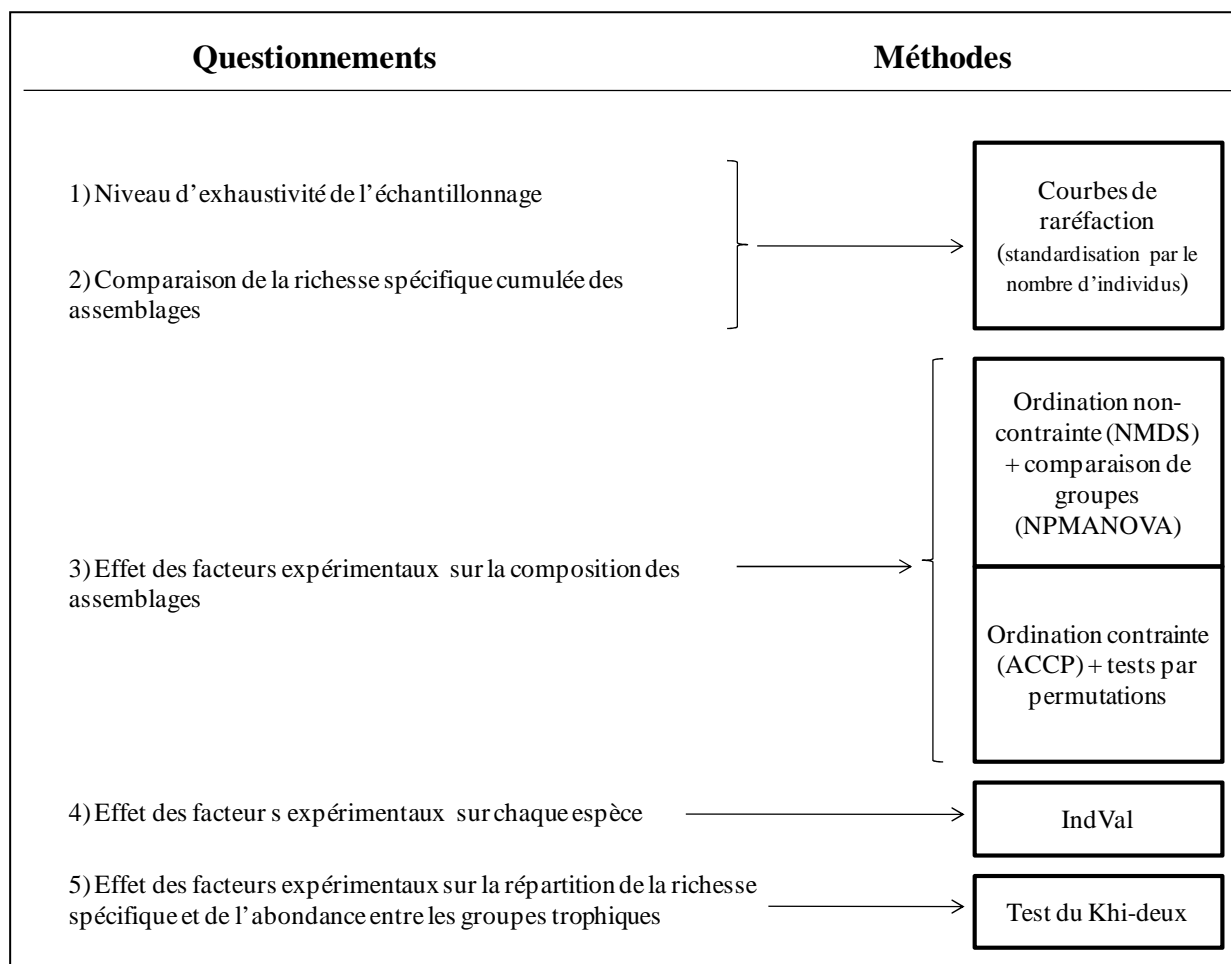
**Figure 2** : Caractéristiques des sous-ensembles du jeu de données constitué à partir de l'échantillonnage des Coléoptères saproxyliques par émergence (en bleu le plan envisagé, en rouge le plan "réalisé"). Les sous-ensembles analysés statistiquement sont symbolisés par des traits plein tandis que celui ayant fait l'objet d'une exploration qualitative est symbolisé en pointillé.

Les deux autres sous-jeux de données concernent l'étude de l'effet de la position des branches (dans le houppier versus au sol) et une approche exploratoire de la contribution des chandelles aux assemblages de Coléoptères saproxyliques.

Le sous-jeu de données « branches » ne comprend que deux classes de décomposition car le stade D3 n'a pas été observé sur des branches situées dans le houppier. Seules les classes de diamètre TP et P sont prises en compte dans ce jeu de données.

La contribution des chandelles à la richesse et à la diversité des espèces de Coléoptères saproxyliques ne peut être approchée que de manière qualitative compte-tenu des limites de l'échantillon. Seules 3 chandelles ont en effet pu être étudiées (car présentes sur le site de l'INRA à Pierroton) et chacune d'entre elles représentait un stade de décomposition différent. Pour chaque stade de décomposition du plan d'échantillonnage, toutes les pièces mises en émergence proviennent donc de la même chandelle. Cette absence d'indépendance des différents réplicats ne permet pas de réaliser des analyses statistiques.

La démarche analytique, représentée sur la figure 3, a mobilisé différentes méthodes statistiques en fonction des différents questionnements.



**Figure 3 :** Trame analytique générale appliquée aux sous-ensembles de données issus de l'échantillonnage par émergence (à l'exception du sous-jeu de données incluant les chandelles ; voir texte pour plus de détails).

Les courbes de raréfaction calculées en fonction du nombre de pièges à émergence sont tracées en fonction du nombre d'individus pour permettre une réelle comparaison des richesses spécifiques et non une comparaison des densités d'espèces (Gotelli et Colwell, 2001).

Cependant, le calcul de raréfaction ne peut pas se faire par un tirage aléatoire d'individus, car les relevés concernent un groupe d'individus dont on ignore l'ordre de sortie (ceux émergeant d'un même piège). Le calcul est donc basé sur un tirage aléatoire sans remise de pièges (groupes d'individus) puis les résultats sont réordonnés en fonction du nombre d'individus échantillonnés. Lorsque les courbes n'atteignent pas de plateau asymptotique, la comparaison des richesses spécifiques cumulée, entre classes d'un facteur, est réalisée à partir d'interpolations. Les échantillons les plus grands sont ramenés à la taille du plus petit (en termes de nombre d'individus par classe du facteur).

D'autre part, pour permettre une comparaison des intervalles de confiance de chaque richesse spécifique estimée, il faut également une estimation de l'écart-type de la moyenne pour le plus petit échantillon. Une deuxième série de courbes de raréfaction a donc été calculée en s'appuyant cette fois-ci sur un tirage aléatoire avec remise. Les valeurs retenues pour la comparaison sont celles obtenues pour un effort d'échantillonnage (en termes de nombre d'individus) comparable. Le tirage aléatoire concernant des échantillons et non des individus, il est souvent impossible d'avoir un nombre d'individus strictement identiques.



Pour toutes les analyses par ordination, les résultats obtenus ne diffèrent pas selon l'indice de distance utilisé (Bray-Curtis ou Jaccard). Seules sont présentées les analyses réalisées avec la distance de Bray-Curtis qui peut être traduite directement en pourcentage de différence entre deux assemblages.

Les NPMANOVA ont été réalisées avec la librairie « *vegan* » (Oksanen et al, 2008) conçu pour le logiciel R. La fonction programmée ne permet pas de faire des comparaisons de groupes *a posteriori* lorsque l'effet d'un facteur est significatif. D'autre part, le logiciel développé par Anderson (2005) pour réaliser également des NPMANOVA ne peut traiter que des plans factoriels strictement équilibrés, ce qui n'est pas le cas pour nos jeux de données. Pour comparer les modalités d'un facteur lorsque l'effet de celui-ci a été déclaré comme significatif, celles-ci ont donc été testées deux à deux en reprenant un sous-ensemble des données ne considérant que les deux modalités comparées.

Cette approche a également été mise en œuvre lorsqu'une interaction significative a été observée entre les facteurs (c'est-à-dire les différentes modalités de l'interaction ex. A1B1, A1B2, A2B1, A2B2). Enfin, pour le sous-jeu de données Bois Mort au Sol (grumes et branches au sol avec 91 pièges à émergence), la forte proportion de pièges vides pour certaines combinaisons de facteurs a conduit au regroupement des classes de diamètre P et TP pour tester l'effet du stade de décomposition sur les assemblages des « petits » diamètres. Un piège est déclaré « vide » lorsqu'aucun Coléoptère saproxylique n'a été trouvé dans le flacon collecteur.

La méthode IndVal a été appliquée sur des typologies établies *a priori*, pour tester l'effet des facteurs étudiés (type, diamètre, décomposition et strate) sur la réponse individuelle des espèces. Notre démarche expérimentale s'appuyant sur un plan factoriel, les typologies utilisées ont été déclarées comme non-hiérarchiques. Seules les espèces représentées par plus de 5 individus ont été analysées (Legendre et Dufrêne, 1997).

Le profil trophique représente la répartition de la richesse spécifique ou de l'abondance totale entre les groupes trophiques tels que définit par Bouget *et al.* (2005)(tableau I ci-après).

**Tableau I :** Définition des groupes trophiques de Coléoptères saproxyliques (d'après Bouget *et al.*, 2005).

<b>Ressource trophique</b>	<b>Groupe trophique</b>
Bois mort frais	Xylophage secondaire
Bois mort dégradé	Saproxylophage
Champignons lignicoles	Mycophage
Invertébrés proies occupant le bois mort	Prédateur
Déchets organiques divers ou éventuellement des proies	Autre

Le rattachement d'une espèce à l'un de ces groupes trophiques a été réalisé en consultant la base de données FRISBEE (Bouget *et al.*, 2008b) qui compile les informations relatives à l'autécologie des Coléoptères saproxyliques.

Des diagrammes de Venn ont été construits en considérant toutes les espèces puis en excluant les singletons et doubletons. Ces espèces, représentées par 1 ou 2 individus, sont à considérer avec précaution lorsque l'échantillon étudié ne permet pas d'avoir une vision exhaustive de la composition des assemblages. Elles peuvent en effet augmenter artificiellement la singularité d'un assemblage, alors qu'un effort d'échantillonnage supplémentaire permettrait peut-être de les observer dans d'autres assemblages.

### 3. Résultats généraux

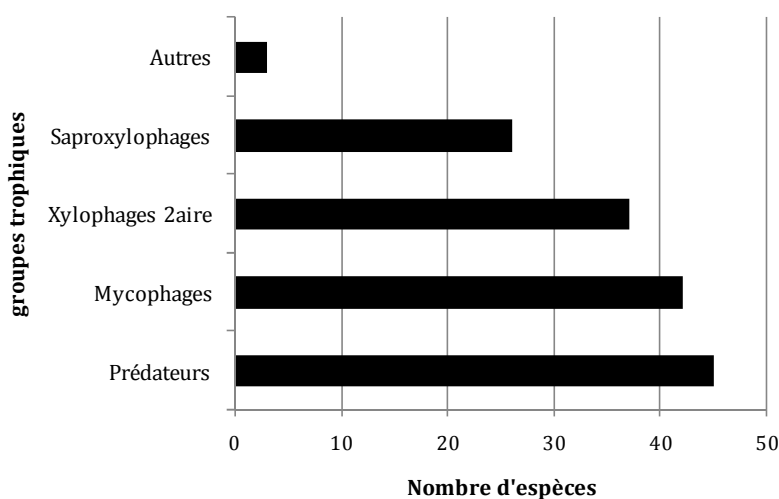
Sur 164 pièges à émergence mis en place, 124 ont permis de récolter au moins un Coléoptère saproxylique (Tableau II). La proportion de piège « vide » (aucun Coléoptère saproxylique observé) par modalité varie de 0% à 90% ; les plus fortes proportions étant observées pour les plus petits diamètres (classes TP et P).

**Tableau II** : Plan d'échantillonnage précisant le nombre de pièges à émergence dans lesquels au moins un Coléoptère saproxylique a été observé par rapport au nombre total de pièges mis en place pour chaque combinaison de facteurs (BMS : Bois Mort au Sol; BMH : Bois Mort dans Houppier).

Diamètre	Type ou strate	Stade de décomposition			Total
		D1	D2	D3	
G (>20 cm)	BMS	6/6	5/5	5/5	16/16
	Chandelle	5/5	5/5	5/5	15/16
	Souche	7/7	5/5	6/6	18/18
M (10-15cm)	BMS	5/5	5/5	5/5	15/15
P (3-5cm)	BMH	10/10	3/10		13/20
	BMS	10/10	1/10	6/10	17/30
TP (1-2,5cm)	BMH	10/10	3/10		13/20
	BMS	9/10	3/10	2/10	14/20
Total		62/63	30/60	32/41	124/164

Au total, 12 658 Coléoptères ont été capturés pour 194 espèces réparties dans 49 familles. Les Coléoptères saproxyliques représentent plus de 98% de l'abondance totale (12 466 individus) avec 152 espèces réparties dans 42 familles, soit 78% de la richesse spécifique totale. Dix espèces présentent un caractère remarquable par leur distribution géographique ou leur appartenance à la liste des espèces indicatrices de la qualité biologique des forêts élaborée par Brustel (2001).

Quelques espèces sont largement dominantes, telles qu'*Orthotomicus erosus* (xylophage secondaire, 25% de l'abondance totale), *Hylastes attenuatus* (xylophage secondaire, 14%) et *Aulonium ruficorne* (prédateur, 12%). Parmi les espèces faiblement représentées, on compte 42 singletons et 15 doubletons. Les prédateurs, les xylophages secondaires et les mycophages sont les groupes trophiques prédominants, représentant plus de 80% de la richesse spécifique totale (Figure 4).



**Figure 4** : Nombre d'espèces de Coléoptères saproxyliques collectées dans 124 pièges à émergence pour chaque groupe trophique.

Compte-tenu de sa très faible fréquence (3 espèces), le groupe trophique « autres » n'a pas été pris en compte dans l'analyse des profils trophiques.

#### **4. Effets du diamètre et du stade de décomposition des pièces de bois mort au sol (branches et grumes) sur la richesse spécifique et la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques**

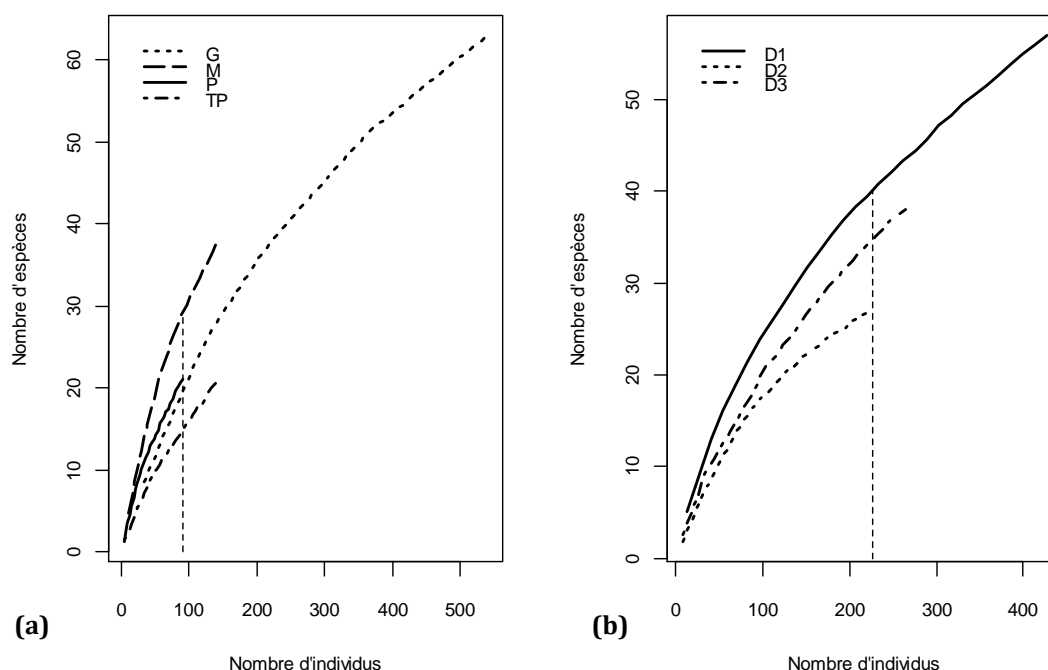
##### *4.1. Richesse spécifique*

L'analyse porte sur un jeu de données constitué par 91 pièges à émergence dont 62 non vides (Tableau III). Sur 1451 Coléoptères saproxyliques échantillonnés, 919 individus ont pu être déterminés jusqu'à l'espèce pour un total de 87 espèces, dont 26 singletons. Trente et une espèces n'ont été observées que dans ces pièces de bois mort au sol (c'est-à-dire ni dans les souches ni les chandelles), soit plus de 20% de la richesse spécifique totale. On notera la présence de *Wanachia trigutta*, *Aulonium ruficorne*, *Ampedus aurilegulus*, *A. balteatus*, *Drapetes cinctus*, *Hymenophorus doublieri* et d'*Allonyx quadrimaculatus*, espèces réputées rares (Brustel, 2001).

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

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

Les courbes de richesse cumulée montrent clairement que l'échantillon de pièces de bois mort utilisé n'a pas permis d'obtenir l'ensemble des espèces de Coléoptères saproxyliques (Figure 5). Les plateaux asymptotiques ne sont atteints ni pour l'échantillon des pièces de différents diamètres ni pour l'échantillon des pièces de différents stades de décomposition.



**Figure 5 :** Courbe de la richesse spécifique cumulée en Coléoptères saproxyliques en fonction des diamètres (a), ou des stades de décomposition (b). Moyennes estimée à partir de 100 itérations d'un tirage aléatoire de pièges sans remise. La ligne verticale en pointillée indique le plus petit effort d'échantillonnage (en termes de nombre d'individus).

La comparaison de la richesse cumulée s'appuie sur une interpolation : la taille du plus petit échantillon est respectivement  $n=90$  individus et  $n= 227$  individus pour le diamètre (classe « P ») et le stade de décomposition (stade D2).

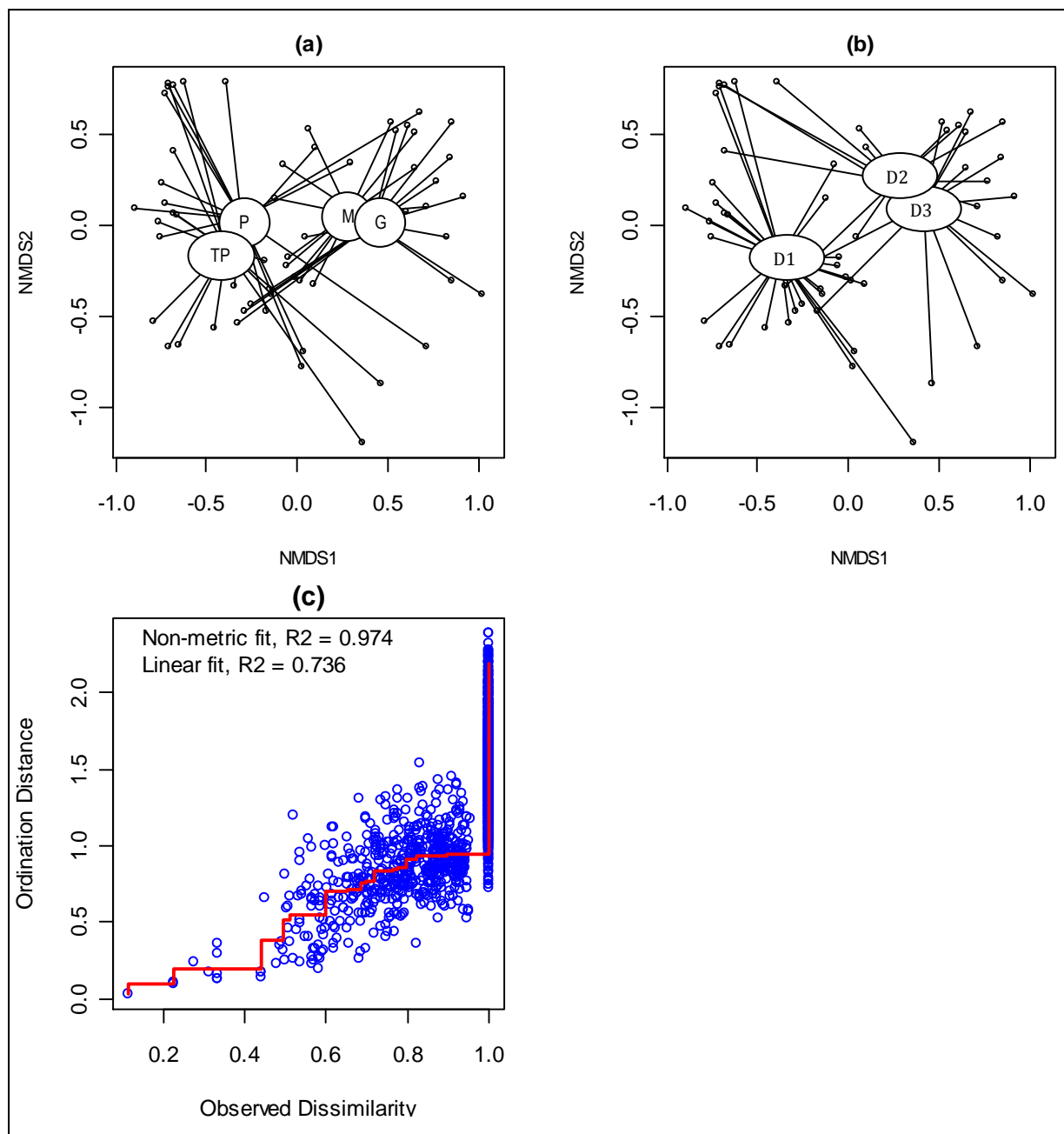
Les pièces de très petit diamètre ressortent comme étant moins riches en Coléoptères saproxyliques que celles des autres classes de diamètre, avec 2 à 3 fois moins d'espèces (Tableau IV). Les classes de diamètre de plus de 3 cm ne se différencient pas entre elles. Le stade de décomposition D2 (peu dégradé) est celui qui présente la richesse spécifique cumulée la plus faible, alors que le stade D1 (bois mort frais) est le plus riche (Tableau IV).

**Tableau IV :** Comparaison, par interpolation, de la richesse spécifique cumulée ( $RS_{cum}$ ) entre les classes de diamètre et entre les stades de décomposition. La moyenne et l'intervalle de confiance à 95% sont calculés à partir de 100 séries de tirages aléatoires, avec remise, des pièges. Les valeurs présentées sont celles estimées pour un effort d'échantillonnage comparable (en termes de nombre d'individus,  $n$ . Ce nombre  $n$  est variable car les calculs de raréfaction sont basés sur des tirages aléatoires de pièges et non d'individus). 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

## 4.2. Composition des assemblages

L'ordination NMDS de la matrice espèces-relevés semble relativement bonne avec une valeur de stress de 0.16 (Figure 6). Au-delà de 0.20, on considère que la représentation est douteuse (Clarke et Warwick, 1994). La représentation des distances calculées en fonction des distances observées (diagramme de Shepard, Figure 6c), conforte ce diagnostic avec un nuage de points « épais » de par et d'autre de la ligne de régression (trait continu sur la figure). L'ordre entre les distances observées n'est pas parfaitement restitué par l'ordination.



**Figure 6** : Projection des pièges dans les plans factoriels de l'ordination NMDS ( $k=4$ , Stress= 0.16) avec identification des groupes associés au facteur diamètre (a) et stade de décomposition (b). Le choix de présentation des plans factoriels parmi les différentes combinaisons possibles repose sur la meilleure discrimination possible des groupes. Diagramme de Shepard (c) : projection des valeurs de distance calculées en fonction des valeurs de distance observées (la ligne continue représente la ligne de régression).

L'ordination permet néanmoins de discriminer nettement deux groupes pour les diamètres (Figure 6a). Les pièces de bois mort au sol de petits et très petits diamètres d'une part et celles de diamètres moyens et gros de l'autre se caractérisant par des assemblages d'espèces de Coléoptères saproxyliques similaires.

Il apparaît, de même, deux groupes distincts pour le stade de décomposition (Figure 6b). Les assemblages d'espèces associées aux pièces de bois mort au sol au stade de décomposition D1 (frais) se distinguent de ceux des pièces de bois mort au sol en cours de décomposition (stades D2 et D3 dont les centroïdes sont très proches). Le diamètre et le stade de décomposition sont en outre significativement corrélés avec les scores des échantillons dans l'espace réduit à quatre dimensions (respectivement  $r^2=0.15$ ,  $P=0.001$  et  $r^2=0.18$ ,  $P<0.001$ ).

Les tests NPMANOVA confirment les résultats de l'ordination NMDS et ne mettent pas en évidence d'effet significatif de l'origine (Pierroton vs grille Forsee<sup>3</sup>) des pièces de bois mort ( $F=1.32$ ,  $P=0.145$ ). Le diamètre ( $F=3.19$ ,  $P<0.001$ ) et le stade de décomposition ( $F=3.02$ ,  $P<0.001$ ) ont un effet significatif sur la composition des assemblages. L'interaction entre ces deux facteurs est significative ( $F=1.90$ ,  $P<0.001$ ). Nous avons donc comparé l'effet des classes de diamètre prises 2 à 2 pour chaque classe de décomposition (tableaux V et VI).

Les classes de diamètre « P » et « TP » ont été regroupées pour réduire le déséquilibre du plan d'échantillonnage. Pour les stades de décomposition initiaux (D1 et D2), on observe une séparation des assemblages avec d'un côté ceux associés aux grumes (G et M) et de l'autre ceux associés aux branches (P+TP). Au stade de décomposition avancé (D3), les compositions des assemblages associés aux grosses grumes (G) et aux petites grumes (M) sont en outre significativement différentes (Tableau V).

**Tableau V** : Résultats des tests NPMANOVA de l'effet du diamètre sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques, pour chaque classe de décomposition. Le test est réalisé entre les classes de diamètre considérées deux par deux (n : rapport entre le nombre de pièges de chacune des modalités comparées).

Facteur bloqué : Décomposition	Facteur testé : Diamètre								
	G vs M			G vs P+TP			M vs P+TP		
	n	F	P	n	F	P	n	F	P
D1	6/5	1.59	0.128	6/19	4.23	<0.001	5/19	2.32	0.008
D2	5/5	1.43	0.151	5/4	3.82	<0.001	5/4	2.33	0.013
D3	5/5	2.8	0.008	5/8	2.4	<0.001	5/8	2.12	0.007

Une analyse symétrique a été réalisée en comparant l'effet des différentes classes de décomposition, prises 2 à 2 pour chaque classe de diamètre. Les assemblages associés au stade D1 (bois mort frais) sont toujours significativement différents de ceux associés aux stades de décomposition avancé (D2 et D3) et ne montrent pas différence de composition pour ces deux derniers stades, quelque soit la classe de diamètre (tableau VI).

<sup>3</sup> La grille Forsee est la grille d'échantillonnage systématique de 16km x 16km utilisée pour l'inventaire du bois mort dans les peuplements de Pin maritime ; Pierroton est le domaine forestier sur lequel se situent les locaux de l'INRA.

**Tableau VI** : Résultats des tests NPMANOVA de l'effet du stade de décomposition sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques, pour chaque classe de diamètre. Le test est réalisé entre les classes de décomposition considérées deux par deux (n : rapport entre le nombre de pièges de chacune des modalités comparées).

Facteur bloqué :	Facteur testé : Décomposition								
	D1 vs D2			D1 vs D3			D2 vs D3		
	Diamètre	n	F	P	n	F	P	n	F
G	6/5	4.53	<0.001	6/5	4.91	<0.001	5/5	1.03	0.396
M	5/5	2.69	0.009	5/5	3.45	<0.001	5/5	1.6	0.153
P+TP	19/4	1.75	0.063	19/8	2.06	0.008	4/8	1.17	0.272

L'ACCP confirme l'influence du diamètre et du stade de décomposition sur la composition des assemblages puisque leurs effets sont également significatifs (Tableau VII). Ces facteurs n'expliquent cependant qu'une faible part de l'inertie totale, 9% pour le diamètre et 7% pour le stade de décomposition.

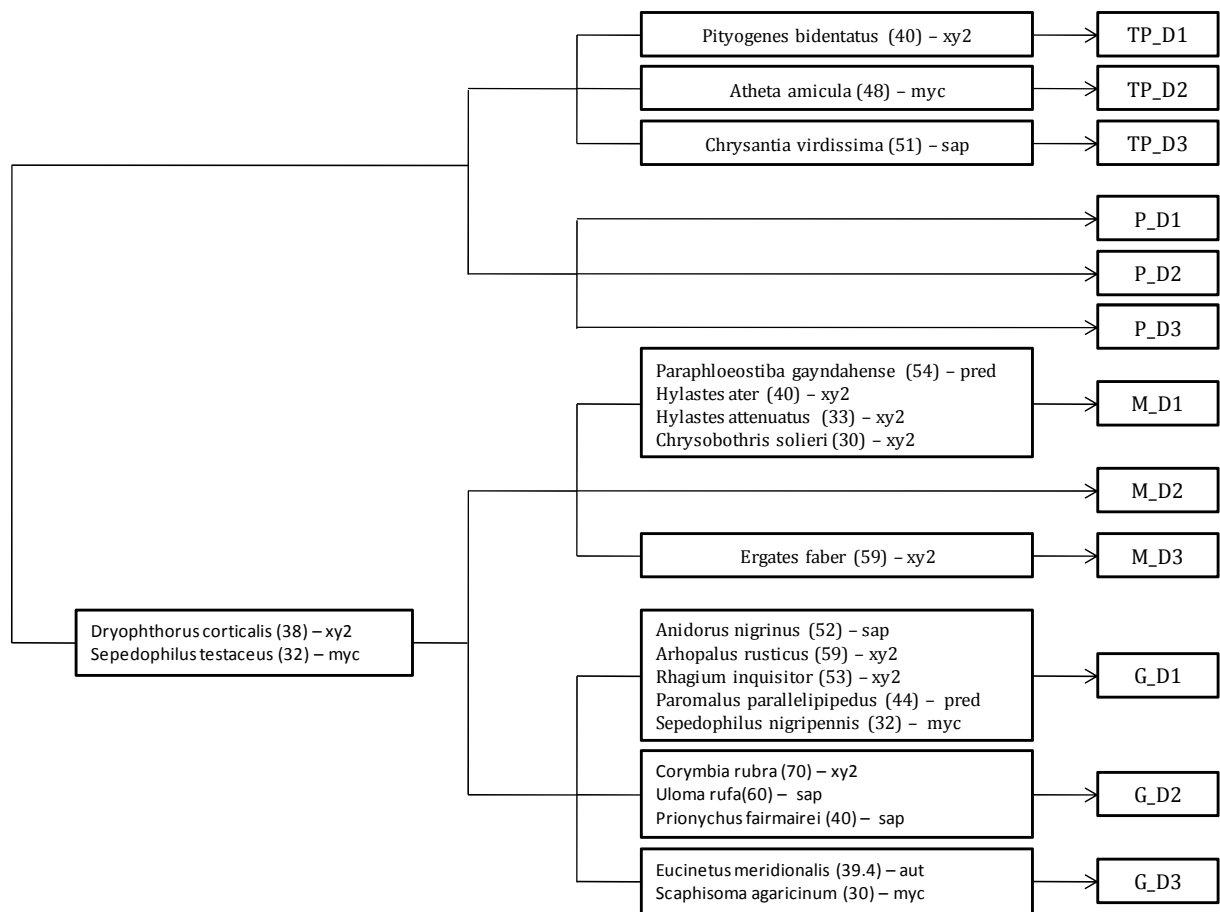
**Tableau VII** : Tests par permutations (n=199) de l'effet des variables indépendantes (diamètre et stade de décompositions) utilisées dans le modèle de l'ACCP.

Facteurs	ddl	Variance	% Var. tot.	F	P (>F)
Diamètre	3	336.41	9.28	2.057	0.005
Décomposition	2	236.57	6.52	2.17	0.005
Résidus	56	3052.77	84.20		

Sur les 27 espèces incluses dans l'analyse IndVal (toutes les espèces représentées par plus de 5 individus), 20 ont été identifiées comme étant indicatrices dans la typologie à 12 groupes (Figure 7).

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 paralelepipedus*), 1 espèce mycophage (*Sepedophilus nigripennis*) et 1 espèce saproxylophage (*Anidorus nigrinus*).

A l'autre extrémité du gradient de décomposition (stade D3), on a 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. Les trois espèces associées aux branches (diamètres TP et P) ont des larves d'une longueur inférieure à 15 mm. L'espèce la plus grosse, *Ergates faber* (80 mm), est significativement associée au diamètre M.



**Figure 7 :** Espèces indicatrices pour une typologie correspondant au plan factoriel expérimental combinant 4 classes de diamètre (TP : 1-2.5cm, P : 3-5cm, M : 10-15cm, G : >20cm) et 3 stades de décomposition (D1 : frais, D2 : faiblement dégradé et D3 : très dégradé). Seules les espèces dont la valeur de l'indice IndVal est supérieure à 25 et significative ( $P > 0.05$ , 250 permutations) sont figurées. Le groupe trophique de chaque espèce est indiqué par l'une des abréviations suivantes : xy2 : xylophage secondaire, pred : prédateur, myc : mycophage, sap : saproxylophage aut : autre.

Il n'y a pas d'espèce indicatrice de l'ensemble des échantillons, et seulement deux sont associées aux diamètres M et G, sans distinction de stades de décomposition. Autrement dit, 90% des espèces indicatrices le sont d'un groupe combinant une classe de diamètre et un stade de décomposition.

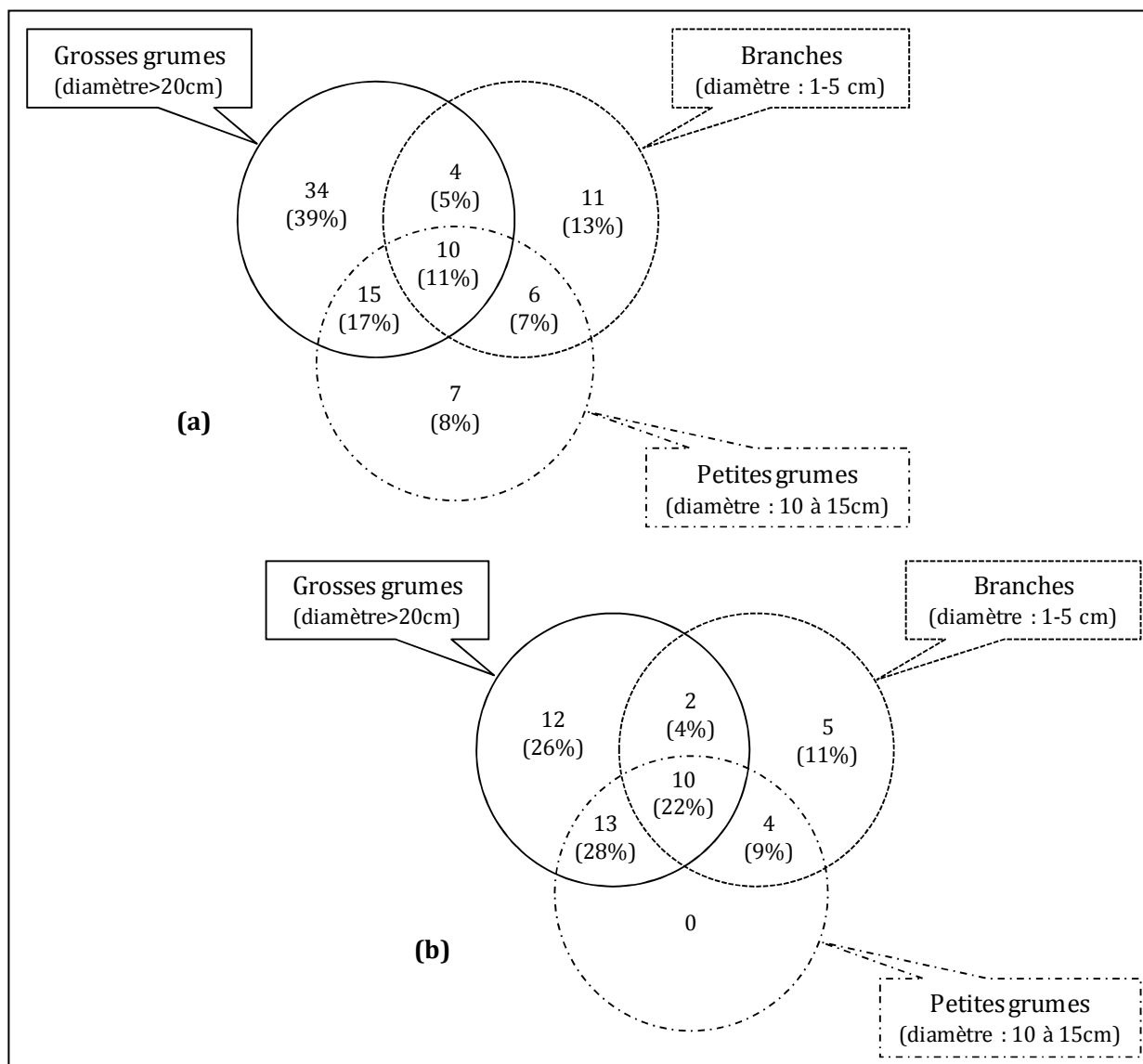
#### 4.3. Complémentarité des assemblages

Les diagrammes de Venn illustrent la complémentarité des assemblages associés aux pièces de bois mort au sol de différentes classes de diamètre ou différents stades de décomposition (Figures 8 et 9).

Les assemblages associés aux diamètres TP et P ne présentant pas de différence significative, ces deux diamètres ont été regroupés pour constituer la classe « branches ». Par opposition, les pièces de bois mort au sol de moyen et grand diamètre sont appelées "grumes". Pour les mêmes raisons, les stades de décomposition D2 et D3 ont été regroupés pour constituer la classe de bois mort « dégradé ».



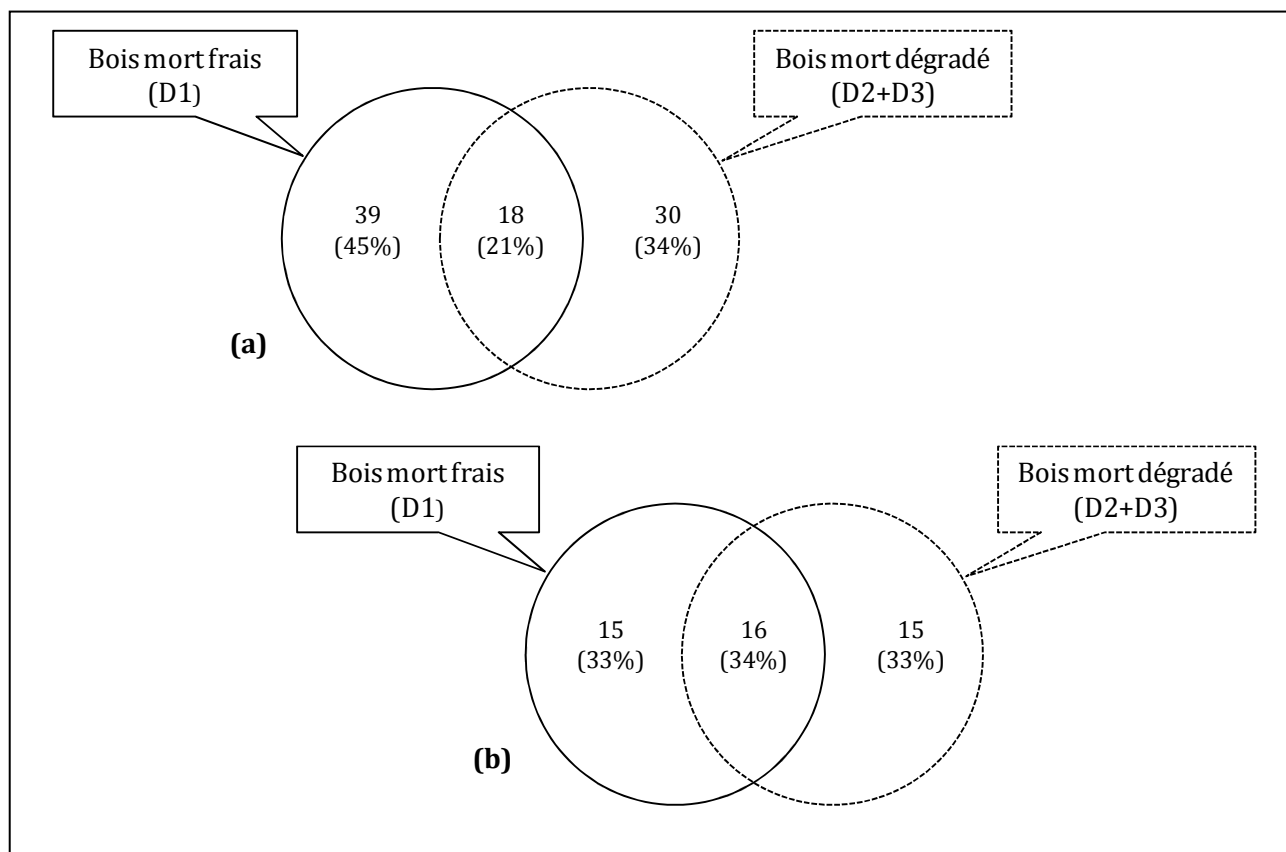
Les grumes de gros diamètres (>20 cm) ont la plus forte contribution à la richesse spécifique avec environ 1/3 des espèces (Figure 8a). Cependant, près de 13% des espèces observées dans les pièces de bois mort au sol ne l'ont été que dans des branches (diamètre compris entre 1 et 5 cm).



**Figure 8** : Diagrammes de Venn présentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques dans les pièces de bois mort au sol entre les classes de diamètres en considérant toutes les espèces (a) ou en excluant les espèces singletons et doubletons (b).

Le diamètre ne semble pas déterminant pour 11% des espèces (à l'intersection des trois cercles). Cette proportion s'élève à 22% lorsque l'on ne considère pas les espèces singletons ou doubletons (Figure 8b). Dans ce deuxième cas de figure, la contribution spécifique de chaque classe de diamètre est par ailleurs moins importante. On notera notamment qu'aucune espèce ne peut être rattachée aux seules petites grumes (diamètre de 10 à 15 cm).

Pour les assemblages associés aux stades de décomposition, on observe une contribution sensiblement égale des stades "frais" (D1) ou "dégradé" (D2+D3) à la richesse spécifique (Figure 9a). Près d'une espèce sur cinq ne semble pas sensible à un stade de décomposition particulier. Lorsque l'on ne considère pas les espèces singletons et doubletons, cette proportion atteint environ 1/3 et la répartition de la richesse spécifique s'équilibre entre bois mort frais et dégradé (Figure 9b).



**Figure 9 :** Diagrammes de Venn présentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques dans les pièces de bois mort au sol entre les stades de décomposition en considérant toutes les espèces (a) ou en excluant les espèces singletons et doubletons (b).

La liste des espèces, avec leurs effectifs et leur groupe trophique, est présentée en annexe 1 de ce chapitre.

#### 4.4. Profils trophiques

La proportion d'espèces de chaque groupe trophique n'est pas significativement influencée par le diamètre ou le stade de décomposition (Tableau VIII).

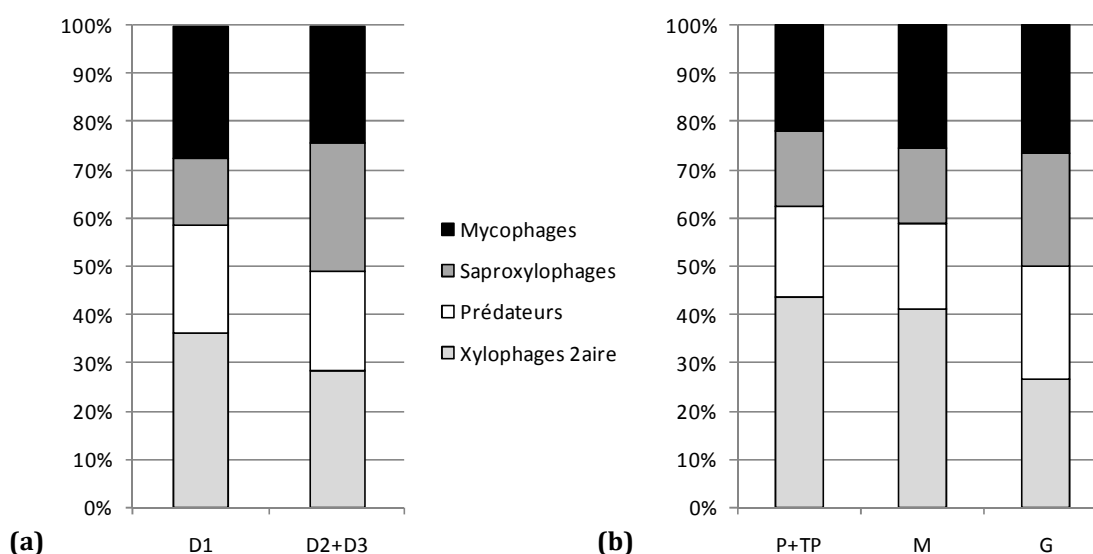
**Tableau VIII** : Effet du diamètre et du stade de décomposition sur la proportion d'espèces de chaque groupe trophique. La comparaison des groupes est réalisée par la procédure de Marascuilo.

Groupes trophiques	Diamètre <sup>(1)</sup>		Décomposition <sup>(2)</sup>	
	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P
Xylophages secondaires	3.709	0.157	0.704	0.402
Prédateurs	0.545	0.761	0.063	0.801
Saproxylophages	1.367	0.505	2.732	0.098
Mycophages	0.255	0.88	0.132	0.717

<sup>(1)</sup> TP et P sont regroupés

<sup>(2)</sup> D2 et D3 sont regroupés

Les espèces xylophages secondaires représentent toujours au moins 1/3 de la richesse spécifique totale (Figure 10). Les trois autres groupes trophiques – saproxylophages, mycophages et prédateurs – représentent chacun environ 20% de la richesse en espèces.



**Figure 10** : Répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les quatre principaux groupes trophiques en fonction (a) du stade de décomposition (D1 : frais et D2+D3 : dégradé) et (b) du diamètre (P+TP : 1-5cm, M : 10-15cm et G : >20cm).

La répartition de l'abondance totale de Coléoptères saproxyliques entre les groupes trophiques est significativement influencée par le diamètre et le stade de décomposition. Seule la proportion d'individus de mycophages n'est pas significativement différente entre le bois mort frais (stade D1) et le bois mort dégradé (D2+D3) (Tableau IX).

**Tableau IX** : Effet du diamètre et du stade de décomposition sur la proportion d'individus de chaque groupe trophique. La comparaison des groupes est réalisée par la procédure de Marascuilo.

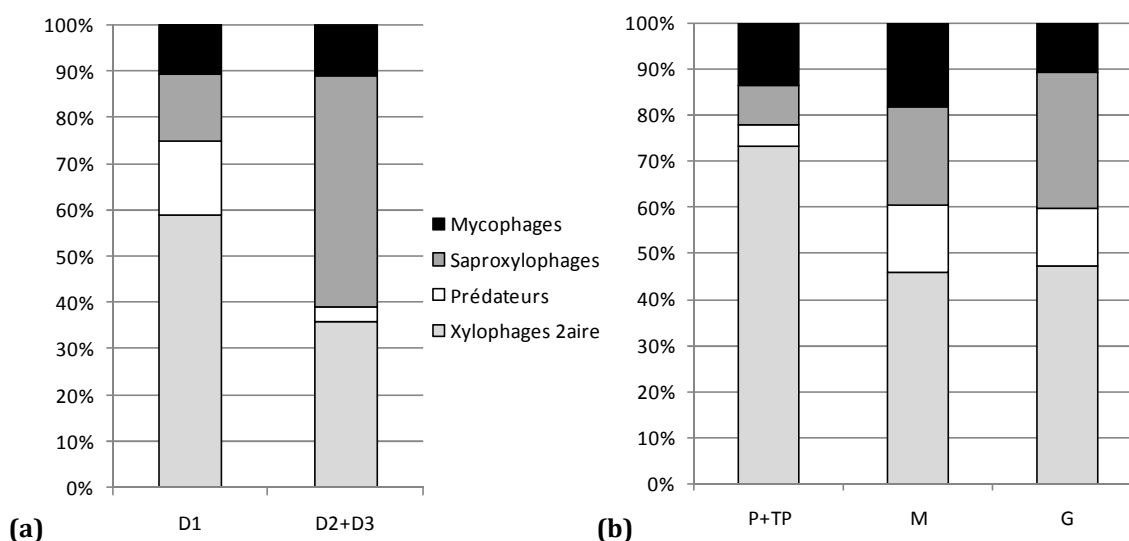
Groupes trophiques	Diamètre <sup>(1)</sup>			Décomposition <sup>(2)</sup>	
	$\chi^2$	<i>P</i>	Groupes	$\chi^2$	<i>P</i>
Xylophages secondaires	51.74	< 0.001	P+TP ≠ M,G ; G=M	56.51	< 0.001
Prédateurs	14.95	0.001	P+TP≠M,G ; G=M	52.32	< 0.001
Saproxylophages	42.20	< 0.001	P+TP≠M,G ; G=M	149.61	< 0.001
Mycophages	6.61	0.037	P+TP=M=G	0.02	0.898

<sup>(1)</sup> TP et P sont regroupés

<sup>(2)</sup> D2 et D3 sont regroupés

La proportion d'individus saproxylophages augmente entre le bois mort frais (15%) et dégradé (50%). Les individus xylophages secondaires ou prédateurs sont, à l'inverse, moins représentés dans les stades dégradés (Figure 11a).

En ce qui concerne l'effet du diamètre, 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) (Figure 11b). En revanche, les saproxylophages sont significativement en plus forte proportion dans les grumes (entre 25 et 30%) que dans les branches (moins de 10%).



**Figure 11** : Répartition de l'abondance totale des Coléoptères saproxyliques entre les quatre principaux groupes trophiques en fonction (a) du stade de décomposition (D1 : frais et D2+D3 : dégradé) et (b) du diamètre (P+TP : 1-5cm, M : 10-15cm et G : >20cm).

Les principaux résultats qui se dégagent de l'analyse des pièces de bois mort au sol (branches et grumes) sont résumés dans le tableau X (ci-dessous).

**Tableau X** : 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 <sup>(1)</sup>	Contribution à la RS <sup>(2)</sup>	Nombre d'espèces indicatrices (IndVal)	% d'espèces "spécialistes" (Venn) <sup>(3)</sup>	Groupes trophiques <sup>(4)</sup>
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).

## **5. Comparaison des richesses spécifiques et des assemblages de Coléoptères saproxyliques associés aux souches et aux pièces de bois mort au sol (grumes) de gros diamètre**

### *5.1. Descripteurs cardinaux des assemblages*

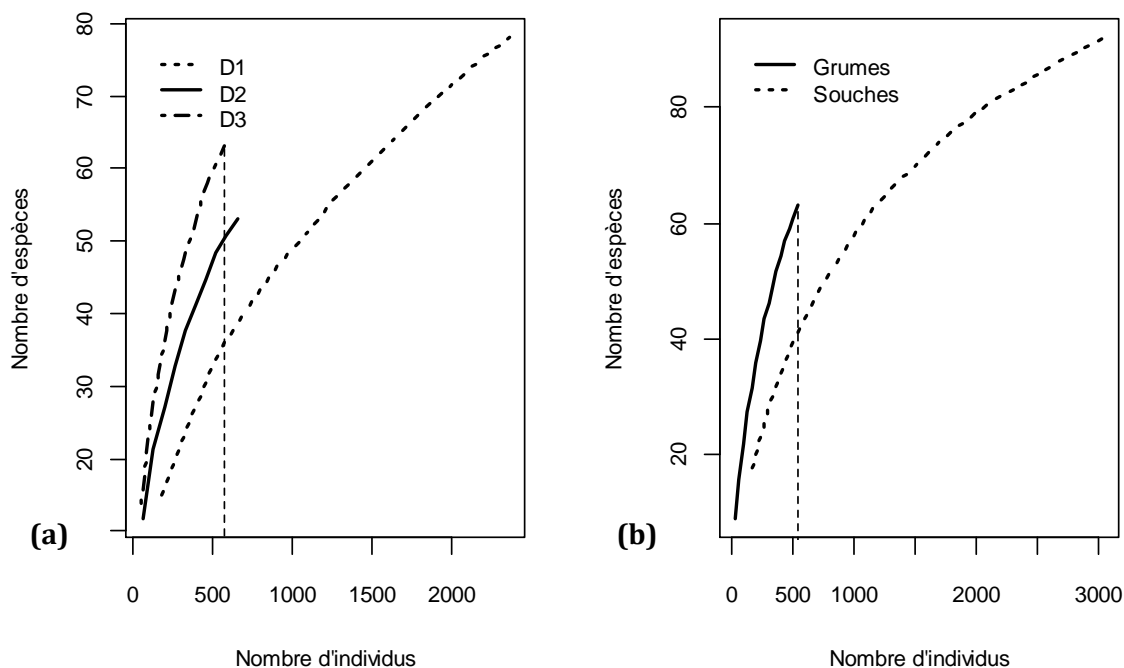
L'analyse porte sur un jeu de données constitué par 34 pièges à émergence non vides (Tableau XI). Sur 5259 Coléoptères saproxyliques, 3591 ont pu être déterminés jusqu'à l'espèce pour un total de 111 espèces, dont 33 singletons. Sur l'ensemble du jeu de données émergence, 60 espèces n'ont été observées que dans des souches ou des grumes, soit près de 40 % de la richesse spécifique totale. On notera la présence d'*Allonyx quadrimaculatus*, *Hymenophorus doublieri*, *Aulonium ruficorne*, *Ampedus aurilegulus*, *A. glycerus*, *A. balteatus*, *Cardiophorus ruficollis*, *Drapetes cinctus*, *Stenagostus rufus*, espèces réputées rares (Brustel, 2001). Autrement dit, 9 des 10 espèces remarquables observées dans le jeu total de données émergence sont associées à ces types de bois mort. Dans un souci de simplification, pour ce sous-jeu de données, le terme « grume » est préféré à celui de « grosse grume » pour désigner les pièces de bois mort au sol de diamètre supérieure à 20 cm.

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

Type	Décomposition			
	D1	D2	D3	Total
Grumes	6	5	5	16
Souches	7	5	6	18
<i>Total</i>	13	10	11	34

Les courbes de richesse spécifique cumulée mettent en évidence la non-exhaustivité de l'inventaire des assemblages en présence (Figure 12).

Bien qu'elles semblent s'infléchir pour le stade de décomposition D1 et surtout pour les souches, aucune courbe n'atteint le plateau asymptotique. La comparaison des richesses cumulées se base donc sur des interpolations : la taille du plus petit échantillon est respectivement n=575 individus et n= 542 individus pour le stade de décomposition (stade D3) et le type (grumes).



**Figure 12** : Courbe de la richesse spécifique cumulée en Coléoptères saproxyliques en fonction des stades de décomposition (a), ou des types de bois mort (b). Moyennes estimée à partir de 100 itérations d'un tirage aléatoire sans remise. La ligne verticale en pointillée indique le plus petit effort d'échantillonnage (en termes de nombre d'individus).

En termes de richesse spécifique, la hiérarchie suivante semble se dégager :  $D3 > D2 > D1$  (Tableau XII). Cependant, l'intervalle de confiance à 95% pour la moyenne estimée du stade D2 est partiellement recouvrant avec les deux autres intervalles de confiance. On peut donc seulement conclure à une différence significative de richesse spécifique entre les stades D1 et D3.

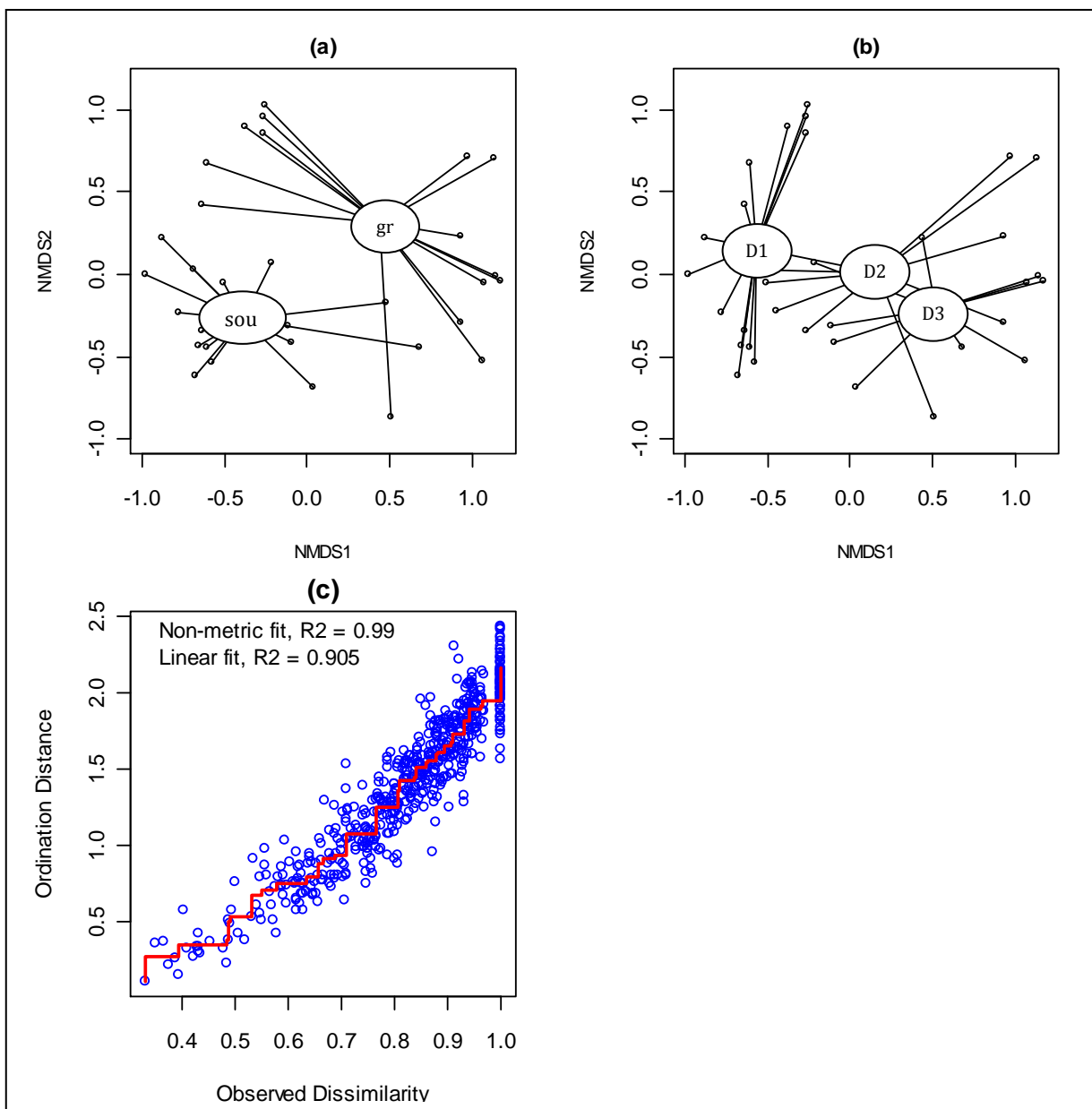
**Tableau XII** : Comparaison, par interpolation, de la richesse spécifique cumulée ( $RS_{cum}$ ) entre les types de bois mort et entre les stades de décomposition. La moyenne et l'intervalle de confiance à 95% sont calculés à partir de 100 séries de tirages aléatoires, avec remise, des pièges. Les valeurs présentées sont celles estimées pour un effort d'échantillonnage comparable (en termes de nombre d'individus, n. Ce nombre n est variable car les calculs de raréfaction sont basés sur des tirages aléatoires de pièges et non d'individus). 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	RScum	IC 95%	Groupes
Décomposition	D1	539	34	27-40	a
	D2	555	43	38-49	a,b
	D3	575	49	42-56	b
Type	Souches	500	39	33-46	a
	Grumes	542	56	48-64	b

Pour les types de bois mort, la richesse spécifique estimée dans les grumes est significativement supérieure à celle des souches (Tableau XII).

## 5.2. Composition des assemblages

Avec une valeur de stress=0.10, on peut considérer l'ordination NMDS de la matrice espèces-relevés comme bonne (Figure 13). Le diagramme de Shepard confirme la qualité de l'ordination avec un nuage de points relativement compact autour de ligne de régression (Figure 13c).



**Figure 13** : Projection des pièges dans les plans factoriels de l'ordination NMDS ( $k=4$ , stress= 0.10) avec identification des groupes associés au facteur type (a) et stade de décomposition (b). Le choix de présentation des plans factoriels parmi les différentes combinaisons possibles repose sur la meilleure discrimination possible des groupes. Diagramme de Shepard (c) : projection des valeurs de distance calculées en fonction des valeurs de distance observées (la ligne continue représente la ligne de régression). (gr : grumes, sou : souches).

L'ordination permet de discriminer nettement les types de bois mort comme les stades de décomposition. Ces deux facteurs sont significativement corrélés avec les scores des relevés dans l'espace réduit à quatre dimensions (respectivement  $r^2=0.23$ ,  $P<0.001$  et  $r^2=0.24$ ,  $P<0.001$ ).

Les NPMANOVA confirment ces résultats. Le type ( $F=6.70$ ,  $P<0.001$ ) et le stade de décomposition ( $F=4.08$ ,  $P<0.001$ ) ont un effet significatif sur la composition des assemblages. Il y a une interaction significative entre ces deux facteurs ( $F=2.99$ ,  $P<0.001$ ). Quelque soit le stade de décomposition considéré, l'effet du facteur « type » est significatif (Tableau XIII).

**Tableau XIII** : Résultats des tests NPMANOVA de l'effet du type de bois mort sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques, pour chaque classe de décomposition (n : rapport entre le nombre de pièges de chacune des modalités comparées).

Facteur bloqué : Décomposition	Facteur testé : Type Souches vs Grumes		
	n	F	P
D1	7/6	6.14	0.01
D2	5/5	4.22	<0.001
D3	6/5	2.56	<0.001

Pour les grumes, il n'y a pas de différence significative entre les stades D2 et D3 ; ces deux stades étant par ailleurs significativement différents du stade D1. Pour les souches, tous les stades de décomposition sont significativement différents les uns des autres (tableau XIV).

**Tableau XIV** : Résultats des tests NPMANOVA de l'effet du stade de décomposition sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques, pour chaque type de bois mort. Le test est réalisé entre les classes de décomposition considérées deux par deux (n : rapport entre le nombre de pièges de chacune des modalités comparées).

Facteur bloqué : Type	Facteur testé : Décomposition								
	D1 vs D2			D1 vs D3			D2 vs D3		
	n	F	P	n	F	P	n	F	P
Grumes	6/5	4.53	<0.001	6/5	4.91	<0.001	5/5	1.03	0.388
Souches	7/5	3.02	0.013	7/5	5.32	<0.001	6/5	1.95	0.006

L'ACCP confirme l'importance du type de bois mort et du stade de décomposition dans la composition des assemblages. Ces deux facteurs introduits dans l'ACCP expliquent près de 27% de l'inertie totale observée et sont tous les deux significatifs (Tableau XV).

**Tableau XV** : Tests par permutations (n=199) de l'effet des variables indépendantes (diamètre et stade de décompositions) utilisées dans le modèle de l'ACCP.

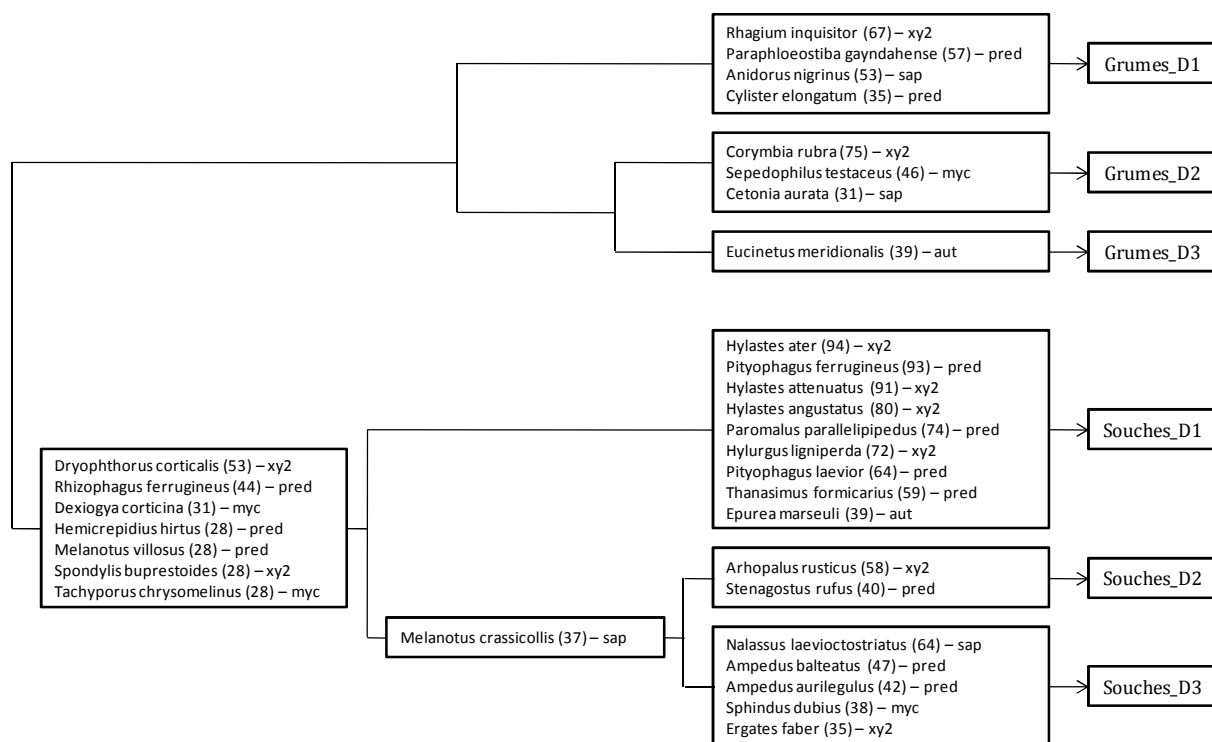
Facteur	ddl	Variance	% Var. tot.	F	P (>F)
Type	1	71.91	12.0	4.91	0.005
Décomposition	2	88.47	14.8	3.02	0.005
Résidus	30	439.2	73.3		

Sur 44 espèces testées par la méthode IndVal (toutes les espèces représentées par plus de 5 individus), 31 sont indicatrices dans la typologie « complète » à 6 classes (Figure 14). Vingt-quatre espèces sont significativement associées aux souches contre 7 pour les grumes. Treize espèces sont associées au stade décomposition D1 contre respectivement 5 et 6 pour les stades D2 et D3. Les espèces indicatrices du stade D1 sont essentiellement des xylophages secondaires (*Rhagium inquisitor*, *Hylastes attenuatus*, *H. angustatus*, *H. ater*, *Hylurgus ligniperda*) ou des prédateurs (*Paraphloeostiba gayndahense*, *Cylsiter elongatum*, *Pityophagus ferrugineus*, *P. laevior*, *Paromalus parallelipedus*).



On observe une plus grande diversité de groupes trophiques parmi les espèces indicatrices des stades D2 et D3. Les espèces xylophages secondaires associées aux bois mort dégradés (D2 ou D3) sont pour la plupart de taille plus importante que celles associées au bois mort frais. C'est le cas par exemple de *Corymbia rubra*, *Arhopalus rusticus* et *Ergates faber* dont les larves ont une longueur comprise entre 20 et 80 mm, contre moins de 10 mm pour *Dryophthorus corticalis*, *Hylurgus ligniperda* ou *Hylastes spp.* Le même constat peut être établi pour les espèces saproxylophages.

Toutes les espèces associées aux grumes sont indicatrices de l'un des 3 stades de décomposition. En revanche 7 espèces indicatrices des souches semblent plus généralistes car elles ne sont associées à aucun stade particulier.

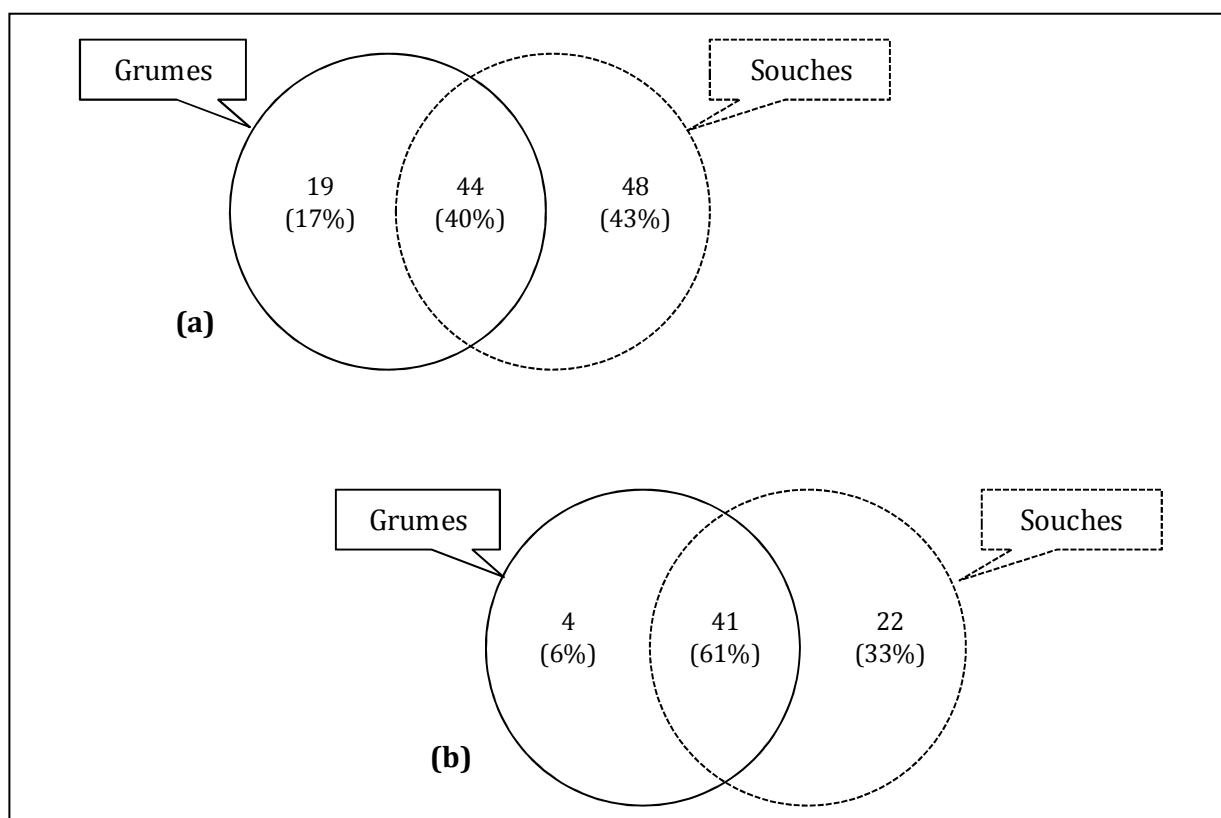


**Figure 14 :** Espèces indicatrices pour une typologie correspondant au plan factoriel expérimental combinant 3 stades de décomposition (D1 : frais, D2 : faiblement dégradé et D3 : très dégradé) et 2 types (Grumes et souches). Seules les espèces dont la valeur de l'indice IndVal est supérieure à 25 et significative ( $P > 0.05$ , 250 permutations) sont figurées. Le groupe trophique de chaque espèce est indiqué par l'une des abréviations suivantes : xy2 : xylophage secondaire, pred : prédateur, myc : mycophage, sap : saproxylophage aut : autre.

### 5.3. Complémentarité des assemblages

Les diagrammes de Venn illustrent la complémentarité des assemblages associés aux souches et aux grumes comme ceux associés aux différents stades de décomposition (Figures 15 et 16).

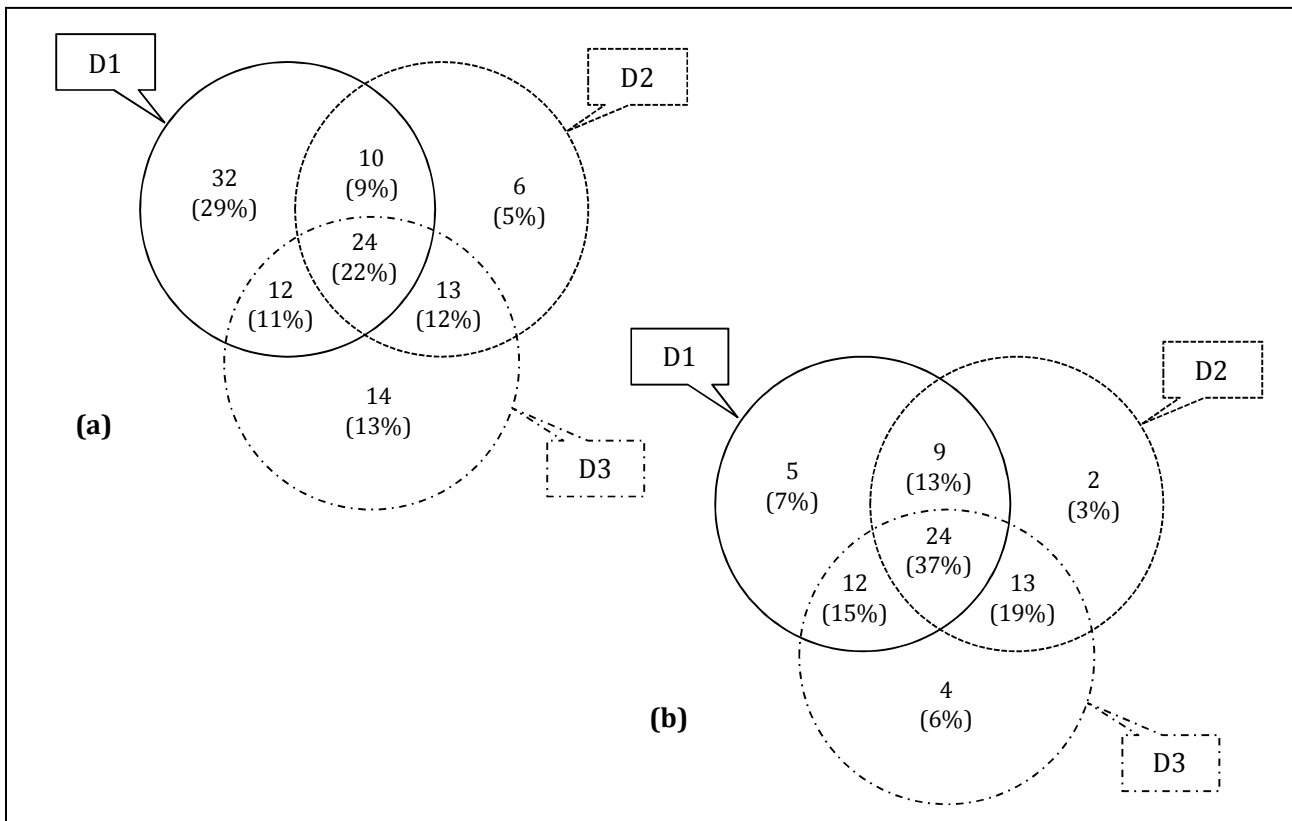
Les souches présentent la plus forte contribution spécifique avec 43% des espèces qui n'ont été observées que dans ce type de bois mort, contre 17% pour les grumes (Figure 15a). Au total, 83% des espèces ont été observées dans des souches. Cette proportion s'élève à 94% lorsque l'on ne considère pas les singletons et les doubletons (Figure 15b).



**Figure 15** : Diagrammes de Venn présentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les types de bois mort en considérant toutes les espèces (a) ou en excluant les espèces singletons et doubletons (b).

En ce qui concerne les stades de décomposition, on constate un plus fort recouvrement de leurs assemblages (Figure 16). Le stade D1 présente la plus forte contribution avec 29% d'espèces qui n'ont pas été observées dans d'autre stade, et 80% de la richesse spécifique totale. Lorsque l'on ne prend pas en compte les singletons et les doubletons, la contribution propre de chaque stade est fortement réduite, notamment pour le stade D1 qui passe de 32 à 5 espèces (soit de 29% à 7%). Moins d'une espèce sur trois a été observée dans les trois stades de décomposition (à l'intersection des 3 cercles). Parmi ces espèces « généralistes », on trouve tous les groupes trophiques.

Les listes des espèces des différents assemblages, avec leurs effectifs et leur groupe trophique, sont présentées en annexe 2 de ce chapitre.



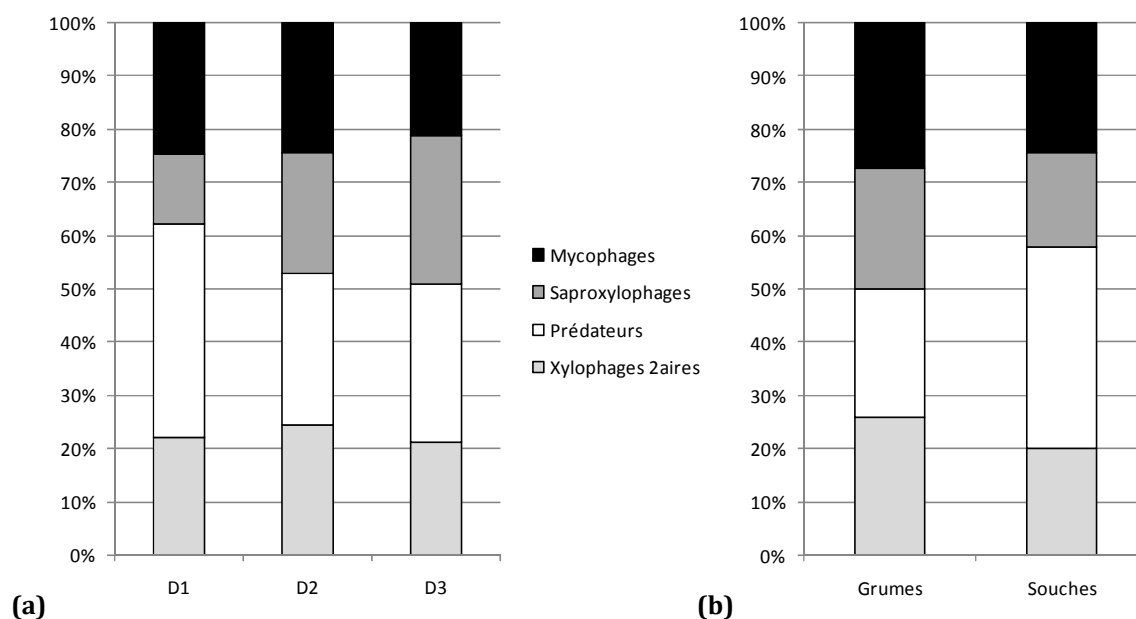
**Figure 16 :** Diagrammes de Venn présentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les stades de décomposition en considérant toutes les espèces (a) ou en excluant les espèces singletons et doubletons (b).

#### 5.4. Profils trophiques

La proportion d'espèces de chaque groupe trophique n'est pas significativement influencée par le type de bois mort ou le stade de décomposition (Tableau XVI) bien que les espèces saproxylophages soient plus représentées dans les stades D2+D3 et inversement pour les espèces prédatrices (Figure 17a). Ce dernier groupe trophique est également proportionnellement mieux représenté dans les souches que dans les grumes (Figure 17b).

**Tableau XVI :** Effet du type ou du stade de décomposition sur la proportion d'espèces appartenant aux quatre principaux groupes trophiques.

Groupes trophiques	Type		Décomposition	
	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
Xylophages secondaires	0.71	0.399	0.18	0.913
Prédateurs	3.10	0.078	2.66	0.265
Saproxylophages	0.53	0.465	4.86	0.088
Mycophages	0.17	0.680	0.25	0.082



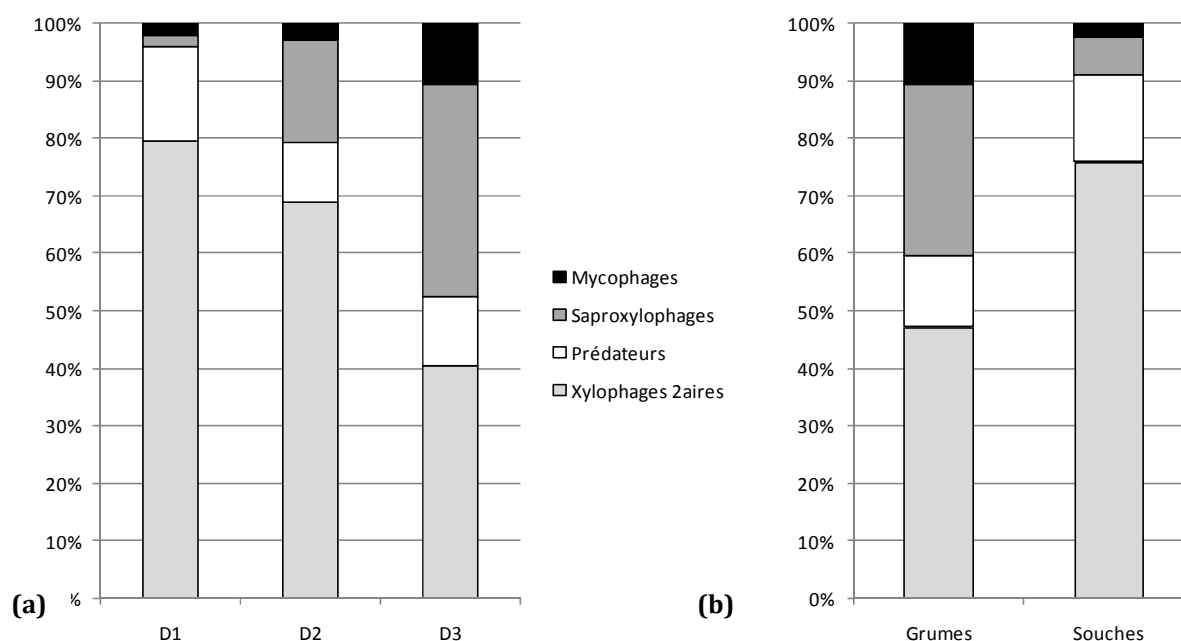
**Figure 17 :** Répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les groupes trophiques en fonction (a) du stade de décomposition et (b) du type (grumes ou souches).

La répartition de l'abondance totale des Coléoptères saproxyliques entre les groupes trophiques est fortement et significativement influencée par le type de bois mort et le stade de décomposition (Tableau XVII). Les souches présentent une plus forte proportion d'individus xylophages (75% contre 45% pour les grumes) tandis que les grumes abritent une plus forte proportion d'individus mycophages et saproxylophages (respectivement 10% et 30% contre 3% et 7% pour les souches) (Figure 18a).

**Tableau XVII :** Effet du type ou du stade de décomposition sur la proportion d'individus appartenant aux quatre principaux groupes trophiques. La comparaison des groupes est réalisée par la procédure de Montescuilo.

Groupes trophiques	Type		Décomposition		
	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	groupes
Xylophages secondaires	168.93	<0.001	317.29	<0.001	D1 $\neq$ D2 $\neq$ D3
Prédateurs	2.17	0.141	17.44	0.001	D1 $\neq$ D2 et D3; D2=D3
Saproxylophages	248.47	<0.001	624.03	<0.001	D1 $\neq$ D2 $\neq$ D3
Mycophages	81.08	<0.001	90.26	<0.001	D3 $\neq$ D1 et D2; D1=D2

La proportion d'individus xylophages secondaire décroît au cours du processus de décomposition en passant de près de 80% de l'abondance totale au stade D1 à environ 40% au stade D3 (Figure 18b). Les mycophages et les saproxylophages montrent une tendance inverse, passant respectivement de 3% à 10% et de 2% à près de 40% de l'abondance totale entre les stades D1 et D3 (Figure 18b).



**Figure 18** : Répartition de l'abondance totale des Coléoptères saproxyliques entre les groupes trophiques en fonction (a) du stade de décomposition et (b) du type (grumes ou souches).

Les principaux résultats qui se dégagent de l'analyse des pièces de bois mort de gros diamètre (souches et grumes) sont repris dans le tableau XVIII.

**Tableau XVIII** : Résumé des effets du type (souche vs grume) et du stade de décomposition des pièces de bois mort de gros diamètre (>20cm) sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques.

Facteurs	Modalités	Contribution à la RS <sup>(1)</sup>	Nombre d'espèces indicatrices (IndVal)	% d'espèces "spécialistes" (Venn) <sup>(2)</sup>	Groupes trophiques <sup>(3)</sup>
Stade de décomposition	D1	72%	13	7%	80% xy2, 15% pred
	D2	72%	5	3%	70% xy2, 15% sapro
	D3	87%	6	6%	40%xy2, 40% sapro
Type	Souches	94%	24	33%	75% xy2, 15% pred
	Grumes	67%	8	6%	45% xy2, 30% sapro

(1) RS : Richesse Spécifique totale du sous-jeu de données grumes et branches au sol.

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

(3) proportion de l'abondance des groupes dominants (xy2 : xylophages secondaires, pred : prédateurs, sapro : saproxylophages).

## 6. Comparaison des richesses spécifiques et des assemblages de Coléoptères saproxyliques associés aux branches mortes au sol ou dans le houppier

### 6.1. Descripteurs cardinaux des assemblages

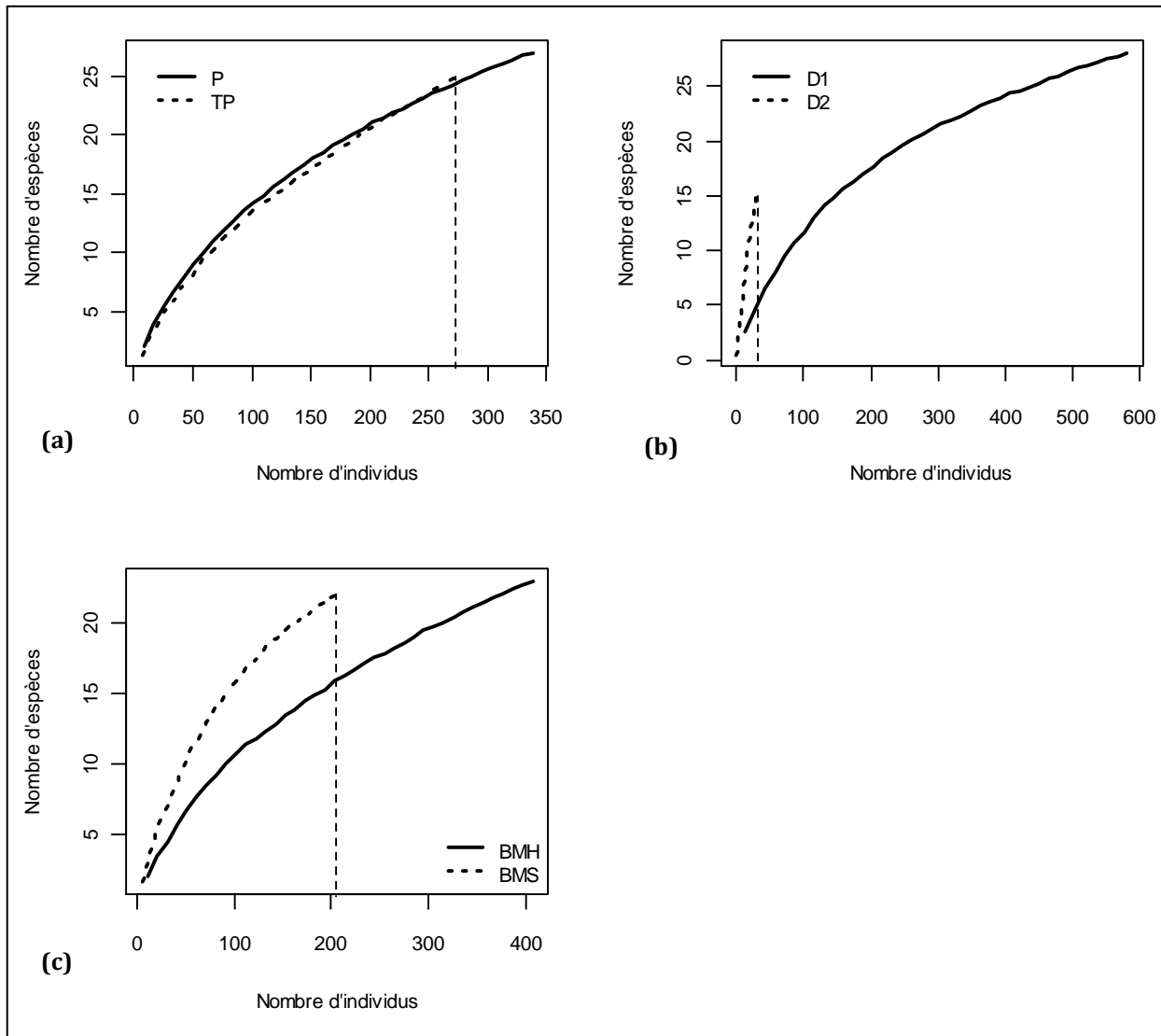
L'analyse porte sur un jeu de données constitué par 51 pièges à émergence non «vides » (Tableau XIX). Sur 723 Coléoptères saproxyliques échantillonnés, 611 individus ont pu être déterminés à l'espèce, soit un total de 39 espèces dont 11 singletons. Parmi celles-ci, on notera la présence de *Wanachia trigutta* et *Aulonium ruficorne* comme seules espèces réputées rares (Brustel, 2001). Quinze espèces n'ont été observées que dans ce jeu de données soit près de 10% de la richesse spécifique totale.

**Tableau XIX** : Plan d'échantillonnage avec uniquement les pièges à émergence dans lesquels au moins un Coléoptère saproxylique a été observé : combinaison de 2 positions (BMH : bois mort dans le houppier, BMS : bois mort au sol) par 2 classes de diamètre (TP : 1-2.5 cm, et P : 3-5 cm) par 2 stades de décomposition (D1 et D2).

Position	P		TP		Total
	D1	D2	D1	D2	
BMH	10	5	10	3	30
BMS	10	1	9	3	23
Total	20	6	19	6	51

Les deux courbes de richesse spécifique cumulée liées aux classes de diamètre montrent un même patron d'accumulation tandis que celles liées aux stades de décomposition sont très différentes (Figure 19). Pour le stade D1, on constate un infléchissement de la courbe, contrairement au stade D2, dont la courbe quasi rectiligne traduit le faible niveau d'échantillonnage de ce stade. Le point d'infléchissement de la courbe pour les BMH se situe plus bas que celui de la courbe des BMS.

Le plateau asymptotique n'étant atteint dans aucun cas, la comparaison de la richesse cumulée est basée sur des interpolations : la taille du plus petit échantillon est de n=263 individus pour le diamètre (classe «TP »), n=31 individus pour le stade de décomposition (stade D2) et n=204 pour la position (BMS).



**Figure 19** : Courbe de la richesse spécifique cumulée en Coléoptères saproxyliques en fonction du diamètre (a), du stade de décomposition (b), ou de la position des branches (BMH : bois mort dans le houppier, BMS : bois mort au sol) (c). Moyennes estimée à partir de 100 itérations d'un tirage aléatoire sans remise. La ligne verticale en pointillée indique le plus petit effort d'échantillonnage (en termes de nombre d'individus).

Pour chacun des trois facteurs, il n'y a pas de différence significative entre les richesses spécifiques estimées (Tableau XX).

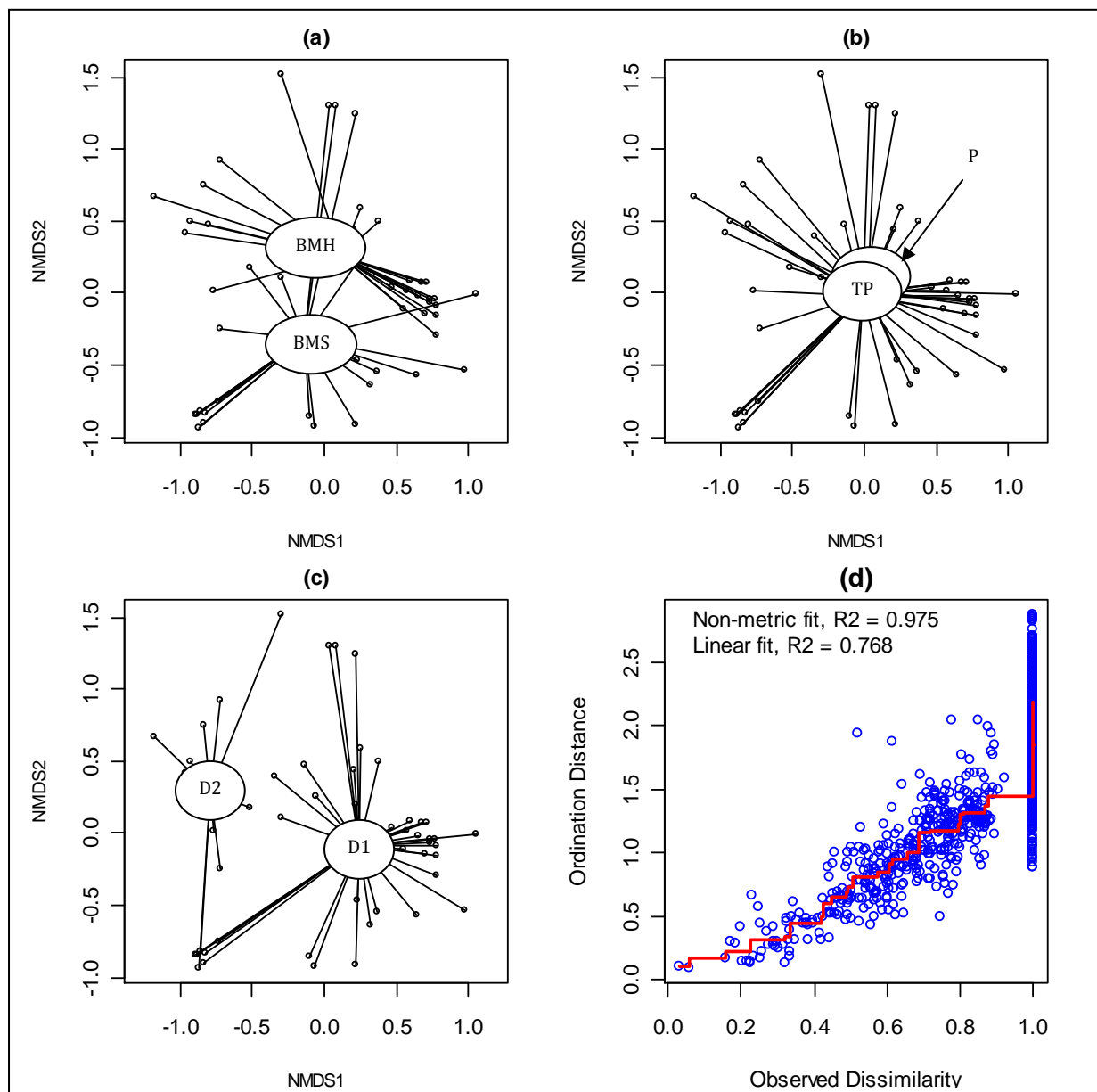
**Tableau XX** : Comparaison, par interpolation, de la richesse spécifique cumulée ( $RS_{cum}$ ) entre les classes de diamètres, entre les stades de décomposition et entre les positions des branches. Les valeurs présentées sont celles estimées pour un effort d'échantillonnage comparable (en termes de nombre d'individus,  $n$ . Ce nombre  $n$  est variable car les calculs de raréfaction sont basés sur des tirages aléatoires de pièges et non d'individus). 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	RScum	IC 95%	Groupes
Diamètre	P	262	21	17-25	a
	TP	263	18	12-24	a
Décomposition	D1	38	10	7-13	a
	D2	31	10	5-15	a
Position	BMH	195	15	11-20	a
	BMS	204	19	15-23	a

## 6.2. Composition des assemblages

L'ordination NMDS de la matrice espèces-relevés semble relativement bonne avec une valeur de stress de 0.16 (Figure 20). Le diagramme de Shepard permet de constater qu'une dizaine de distances entre relevés sont très mal représentées (Figure 20d).

Les types de branches et les stades de décomposition se différencient nettement sur les diagrammes d'ordination (Figures 20a et 20c) contrairement aux deux classes de diamètre (Figure 20b). Seuls les deux premiers facteurs sont par ailleurs significativement corrélés avec les scores des échantillons dans l'espace réduit à quatre dimensions ( $r^2=0.16$ ,  $P<0.001$  pour les stades de décomposition et  $r^2=0.09$ ,  $P<0.001$  pour les types). Pour les diamètres, la corrélation est presque nulle ( $r^2=0.01$ ) et non-significative ( $P=0.758$ ).



**Figure 20** : Projection des pièges dans les plans factoriels de l'ordination NMDS ( $k=4$ , stress= 0.10) avec identification des groupes associés au facteur strate (a), diamètre (b) et stade de décomposition (c). Le choix de présentation des plans factoriels parmi les différentes combinaisons possibles repose sur la meilleure discrimination possible des groupes. Diagramme de Shepard (d) : projection des valeurs de distance calculées en fonction des valeurs de distance observées (la ligne continue représente la ligne de régression). (BMH : bois mort dans le houppier, BMS : bois mort au sol, TP : diamètre de 1 à 2,5cm, P : diamètre de 3 à 5cm).



Les tests NPMANOVA confirment ces résultats puisque le stade de décomposition ( $F=5.29$ ,  $P<0.001$ ) et la strate ( $F=5.65$ ,  $P<0.001$ ) ont un effet significatif sur la composition des assemblages. Il y a une interaction significative de ces deux facteurs ( $F=2.12$ ,  $P=0.014$ ). En revanche, le diamètre n'a pas d'effet significatif sur la composition des assemblages ( $F=1.14$ ,  $P=0.303$ ).

Lorsque l'on considère indépendamment chaque stade de décomposition, dans les deux cas, les assemblages associés aux BMH sont significativement différents de ceux associés aux BMS (Tableau XXI).

**Tableau XXI** : Résultats des tests NPMANOVA de l'effet du type de branche sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques, pour chaque classe de décomposition (BMH : bois mort dans le houppier, BMS : bois mort au sol ; n : rapport entre le nombre de pièges de chacune des modalités comparées).

Facteur bloqué : Décomposition	Facteur testé : Position		
	BMH vs BMS		
	n	F	P
D1	20/19	6.49	<0.001
D2	8/4	1.82	<0.001

Lorsque l'on considère chaque type de branche indépendamment, une différence significative est observée entre les assemblages des stades de décomposition D1 et D2 pour les BMH (Tableau XXII). Pour les BMS, la différence entre ces deux stades n'est pas significative. La probabilité associée à la valeur F est cependant juste au-dessus de la valeur critique ( $P=0.055$ ).

**Tableau XXII** : Résultats des tests NPMANOVA de l'effet du stade de décomposition sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques, pour chaque type de branche (BMH : bois mort dans le houppier, BMS : bois mort au sol ; n : rapport entre le nombre de pièges de chacune des modalités comparées).

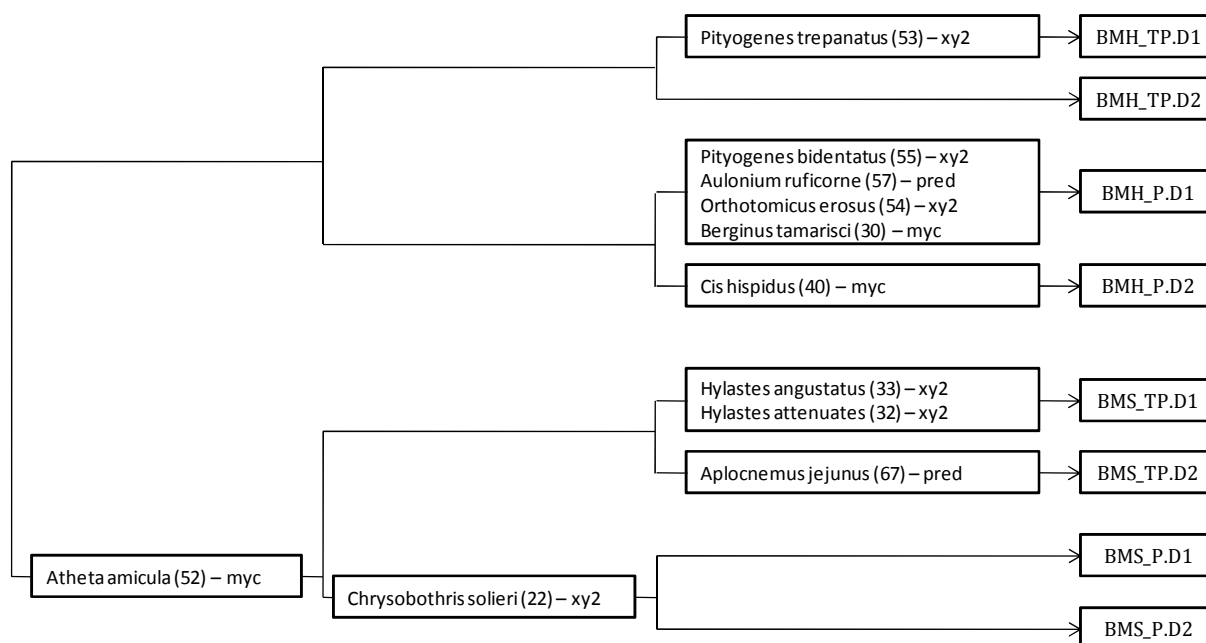
Facteur bloqué : Position	Facteur testé : Décomposition		
	D1 vs D2		
	n	F	P
BMS	19/4	1.75	0.055
BMH	20/8	5.97	<0.001

Les résultats de l'ACCP sont convergents avec ceux de l'ordination NMDS et des tests NPMANOVA. Des 3 facteurs intégrés dans le modèle, seul le diamètre n'a pas d'effet significatif (Tableau XXIII). La part de l'inertie contrainte est relativement faible, avec 7.6% pour la position et 6.7% pour le stade de décomposition.

**Tableau XXIII** : Tests par permutations ( $n=199$ ) des variables indépendantes utilisées dans le modèle de l'ACCP.

Facteur	ddl	Variance	% Var. tot.	F	P(>F)
Position	1	214.54	7.6	4.25	0.005
Décomposition	1	188.96	6.7	3.74	0.005
Diamètre	1	62.36	2.2	1.23	0.17
Résidus	47	2369.32	83.6		

Onze des 21 espèces analysées par la méthode IndVal sont indicatrices dans une typologie comprenant 8 groupes (Figure 21). Les espèces xylophages secondaires sont majoritaires (6 espèces) tandis qu'aucune espèce saproxylophage n'est ressortie comme indicatrice. Chaque type de branche présente des espèces indicatrices, exception faite des BMH de diamètre TP au stade D2 de décomposition.

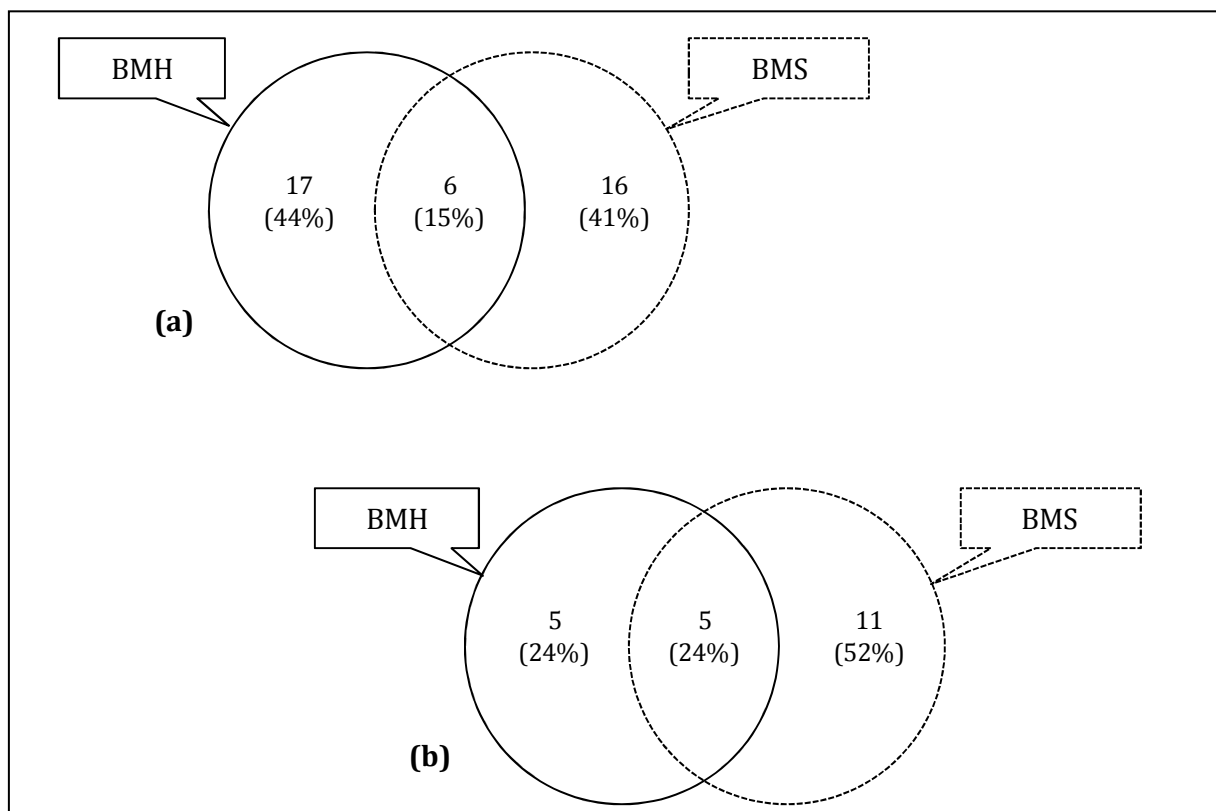


**Figure 21** : Espèces indicatrices pour une typologie correspondant au plan factoriel expérimental combinant 2 positions (BMH : bois mort dans houppier, BMS : bois mort au sol), 2 classes de diamètre (TP : 1-2.5cm, P : 3-5cm) et 2 stades de décomposition (D1 : frais et D2 : faiblement dégradé). Seules les espèces dont la valeur de l'indice IndVal est supérieure à 25 et significative ( $P < 0.005$ , 250 permutations) sont figurées. Le groupe trophique de chaque espèce est indiqué par l'une des abréviations suivantes : xy2 : xylophage secondaire, pred : prédateur, myc : mycophage.

Une espèce, *Atheta amicula*, ressort comme étant associée aux branches situées au sol, quelque soit leur diamètre ou leur stade de décomposition. Une autre espèce, *Chrysobothris solieri*, associée aux branches au sol présente une préférence pour le diamètre, mais pas le stade de décomposition. Il s'agit de la plus grosse des espèces parmi les 11 espèces indicatrices identifiées ; sa larve a une longueur d'environ 15mm tandis que les larves de toutes les autres espèces sont inférieures à 10mm.

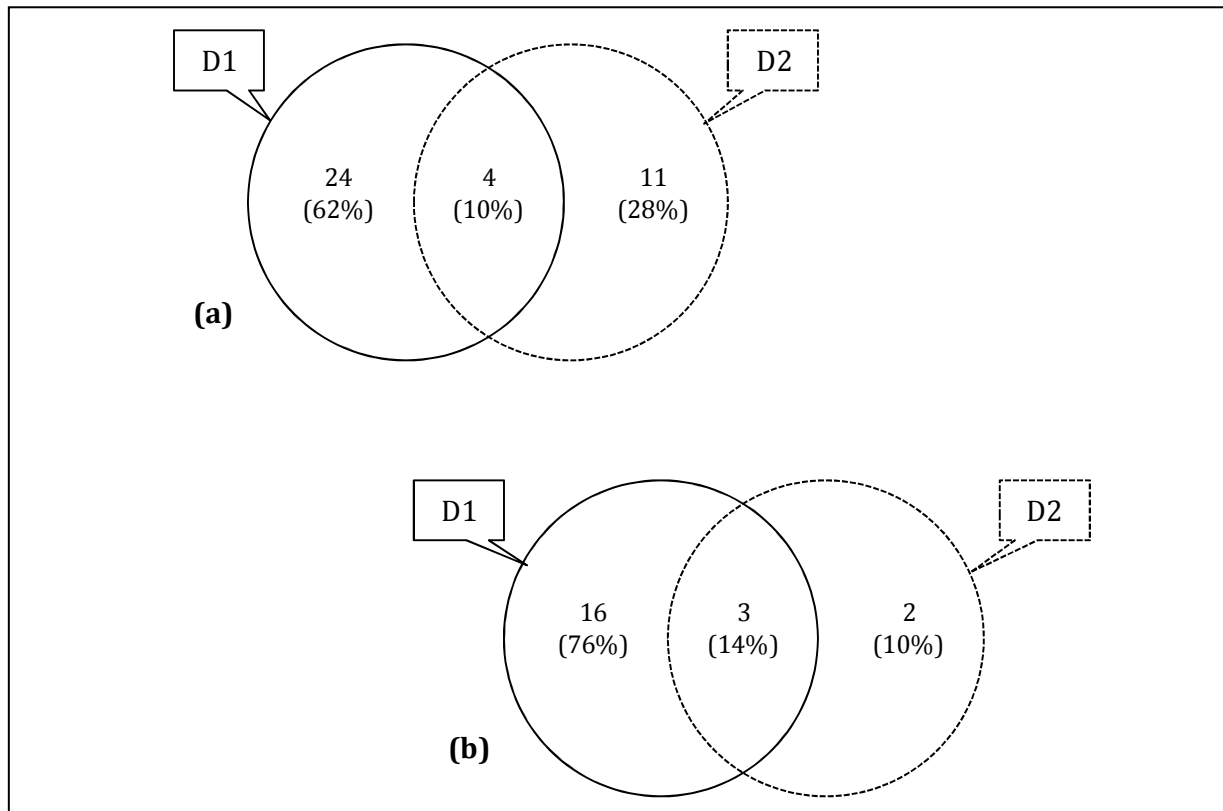
### 6.3. Complémentarité

Les diagrammes de Venn illustrent la complémentarité des assemblages associés aux strates ou aux stades de décomposition (Figures 22 et 23). Le diamètre n'ayant pas d'effet significatif sur la composition des assemblages, ce facteur n'a pas été analysé avec ce type de graphique. Lorsque l'on considère toutes les espèces, les contributions propres de chaque position à la richesse spécifique totale sont équivalentes (Figure 22a). En revanche, lorsque l'on exclu les singletons et les doubletons, les branches au sol sont celles qui ont la plus forte contribution (Figure 22b). Moins d'1 espèce sur 4 a été observée dans les deux positions (à l'intersection des deux cercles)



**Figure 22** : Diagrammes de Venn présentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les types de branches en considérant toutes les espèces (a) ou en excluant les espèces singletons et doubletons (b) (BMH : bois mort dans le houpplier, BMS : bois mort au sol).

Pour le facteur stade de décomposition, on observe un faible recouvrement des assemblages (Figure 23). Le stade D1 est celui qui présente la plus forte contribution spécifique. Lorsque l'on ne considère pas les singletons ou les doubletons, 90% des espèces ont été observées dans des branches au stade D1. Seulement 10 à 14% des espèces ont été observées dans les deux stades. Il y a une espèce mycophage (*Atheta amicula*), une espèce prédatrice (*Paraphloestiba gayndahense*) et deux espèces xylophages secondaires (*Hylastes attenuatus*, *Crypturgus numidicus*).



**Figure 23** : Diagrammes de Venn présentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques dans les branches, entre les stades de décomposition en considérant toutes les espèces (a) ou en excluant les espèces singletons et doubletons (b).

Les listes des espèces des différents assemblages, avec leurs effectifs et leur groupe trophique, sont présentées en annexe 3 de ce chapitre.

#### 6.4. Profils trophiques

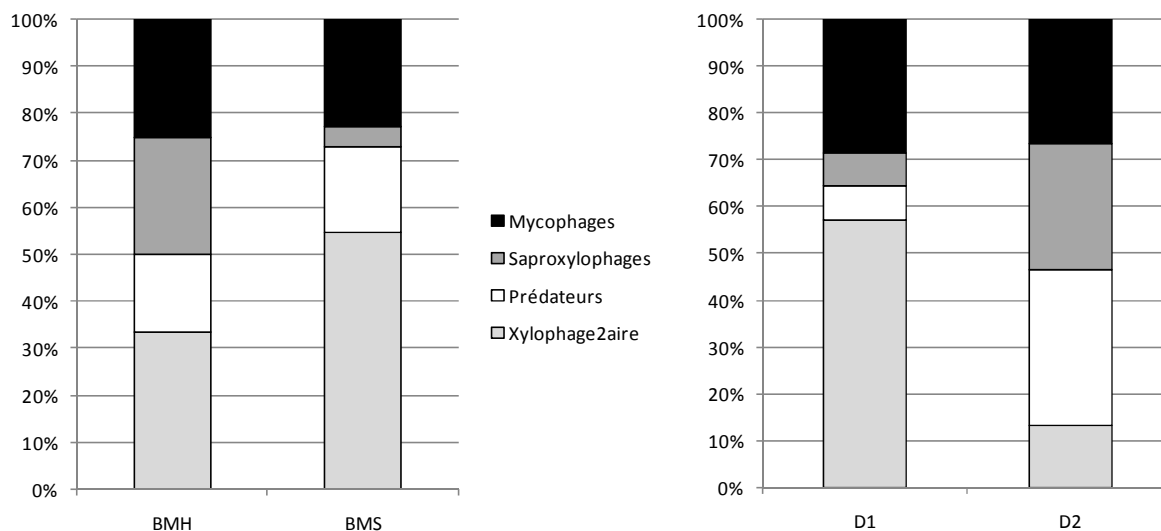
La position des branches et leur stade de décomposition ont une influence sur la proportion d'espèces de certains groupes trophiques. Seule la proportion d'espèces saproxylophages est significativement différente entre les deux modalités de chaque facteur (Tableau XXIV). Elle est plus importante dans le BMH et le stade de décomposition D2.

**Tableau XXIV** : Effet du type ou du stade de décomposition sur la proportion d'espèces appartenant aux quatre principaux groupes trophiques.

Groupes trophiques	Position		Décomposition	
	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
Xylophages secondaires	2.10	0.147	7.70	0.006
Prédateurs	0.02	0.892	4.92	0.027
Saproxylophages	3.72	0.054	3.10	0.078
Mycophages	0.03	0.857	0.02	0.894

Pour les xylophages secondaires et les prédateurs, leur proportion d'espèces n'est significativement influencée que par le stade de décomposition, mais de manière opposée (Figure 24).

Les espèces xylophages secondaires sont majoritaires dans le stade D1 contre 13% dans le stade D2. Les espèces prédatrices passent de moins de 10% à environ 30% de la richesse spécifique observée dans le stade D2.



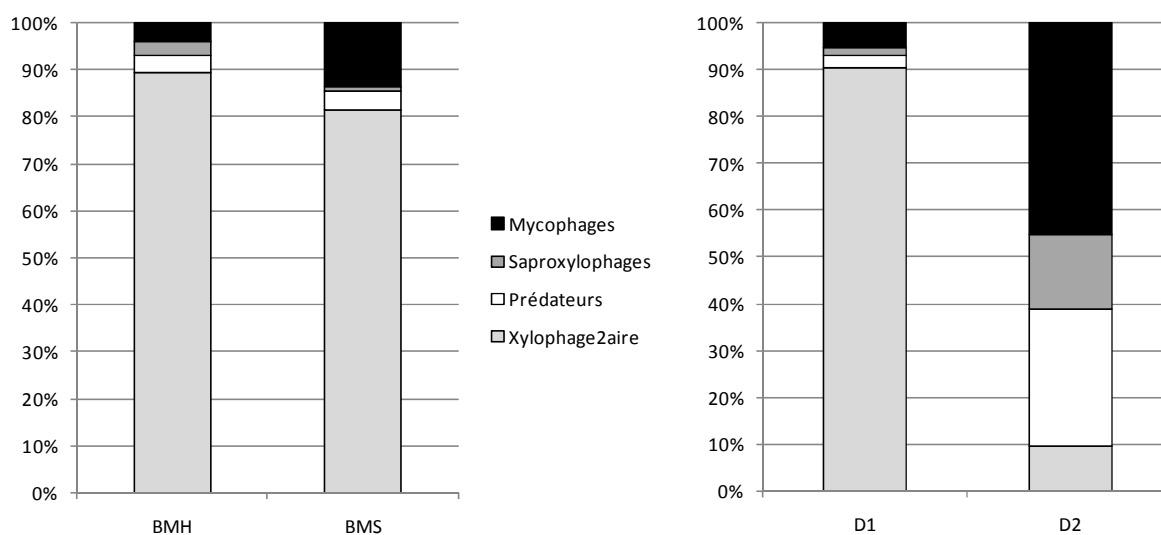
**Figure 24 :** Répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les quatre principaux groupes trophiques en fonction (a) du type (BMH : bois mort dans le houppier, BMS : bois mort au sol) et (b) du stade de décomposition (D1 : frais et D2 : faiblement dégradé).

La position des branches et leur stade de décomposition ont également un effet significatif sur la répartition des individus entre groupes trophiques (Tableau XXV). Seuls les xylophages secondaires et les mycophages sont significativement influencés par le premier facteur, tandis que tous les groupes trophiques sont influencés par le second.

**Tableau XXV :** Effet du type ou du stade de décomposition sur la proportion d'individus appartenant aux quatre principaux groupes trophiques.

Groupes trophiques	Position		Décomposition	
	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
Xylophages secondaires	8.12	0.004	168.36	<0.001
Prédateurs	0.06	0.810	56.23	<0.001
Saproxylophages	2.98	0.085	26.88	<0.001
Mycophages	21.27	<0.001	72.01	<0.001

Les individus xylophages secondaires sont très largement majoritaires quelque soit la position considérée, et dans le stade D1 (entre 82 et 90%) (Figure 25). Leur proportion descend à 10% dans le stade D2. Les mycophages sont proportionnellement plus abondants dans le BMS et le stade D2. Ce dernier stade présente une répartition des abondances plus équilibrée entre les 4 groupes trophiques que le stade D1 (Figure 25b) avec les saproxylophages et les prédateurs qui sont également en plus grande proportion comparativement au stade D1.



**Figure 25 :** Répartition de l'abondance totale des Coléoptères saproxyliques entre les quatre principaux groupes trophiques en fonction (a) du type (BMH : bois mort dans le houppier, BMS : bois mort au sol) et (b) du stade de décomposition (D1 : frais et D2 : faiblement dégradé).

Les principaux résultats qui se dégagent de l'analyse des branches sont résumés dans le tableau XXVI .

**Tableau XXVI :** Résumé des effets de la strate (dans le houppier ou au sol) et du stade de décomposition des branches sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques.

Facteurs	Modalités	Contribution à la RS <sup>(1)</sup>	Nombre d'espèces indicatrices (IndVal)	% d'espèces "spécialistes" (Venn) <sup>(2)</sup>	Groupes trophiques <sup>(3)</sup>
Stade de décomposition	D1	90%	6	76%	90% xy2, 5% myc
	D2	24%	2	10%	45% myc, 30% pred
Strate	BMS	76%	5	52%	80% xy2, 15% myc
	BMH	48%	6	24%	90% xy2, 5% myc

(1) RS : Richesse Spécifique totale du sous-jeu de données grumes et branches au sol.

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

(3) proportion de l'abondance des groupes dominants (xy2 : xylophages secondaires, pred : prédateurs, myc : mycophages).

## 7. Comparaison des assemblages de Coléoptères saproxyliques associés aux grumes, aux souches de gros diamètre et aux chandelles

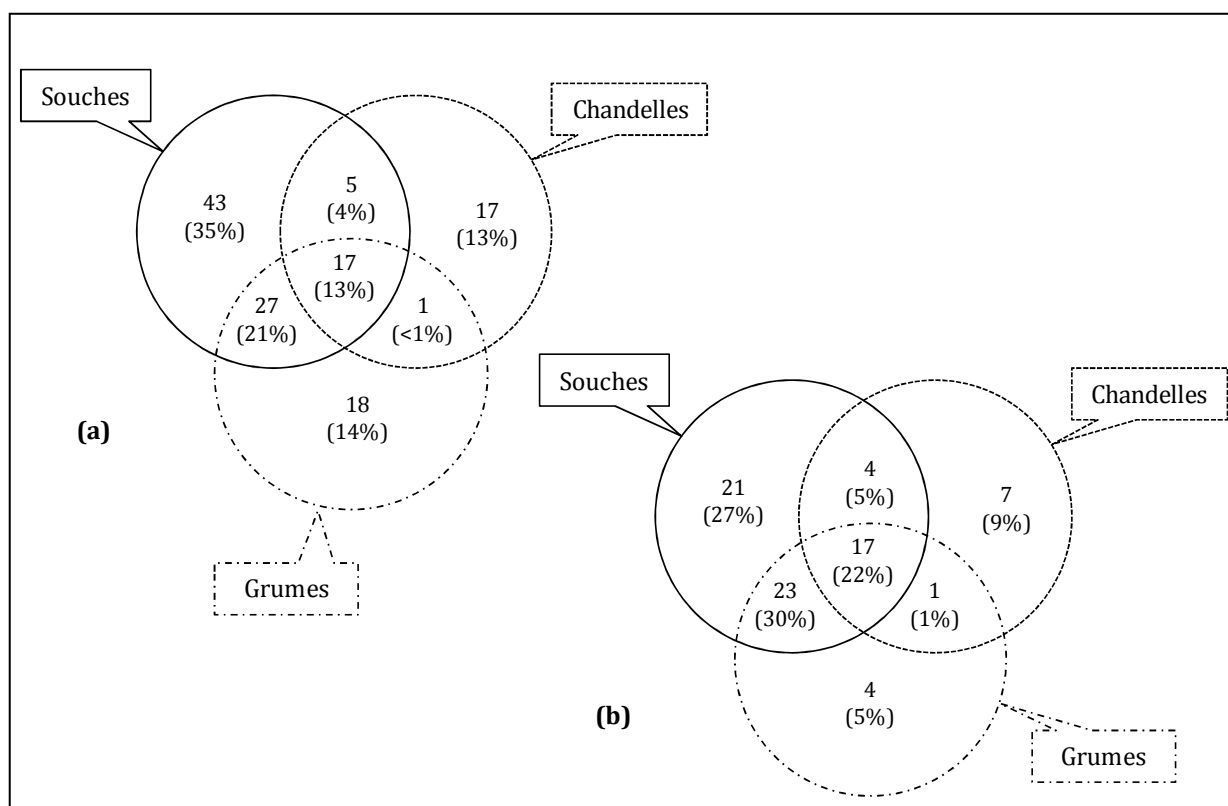
L'analyse porte sur un jeu de données constitué par 49 pièges à émergence. Sur 10915 Coléoptères saproxyliques, 9146 individus ont pu être déterminés jusqu'à l'espèce, soit un total de 127 espèces, dont 39 singletons et 11 doubletons.

Sur l'ensemble du jeu de données émergence, 77 espèces n'ont été observées que dans ces pièces de gros diamètre; soit presque 50 % de la richesse spécifique totale. Une seule espèce réputée rare d'après Brustel (2001) a été observée dans les chandelles: *Aulonium ruficorne*. Cette espèce n'est pas exclusive de ce type puisqu'elle a également été observée dans les souches (1 individu) et les grumes (2 individus). Son abondance est cependant très fortement supérieure dans les chandelles (1377 individus).

C'est également le cas de deux espèces de scolytes – *Orthotomicus erosus* (2786 individus dans les chandelles contre 2 dans les souches et 3 dans les grumes) et *Ips sexdentatus* (101 individus dans les chandelles contre 1 dans les souches et 3 dans les grumes) – et d'une espèce commensale *Corticus pini* (666 individus dans les chandelles contre 1 dans les souches et 3 dans les grumes).

A l'inverse, parmi les espèces présentes dans les trois types, plusieurs sont plus abondantes dans les souches, notamment *Hylastes attenuatus*, *Paromalus parallelipedus*, *Nalassus laevioctostriatus*, *Hylastes ater*, ou *Dexiogyia corticina* tandis qu'une seule espèce est plus abondante dans les grumes (*Sepedophilus testaceus*).

La complémentarité des assemblages est illustrée par deux diagrammes de Venn (Figure 26).



**Figure 26** : Diagrammes de Venn présentant la répartition de la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques entre les grumes, les souches et les chandelles en considérant toutes les espèces (a) ou en excluant les espèces singletons et doubletons (b).

Avec plus du double d'espèces propres par rapport aux chandelles ou aux grumes, les souches ont la contribution spécifique la plus élevée (Figure 26a). Au total, près de 71% des espèces ont été observées dans ce type de bois mort. Lorsque l'on ne considère pas les espèces rares, la contribution spécifique des grumes et des chandelles est encore moins importante comparativement aux souches (Figure 26b).

La liste des espèces, avec leurs effectifs et leur groupe trophique, est présentée en annexe 4 de ce chapitre. Parmi les espèces uniquement observée dans les chandelles, on notera la présence de 3 xylophages secondaire (*Acanthocinus griseus*, *Anthaxia sepulchralis* et *Phaenops cyanea*), de 3 prédateurs (*Nudobius collaris*, *Plegaderus saucius* et *Scydmaenus perrisi*), de 4 mycophages (*Corticaria obscura*, *Leptusa fumida*, *Phloeopora nitidiventris* et *Placusa complanata*) et de 2 saproxylophages (*Ptinus sexpunctata*, *Uleiota planata*).

## **8. Discussion**

### *8.1. Effet du diamètre*

La richesse spécifique des pièces de bois mort au sol de plus de 3 cm de diamètre est près de 2 à 3 fois supérieure à celle estimée pour les pièces de diamètre compris entre 1 et 2.5 cm. La classe de diamètre M (diamètre compris en 10 et 15 cm) présente la richesse spécifique estimée la plus élevée, mais n'est pas significativement différente de celle observée dans les classes P (diamètre compris entre 3 et 5 cm) et G (diamètre supérieur à 20cm). Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus par d'autres auteurs pour qui les diamètres « intermédiaires » sont les plus riches (Kappes et Topp, 2004 ; Schiegg, 2001) ou ceux qui abritent les plus fortes densités pour certaines espèces (Lindhe *et al.*, 2005).

Dans une perspective de conservation la biodiversité saproxylique, les pièces de bois mort de petite dimension, plus pauvres en espèces mais hébergeant des espèces spécifiques, sont donc à prendre elles aussi en considération. L'analyse de la composition des assemblages fait ressortir une dichotomie entre les grumes (diamètres G et M) et les branches (diamètres P et TP) avec des espèces propres pour chaque catégorie. Sur 15 espèces qui n'ont été observées que dans des branches, 3 ont été identifiées comme indicatrices de ces pièces de petits diamètres : *Pityogenes bidentatus*, *Chrysanthia viridissima* et *Atheta amicula*. Parmi celles-ci seule *Pityogenes bidentatus* est à la fois significativement et exclusivement associée aux branches. Le Diagramme de Venn fait ressortir une proportion d'espèce spécifique des branches qui s'élève à 13% lorsque l'on considère toutes les espèces, soit onze espèces dont 6 sont des singletons ou des doubletons. Parmi ces espèces, on notera cependant qu'*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.

En ce qui concerne les assemblages associés aux grumes, bien que leurs compositions ne soient pas significativement différentes entre les classes M et G (tests NPMANOVA), 10 espèces sont indicatrices des plus grosses grumes (G, diamètre > 20cm) et 5 sont indicatrices des petites grumes (M, diamètre = 10-15cm). Au total, le nombre d'espèces observées uniquement dans des pièces de gros diamètre (souches et chandelles incluses) s'élève à 84, dont 35 sont significativement associées à cette classe de diamètre. Il semble donc exister un seuil de diamètre, situé entre 5 et 10 cm, permettant de séparer deux grands types d'assemblages. Ceci pourrait expliquer pourquoi plusieurs auteurs n'ont observé qu'un faible effet du diamètre lorsque celui variait de 10 à 80 cm (Jonsell *et al.* 2007).



L'influence du diamètre sur la composition des assemblages peut être liée à différents phénomènes biologiques.

La quantité de ressource disponible, corrélée avec le diamètre, peut constituer un premier facteur limitant pour l'installation des espèces les plus grosses comme *Ergates faber*, *Prionus coriarius* ou *Arhopalus rusticus*. C'est également probablement le cas de certains prédateurs tels que les *Ampedus spp.* (Leseigneur, 1972) dont le développement est conditionné par la présence de proies en quantité suffisante.

On notera toutefois que la plus grosse espèce, *Ergates faber* est significativement associée à la classe de diamètre M lorsque l'on ne considère que les grumes et les branches au sol. Cela laisse supposer une certaine plasticité des espèces et que les pièces de diamètre « intermédiaire » peuvent éventuellement suffire au maintien des assemblages associés aux plus gros diamètres. Toutefois, certaines espèces comme *Hymenophorus doublieri* qui n'a été observée que dans des grosses grumes ou des souches sont connues pour fréquenter exclusivement les pièces de gros diamètre (Brustel, com. pers.). A l'inverse, toutes les espèces « indicatrices » des branches, au sol ou dans le houppier, ont des larves de longueur inférieure à 10 mm, à l'exception de *Chrysanthia viridissima* et de *Chrysobotris solieri* dont la larve peut atteindre 15 mm.

Les différences de composition entre les assemblages associés aux branches et ceux associés aux grumes peuvent également s'expliquer par des différences qualitatives au niveau de la ressource. La proportion de phloème est en effet plus importante dans les branches, ce qui expliquerait notamment la plus forte proportion de xylophages secondaires observée. Les branches sont par ailleurs pratiquement dépourvues de bois de cœur. Celui-ci constitue un milieu particulier dont la décomposition est fortement dépendante des champignons spécialisés qui le colonisent pour produire ce qui est appelé des "caries" (Heilmann-Clausen et Christensen, 2004).

On distingue classiquement au moins trois catégories de caries : la carie rouge (ou cubique), la carie molle et l'ensemble des caries blanches (ou fibreuse). Les différences de conditions microclimatiques et de nature physico-chimique du bois dégradé qui résultent des différentes « voies » de décomposition associées à ces différentes caries semblent déterminantes pour expliquer des différences de composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques (Wallace, 1953 ; Speight, 1989 ; Dajoz, 1998 ; Brustel, 2004).

L'épaisseur de l'écorce augmente en général avec le diamètre des branches et du tronc. Or la présence d'une écorce suffisamment épaisse constitue une condition indispensable au développement de nombreuses espèces sous-corticales telles que *Rhagium inquisitor*, *Chrysobotris solieri* ou *Melanotus crassicolis*, qui trouvent leur nourriture à l'interface entre l'écorce plus ou moins déhiscente et l'aubier. L'épaisseur de l'écorce est déterminante pour *Rhagium inquisitor* qui semble préférer les parties du tronc présentant une fissuration accentuée du rhytidome (Raoul de Pontivy, 1979). A l'inverse, *Pityogenes bidentatus*, identifiée comme indicatrice des branches, est connue pour préférer les écorces fines (de Laclos *et al.*, 2003). Bakke (1968), cité par Sauvard (2004), a observé une corrélation entre la distribution des attaques de certains scolytes et l'épaisseur de l'écorce, avec notamment une quasi-ségrégation entre *Ips sexdentatus* (associé aux écorces les plus épaisses) et *Ips acuminatus* (associé aux écorces les plus fines).

Les pièces de gros diamètre présentent probablement une inertie plus élevée en termes de dessiccation offrant ainsi un milieu plus hétérogène, propices à la cohabitation d'espèces associées aux substrats humides et d'autres associées aux substrats plus secs, comme le suggèrent Bader *et al.* (1995) pour les champignons.

Bouhot *et al.* (1988) ont ainsi observé des différences de distribution des certaines espèces de scolytes entre la partie supérieure et la partie inférieure de grumes de Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*).

Selon Schroeder *et al.* (1999), des différences dans le processus de décomposition entre les pièces de petits et de gros diamètre se traduisant par des différences d'émission de composés olfactifs pourraient expliquer certains patrons observés. Cette hypothèse a été émise pour expliquer la relation négative entre le diamètre et le nombre d'attaques de deux espèces de scolytes (*Hylurgos palliatus* et *Trypodendron lineatum*) qui sont fortement attirés par l'éthanol issu de la dégradation du bois (Moeck, 1970; Schroeder, 1988) et qui colonisent les arbres mort depuis un certain temps (Balachowski, 1949).

Nous n'avons pas trouvé de référence concernant la variation de diffusion d'éthanol entre les différentes parties d'un arbre (souche, tronc, branches). En revanche, Kleinhentz *et al.* (1999) ont mis en évidence des différences de profil terpénique entre différents tissus et différentes parties de l'arbre pour *Pinus pinaster*, ce qui suggère que la composition du bouquet odorant peut varier avec les différents types de bois.

Enfin, la décomposition d'une branche étant plus rapide que celles d'une grume (Brown *et al.*, 1996; Montes et Canellas, 2006; Vanderwel *et al.*, 2006b), cette dernière constitue un habitat plus longévif propice au développement de successions d'espèces plus complexes.

Tous ces éléments confortent l'hypothèse d'un non-emboîtement des assemblages entre pièces de petits et gros diamètres et donc de leur complémentarité. On ne peut pas envisager de substitution entre les pièces de bois mort au sol de gros ou de petits diamètres. La conservation des assemblages de Coléoptères saproxyliques impliquent d'assurer la présence de tout un gradient de diamètres.

En hébergeant environ 25% des espèces inventoriées, les branches qui constituent une ressource en bois mort largement répandue dans le massif des Landes de Gascognes (Chapitre III), peuvent représenter la seule ressource disponible pour certaines espèces. Les grumes, notamment de diamètre supérieur à 20 cm sont en effet beaucoup plus rares.

Les mesures de bois mort dans les plantations de pin maritime, notamment pour renseigner l'indicateur « bois mort », peuvent également faire l'objet de quelques recommandations. L'absence de différence significative entre les assemblages associés aux diamètres TP et P permet de penser qu'il n'est pas opportun de distinguer ces deux classes de diamètre lors des inventaires du bois mort. En revanche, la distinction entre petites et grosses grumes reste pertinente compte-tenu de l'importance des grumes de diamètre supérieur à 20 cm pour de nombreuses espèces. L'inventaire d'une large gamme de diamètres, y compris inférieur à 10 cm, permettra d'apprécier les variations du stock de bois mort liées aux évolutions sylvicoles pressenties telles que la réduction de la durée du cycle sylvicole ou de l'exploitation des résidus de récolte pour la production d'énergie.

## 8.2. Effet du stade de décomposition

Le stade de décomposition a un effet significatif sur la richesse spécifique, mais les patrons observés sont différents selon le type considéré. Pour les souches, c'est le stade le plus dégradé qui a la richesse cumulée la plus élevée. Ces résultats sont cohérents avec d'autres études (Hammond *et al.*, 2004; Jonsell *et al.*, 2004; Jonsell *et al.*, 2007) et avec l'hypothèse d'une complexification du milieu liée au processus de dégradation (Siitonen, 2001).

En revanche pour le bois mort au sol, c'est le stade D1 qui présente la richesse cumulée la plus élevée. Celle-ci diminue au stade D2 pour augmenter à nouveau au stade D3. Ce patron « en U » peut être lié à deux biais méthodologiques : l'échantillonnage imparfait des stades D2 et D3 des branches et la caractérisation de ces deux stades de décomposition. Pour les branches aux stades D2 et D3, il convient en effet de rappeler que seule une très faible proportion de pièges à émergence a permis d'observer des coléoptères saproxyliques. En proportion, les branches ont donc contribué davantage à la richesse spécifique globale des pièces de bois mort au sol (grumes+branches) du stade D1 que des stades D2 et D3. En d'autres termes il a peut-être manqué des branches "non vides" de coléoptères aux stades D2 et D3 pour bien inventorier la richesse de ces stades.

Le « creux » observé au stade D2 peut être également imputé à la caractérisation de ce stade qui est défini par l'absence plus ou moins partielle de l'écorce et d'un aubier non friable. L'écorçage partiel d'une grume lors du passage d'un rouleau landais influence probablement la succession des saproxyliques en privant certaines espèces sous-corticales des conditions de leur développement. Ce type de stade D2 n'est donc probablement pas assimilable à un stade « naturel » D2, conçu comme une étape dans le processus spontané de décomposition.

Le stade de décomposition a un effet significatif sur la composition des assemblages, avec une nette individualisation de ceux associés au bois mort frais. Au total, 43 espèces (28%) n'ont été observées que dans le stade D1 et 20 espèces sont significativement indicatrices de ce stade. Il s'agit principalement d'espèces xylophages secondaires (10) ou prédatrices (6) se nourrissant principalement aux dépens des scolytes. Plusieurs espèces commensales des scolytes telles que *Corticus linearis* ou *C. unicolor* sont également présentes à ce stade.

Les différences d'assemblages entre les stades D2 et D3 ne sont pas significatives pour les pièces de bois mort au sol. Hammond *et al.* (2004) ont également observé une plus forte similarité des assemblages entre les stades D2 et D3 comparativement au stade D1. Cependant, dans notre étude, les stades D2 et D3 présentent respectivement 13 et 16 espèces (soit 8 et 10%) qui n'ont pas été observées dans d'autres stades de décomposition et un nombre respectif d'espèces indicatrices qui s'élève à 10 et 7. Contrairement au stade D1, il n'y a pas de groupe trophique plus fortement représenté dans les stades D2 et D3.

La ressemblance des assemblages associés aux stades D2 et D3 tient sans doute à la difficulté de les distinguer clairement sur le terrain et donc à l'instauration d'une distinction un peu artificielle entre les stades 2 et 3. Les critères utilisés pour caractériser les stades D2 et D3 ne font pas référence au type de décomposition interne – pourriture cubique, molle ou blanche par exemple – qui est pourtant un facteur important de différenciation des cortèges saproxyliques (Dajoz, 1998 ; Brustel, 2004). Il conviendrait donc sans doute, comme pour l'étude des effets du diamètre, de considérer davantage de classes de décomposition, sur un plus long gradient temporel, pour distinguer des effets de seuil permettant d'instaurer une typologie plus claire de la dégradation du bois mort.

La répartition de la richesse spécifique et de l'abondance entre les groupes trophiques diffère selon le stade de dégradation considéré. Bien que cet effet ne soit pas significatif pour tous les types étudiés, on constate de manière générale, une augmentation de la proportion en espèces et individus saproxylophages avec l'avancée du processus de dégradation. Les espèces xylophages secondaires ayant, à l'inverse, tendance à être moins représentées. Ces évolutions ont également été observées par plusieurs auteurs (Graham, 1925; Savely, 1939; Hammond *et al.*, 2004; Vanderwel *et al.*, 2006a; Saint-Germain *et al.*, 2007) et sont cohérentes avec la définition même de certains groupes trophiques car les xylophages secondaires exploitent le bois mort frais alors que les saproxylophages vivent aux dépens d'un matériau déjà en partie décomposé.

La proportion d'espèces mycophages est relativement constante alors que le patron attendu est une augmentation au fur et à mesure du processus de décomposition (Jonsell *et al.*, 1998; Vanderwel *et al.*, 2006a). Cette tendance pourrait être la résultante de deux phénomènes. Premièrement, le climat océanique de la forêt des Landes serait propice à une installation rapide de champignons sous-corticaux même sur du bois mort non dégradé. Deuxièmement, à l'autre extrémité du gradient de décomposition, les pièces les plus dégradées mises en émergence ne présentaient pas d'organes fructifères de champignons. Or, les carpophores de Polyporacées constituent des micro-habitats hôtes d'une entomofaune souvent spécialisée (Speight, 1989; Jonsell, 1999; Thunes *et al.*, 2000).

La plus forte contribution spécifique du stade D1 et le plus grand nombre d'espèces indicatrices pour ce stade tendraient à confirmer l'hypothèse d'un pool régional de Coléoptères saproxyliques tronqué dans les plantations de pin maritime gérées intensivement. Le principe des courtes révolutions sylvicoles (environ 50 ans dans le massif landais) pourrait notamment avoir opéré comme un filtre sur le pool initial d'espèces, favorisant les espèces adaptées à une dynamique intense de perturbations et au contraire, défavorisant certaines espèces associées aux stades de décomposition les plus avancés. Ainsi, parmi ces dernières, on peut citer plusieurs exemples d'espèces signalées récemment dans le massif des Landes de Gascogne, mais pas observées dans notre échantillon : *Oryctes nasicornis ssp marieri* (Dynastidae), *Platydema europaeum* (Tenebrionidae), *Probaticus anthracinus* (Tenebrionidae), *Menophilus cylindricus ssp cylindricus* (Tenebrionidae) ou *Odontosphindus grandis* (Sphindidae) (van Meer, 2005; Soldati, 2007) (Brustel, com. pers.).

Notre échantillonnage n'étant pas exhaustif, il convient cependant d'étendre ces investigations à d'autres types de peuplements de pin maritime et d'autres secteurs géographiques du massif pour confirmer cette hypothèse.

Le nombre plus faible d'espèces indicatrices associée aux stades D2 et D3 peut par ailleurs être dû à une variance intra-classe trop élevée liée à une caractérisation difficile de ces stades de décomposition, comme cela a déjà été évoqué. Une espèce a ainsi statistiquement plus de « difficulté » à ressortir comme indicatrice d'un stade particulier de décomposition, les échantillons de bois d'une même classe n'étant peut-être pas de véritables réplicats.

La réponse des groupes écologiques à la typologie utilisée pour la caractérisation des stades de décomposition permet donc de valider sa pertinence biologique bien qu'elle soit relativement simplificatrice. Son utilisation dans le cadre d'un suivi du bois mort dans les forêts de plantations est donc à encourager. Il conviendrait cependant de mieux caractériser les stades de décomposition avancés, ce qui passe sans doute par une augmentation du nombre de classes et par une amélioration des critères permettant de les distinguer (état de surface de la pièce de bois mort, repérage des pourritures du bois de cœur). Idéalement le nombre de classes devrait être défini en fonction de la durée totale du cycle de dégradation du bois de pin maritime, donnée encore manquante.

Mamaev (1961), cité par Dajoz (1998) a observé qu'une décomposition complète d'un tronc de pin sylvestre pouvait nécessiter seulement 7 ans. Nos résultats de modélisation suggèrent un délai plus important pour le pin maritime avec respectivement 22 et 28 ans pour une dégradation complète d'une grume ou d'une souche (Chapitre III). Des études diachroniques suivant en parallèle jusqu'à leur terme le processus de dégradation du bois mort et sa colonisation par les insectes saproxyliques seraient seules à même de donner ces informations.

Dans un contexte de gestion intensive, avec des interventions sylvicoles fréquentes, une bonne connaissance de la cinétique de dégradation d'une pièce de bois mort s'avère indispensable pour établir des recommandations de gestion garantissant le maintien de l'ensemble des espèces saproxyliques, incluant les espèces associées aux stades très dégradés et non seulement les espèces pionnières. Quoiqu'il en soit, nous avons déjà souligné la probable troncature des cortèges saproxyliques sous l'effet de la sylviculture actuellement pratiquée. Il est donc à parier qu'une réduction supplémentaire de la durée de la rotation serait préjudiciable à de nombreuses autres espèces.

### 8.3. Effet du type de gros bois mort (grumes, souches, chandelles)

La comparaison des types de bois mort concerne uniquement les pièces d'un diamètre supérieure à 20 centimètres mais ce sont les pièces les plus rares dans le massif landais et celles qui revêtent l'enjeu économique le plus fort, notamment pour les grumes. La contribution de chaque type au pool local d'espèces saproxyliques illustre l'importance de ce facteur.

La spécificité des assemblages associés aux chandelles n'a pu être analysée que qualitativement, mais nos résultats sont cohérents avec ce qui a pu être observé dans d'autres études, que ce soit en termes de complémentarité d'assemblages entre souches et chandelles (Abrahamsson et Lindbladh, 2006; Johansson *et al.*, 2006; Hedgren, 2007; Johansson *et al.*, 2007a; Johansson *et al.*, 2007b) ou entre grumes et chandelles (Schroeder *et al.*, 1999; Jonsell et Weslien, 2003; Hammond *et al.*, 2004). Ainsi, certaines espèces, présentes dans tous les types, semblent préférer les chandelles, compte-tenu de leur abondance nettement plus élevée dans ces dernières. D'autres espèces représentées par plusieurs dizaines d'individus, telles qu'*Acanthocinus griseus* (88 individus), *Phaenops cyanea* (278), *Placus complanata* (37), ont été capturées uniquement sur des chandelles. Cependant, *Placusa complanata* a déjà été observée sous les écorces de pins abattus ou de souches (Galibert, 1932).

L'insolation et l'humidité sont deux facteurs déterminants pour expliquer la répartition des espèces saproxyliques (Graham, 1925 ; Savelly, 1939, Wallace, 1953, Lindhe *et al.*, 2005). Ils sont souvent avancés pour expliquer les différences de composition entre les grumes et les chandelles (Jonsell et Weslien, 2003 ; Abrahamsson et Lindbladh, 2006).

Les chandelles constitueraient un habitat plus sec et ensoleillé que les grumes ou les souches, comme l'indique la présence d'*Acanthocinus griseus*, *Phaenops cyanea* ou *Anthaxia sepulchralis* qui sont des espèces thermophiles ou *Ptinus sexpunctata* qui se développe dans le bois sec (Brustel, com. pers.).

Le degré d'humidité conditionnerait le développement de champignons hôtes d'espèces mycophages (Kaila *et al.*, 1997; Jonsell, 1999). Abrahamsson et Lindbladh (2006) soulignent que la présence d'un gradient d'humidité décroissant du bas vers le haut de la chandelle explique par ailleurs des différences de composition entre les assemblages des parties hautes et basses. Nos échantillons de chandelles comprenaient des parties basses et hautes de l'arbre. Cela expliquerait donc la présence d'espèces comme *Hylastes ater*, *H. attenuatus* ou *Hylurgus ligniperda* qui sont connues pour fréquenter préférentiellement les milieux plus frais (Wallace, 1953).

Bouhot *et al.* (1988) avancent également l'hypothèse de préférendums thermiques pour expliquer la répartition des attaques de deux scolytes sur le Pin sylvestre : *Tomicus piniperda* attaquant principalement la base tandis qu'*Ips sexdentatus* attaque préférentiellement la partie supérieure de l'arbre.

Hedgren (2007) s'appuie sur deux critères pour évaluer l'intérêt des chandelles comme « outil » de conservation de la biodiversité (En l'occurrence, il s'agit de chandelles artificielles créées lors des coupes rases). Premièrement, ce type de bois mort doit présenter des qualités intrinsèques singulières se traduisant par la présence d'espèces différentes de celles observées dans les souches ou pièces de bois mort au sol; ce qui semble se vérifier dans notre cas comme dans d'autres contextes déjà évoqués. Deuxièmement, ce type de bois mort doit héberger une plus grande abondance d'individus pour une même unité de surface. Ce critère semble se vérifier également dans notre cas.

Cependant, le maintien des chandelles, peut poser un problème sanitaire en favorisant les populations de certains scolytes potentiellement ravageurs qui semblent apprécier ce type de bois mort. C'est le cas d'*Ips sexdentatus* et d'*Orthotomicus erosus* dont l'abondance varie respectivement d'un rapport de 1 à 25 et de 1 à 560 lorsque l'on compare le nombre d'individus observés dans les grumes et les souches par rapport aux chandelles.

Bien que considérés comme ravageurs secondaires attirés par des arbres physiologiquement affaiblis, des arbres verts peuvent être infestés lors de pullulations (van Halder, 2002). Les facteurs déterminants pour la dynamique de population de ces espèces doivent donc être pris en compte dans des recommandations relatives à la gestion du bois mort dans un contexte forestier comme celui des plantations de pin maritime des Landes de Gascogne.

En ce qui concerne les souches, il convient de souligner qu'elles ont la plus forte contribution spécifique et que 71% du total des espèces de l'étude ont été observées dans ce type de bois mort. Lorsque l'on considère uniquement les grosses grumes et les souches, en excluant les singletons et les doubletons, c'est presque la totalité des espèces inventoriées (94%) qui ont été observés dans des souches. Cette forte proportion des espèces ayant été observées dans les souches peut inciter à considérer ce type de bois mort comme un véritable habitat clé pour une grande partie du pool régional de Coléoptères saproxyliques.

Parmi les espèces uniquement observées dans les souches, un grand nombre sont des espèces prédatrices (22) dont la présence est sans doute à mettre en relation avec la plus grande quantité de proies plutôt qu'avec le type de pièce. L'abondance totale en Coléoptères saproxyliques atteint en effet 3049 individus dans les souches contre 542 pour les grosses grumes. *Pityophagus ferrugineus*, espèce prédatrice et indicatrice des souches au stade D1, a par ailleurs été observée dans des branches de Pin sylvestre laissées après la récolte dans des forêts du sud de la Suède (Nitterus *et al.*, 2004). D'autres espèces de prédateurs telles que *Stenagostus rufus*, *Ampedus sanguineus* ou *Ampedus glycereus* sont connues pour se développer également dans des grumes (Brustel com. pers.).

Quelque soit le groupe trophique considéré, il semble en définitive peu probable que les souches constituent intrinsèquement des habitats exclusifs de certaines espèces. Ainsi les espèces mycophages ne pourraient être considérées comme étroitement inféodés aux souches que dans la mesure où leur champignon-hôte ne se développe pas sur d'autres types de substrat. Ceci n'est pas le cas des champignons du genre *Trametes spp*, hôte de *Cis boleti*, qui se développent également sur des résidus d'exploitation (Komonen et Kouki, 2005). Les souches agiraient donc comme un habitat de substitution pour une partie du cortège saproxylique, notamment pour les espèces dépendantes du bois mort au sol, type avec lequel le recouvrement de composition est le plus important.

Bien qu'elles ne représentent que 11% du volume de bois mort, les souches sont largement répandues dans le massif des Landes de Gascogne (Chapitre III) et elles offrent probablement la plus grande diversité de stades de décomposition car elles sont relativement épargnées par la sylviculture au cours du cycle forestier. Les pratiques sylvicoles sont en effet plus fortement dommageables aux grumes, aux branches et aux chandelles.

Chaque passage du rouleau landais fragmente les branches et abime l'écorce des grumes alors que les souches ne sont éventuellement détruites qu'après la coupe finale. Les chandelles sont le plus souvent purgées pour des raisons de lutte préventive contre certains ravageurs (Grégoire et Evans, 2004). En outre, la ressource en souche est renouvelée à chacune des éclaircies, qui interviennent environ tous les 10 ans soit 3 à 4 fois pendant la durée d'une révolution de pin maritime.

La présence d'autres types de bois (branches, grumes ou chandelles) reste malgré tout indispensable à la conservation de certaines espèces, notamment parmi les plus rares comme *Wanachia triguttata* et *Allonyx quadrimaculatus* qui n'ont jamais été citées comme vivant dans des souches (Brustel, com. pers). *Wanachia triguttata* est par ailleurs connue pour affectionner plus particulièrement les pièces de petits diamètres (*ibid*).

#### 8.4. Effet de la strate (au sol ou dans le houppier)

La position des branches, au sol ou dans le houppier, a un effet significatif sur la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques. Le nombre d'espèces indicatrices est équitablement réparti entre les deux strates, bien que les branches au sol abritent une plus forte proportion d'espèces uniquement observées dans cette strate (52% contre 24% pour les branches du houppier). La faible proportion d'espèces observées en commun dans les deux strates renforce l'idée d'une nette distinction écologique entre ces deux habitats. Bien que l'on observe des espèces mycophages indicatrices des branches du houppier (*Cis hispidus* et *Berginus tamarisci*), la plus forte proportion d'individus mycophages dans les branches au sol (15% contre 5% pour les branches du houppier) traduit une ressource fongique plus importante qui est probablement liée à des conditions microclimatiques plus fraîches et donc propices au développement des champignons. Les branches mortes sur le houppier seraient ainsi colonisées préférentiellement par des espèces recherchant un substrat plus sec et ensoleillé, telles qu'*Orthotomicus erosus* ou *Aulonium ruficorne* que l'on a par ailleurs observées sur les chandelles.

#### 8.5. Autres facteurs en jeu

Comme le montrent les ordinations et les tests associés, les facteurs étudiés expliquent au maximum ¼ de la variance observée. Ceci peut être dû soit à une forte proportion d'espèces ubiquistes dont la présence s'explique davantage par le hasard ou des contraintes liées à d'autres facteurs biotiques (compétition entre espèces) ou abiotiques (conditions microclimatiques par exemple) non pris en compte explicitement dans l'analyse.

La date de chute ou d'abattage du bois peut s'avérer très importante en jouant un rôle de « filtre » vis-à-vis de la phénologie des espèces potentielles associées à un type de bois. Schroeder *et al.* (1999) ont observé un effet de la date de création de souches hautes sur leur colonisation par quelques espèces de scolytes (*Ips typographus*, *Orthotomicus spp.*).

Ces auteurs citent Sjödin *et al.* (1989) qui ont mesuré des différences de composition en constituants volatiles liées à la date de coupe ; l'éthanol et l'acétaldehyde étaient plus abondants dans les souches créées à l'automne comparativement à celles créées en hiver. Kelsey et Joseph (Kelsey et Joseph, 1999a; 1999b) ont mis en évidence l'influence des précipitations sur la production et la concentration d'éthanol dans les grumes et souches de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). La période de l'année à laquelle un arbre est incendié influe sur sa concentration en éthanol et par conséquent sur son attractivité potentielle pour les insectes (Kelsey et Joseph, 2003). Dans le Montana (USA), les résidus de récolte produits en dehors de l'hiver se dessèchent rapidement devenant moins attractifs pour *Ips pini* (Wainhouse, 2005).

Le contexte paysager des parcelles d'où proviennent les pièces de bois mort pourrait également être déterminant. Comme cela a été montré pour les oiseaux, les carabiques, les araignées (Barbaro *et al.*, 2005) ou les papillons Rhopalocères (van Halder *et al.*, 2008) dans des plantations de pin maritime du même massif (Landes de Gascogne), la composition locale des assemblages d'espèces peut être expliquée non seulement par des variables descriptives du peuplement (âge par exemple) mais également par des variables paysagères (fragmentation, proportion d'habitats complémentaires, etc.).

Økland *et al.* (1996) et Franc *et al.* (2007) ont par ailleurs mis en évidence l'importance du volume régional de bois mort ou de la composition du paysage environnant pour expliquer la richesse local en Coléoptères saproxyliques.

### **Conclusions**

Les quatre facteurs étudiés (le type, le diamètre, le stade de décomposition et la position) influencent significativement la richesse spécifique et la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques. Ce résultat confirme l'importance de la diversité du stock de bois mort pour assurer le maintien du plus grand nombre d'espèces. Bien que le volume et la diversité soient souvent corrélés (Similä *et al.*, 2003), tout suivi ou recommandation relatifs au bois mort se devrait donc d'intégrer la dimension qualitative de cette ressource.

Deux résultats notables émergent de cette étude focalisée sur les forêts de plantation :

1. Les branches mortes, produites en grand nombre par la sylviculture (éclaircies, élagage) ou la chute naturelle, jouent un rôle important pour les Coléoptères saproxyliques. Plusieurs espèces, dont certaines « spécialistes », sont associées à ce type de substrat. Ceci est peut-être dû à l'historique de cette forêt dont la gestion a pu opérer comme un filtre sur le pool d'espèces régionales associées au pin maritime ; essence présente localement depuis plusieurs millénaires. Ceci soulève donc la question de sa prise en compte dans l'inventaire réalisé par l'IFN, notamment pour mieux évaluer leur dynamique dans le cadre d'une exploitation des rémanents pour le bois énergie.

2. Les souches abritent un grand nombre d'espèces, dont certaine spécialistes mais aussi beaucoup de généralistes se retrouvant dans d'autres types de bois. Elles constituent probablement un habitat de substitution pour une partie des espèces de Coléoptères saproxyliques. Il paraît donc important de cibler une grande partie de la stratégie de conservation des espèces de coléoptères saproxyliques sur leur préservation. Leur présence dans les très jeunes plantations pose toutefois un problème aux gestionnaires forestiers car les souches sont les hôtes d'*Hylobius abietis* qui peut occasionner de gros dégâts sur les jeunes plants (Grégoire et Evans, 2004).

Il convient de rappeler que les caractéristiques intrinsèques des pièces de bois mort ne permettent pas, à elles seules, d'expliquer la totalité des variations de composition des assemblages. Il semble par conséquent indispensable d'intégrer l'effet d'autres facteurs intervenant à l'échelle du peuplement ou du paysage.



**Annexe 1** : Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les pièces de bois mort au sol avec répartition de leur abondance entre les classes de diamètre (branches :1-5 cm ; moyen :10-15 cm ; gros >20 cm) et entre les stades de décomposition (Troph. : groupe trophique ; sapro : saproxylophage, xy2 : xylophage secondaire, myc : mycophage, pred : prédateur).

Famille	Espèce	Troph.	Classes de diamètre			Stades de décomposition	
			Branches	Moyen	Gros	D1	D2+D3
Aderidae	<i>Anidorus nigrinus</i>	sapro		5	26	20	11
	<i>Euglenes oculatus</i>	sapro			6		6
	<i>Euglenes pygmaeus</i>	sapro			4		4
Anobiidae	<i>Ernobius gigas</i>	xy2	1			1	
	<i>Ernobius mollis</i>	xy2		2		2	
Bostrichidae	<i>Stephanopachys quadricollis</i>	xy2			1	1	
Buprestidae	<i>Chrysobothris solieri</i>	xy2	23	7		30	
Cerambycidae	<i>Anastrangalia sanguinolenta</i>	xy2		1			1
	<i>Arhopalus rusticus</i>	xy2		1	25	22	4
	<i>Corymbia rubra</i>	xy2		8	117		125
	<i>Ergates faber</i>	xy2		6	7		13
	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	xy2	7	7		9	5
	<i>Rhagium inquisitor</i>	xy2		5	23	28	
	<i>Stenurella melanura</i>	xy2	2				2
Cerylonidae	<i>Cerylon histeroïdes</i>	pred		1	1	1	1
Ciidae	<i>Cis hispidus</i>	myc			1	1	
	<i>Cis nitidus</i>	myc		1			1
	<i>Ennarthron cornutum</i>	myc			1		1
	<i>Orthocis alni</i>	myc	3			3	
	<i>Sulcaxis fronticornis</i>	myc		1		1	
Clambidae	<i>Calyptomerus dubius</i>	myc			1	1	
Cleridae	<i>Allonyx quadrimaculatus</i>	pred			1	1	
	<i>Thanasimus femoralis</i>	pred	1		1		2
	<i>Thanasimus formicarius</i>	pred			3	3	
Colydiidae	<i>Aulonium ruficorne</i>	pred	1	1		2	
	<i>Bitoma crenata</i>	pred		1	2	3	
	<i>Endophloeus markovichianus</i>	pred			3	3	
Dasytidae	<i>Aplocnemus impressus</i>	pred			1		1
	<i>Aplocnemus jejunos</i>	pred	3				3
Dryophthoridae	<i>Dryophthorus corticalis</i>	xy2	1	13	22	1	35
Elateridae	<i>Ampedus aurilegulus</i>	pred			3		3
	<i>Ampedus balteatus</i>	pred			1	1	
	<i>Ampedus quercicola</i>	pred	1				1
	<i>Lacon punctatus</i>	pred			1		1
	<i>Drapetes cinctus</i>	sapro			2	2	
Encinetidae	<i>Eucinetus meridionalis</i>	autre		1	61		62
Histeridae	<i>Cylister elongatum</i>	pred			4	4	
	<i>Paromalus parallelipedus</i>	pred		2	16	18	
Laemophloeidae	<i>Placonotus testaceus</i>	pred	1				1
Leiodidae	<i>Anisotoma axillaris</i>	myc			1	1	
Malachiidae	<i>Axinotarsus marginalis</i>	pred			1	1	

**Annexe 1 (fin)**

Famille	Espèce	Troph.	Classes de diamètre			Stades de décomposition	
			Branches	Moyen	Gros	D1	D2+D3
Melandryidae	<i>Wanachia triguttata</i>	myc	2			2	
Monotomidae	<i>Rhizophagus depressus</i>	pred			1	1	
Mycetophagidae	<i>Berginus tamarisci</i>	myc	1	1			2
Nitidulidae	<i>Epurea marseuli</i>	autre	5			5	
Oedemeridae	<i>Chrysanthia viridissima</i>	sapro	13	1			14
	<i>Nacerdes carniolica atlantica</i>	sapro	4	5	10		19
Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i>	sapro			3		3
Scolytidae	<i>Gnathotricus materarius</i>	myc			1	1	
	<i>Crypturgus mediterraneus</i>	xy2			1	1	
	<i>Crypturgus numidicus</i>	xy2			2	2	
	<i>Hylastes angustatus</i>	xy2	30	1	4	31	4
	<i>Hylastes ater</i>	xy2	4	4	1	8	1
	<i>Hylastes attenuatus</i>	xy2	37	14	11	59	3
	<i>Hylotrupes bajulus</i>	xy2		1	1		2
	<i>Hylurgops palliatus</i>	xy2	2	1		2	1
	<i>Hylurgus ligniperda</i>	xy2	3	3	6	7	5
	<i>Ips sexdentatus</i>	xy2			3	3	
	<i>Orthotomicus erosus</i>	xy2	2		1	3	
	<i>Orthotomicus laricis</i>	xy2			2	2	
	<i>Pityogenes bidentatus</i>	xy2	44			44	
	<i>Pityophthorus buyssoni buyssoni</i>	xy2	7			7	
Scraptiidae	<i>Anaspis flava</i>	sapro		3	5	1	7
Silvanidae	<i>Silvanus bidentatus</i>	pred		1		1	
Sphindidae	<i>Sphindus dubius</i>	myc		4	1	5	
Staphylinidae	<i>Alaobia scapularis</i>	myc			1	1	
	<i>Atheta (Ceritaxa) dilaticornis</i>	myc	1		1	1	1
	<i>Atheta (Microdota) amicula</i>	myc	25	3	2	22	8
	<i>Atheta aeneicollis</i>	myc	1		4	3	2
	<i>Atheta sodalis</i>	myc		1		1	
	<i>Autalia impressa</i>	myc		2	2		4
	<i>Dexiogyga corticina</i>	myc			1	1	
	<i>Lordithon thoracicus</i>	myc			2		2
	<i>Omalium rugatum</i>	myc			1		1
	<i>Scaphisoma agaricinum</i>	myc		1	7		8
	<i>Sepedophilus nigripennis</i>	myc	1	1	5	6	1
	<i>Sepedophilus testaceus</i>	myc		15	19	2	32
	<i>Paraphloeostiba gayndahense</i>	pred	4	17	21	38	4
<i>Phloeonomus punctipennis</i>	pred		1			1	
Tenebrionidae	<i>Corticeus (Paraphloeus) linearis</i>	sapro	2			2	
	<i>Corticeus (Paraphloeus) pini</i>	sapro			3	3	
	<i>Corticeus unicolor</i>	sapro			1	1	
	<i>Hymenophorus doublieri</i>	sapro			2		2
	<i>Nalassus laevioctostriatus</i>	sapro	1	1	3	1	4
	<i>Prionychus fairmairei</i>	sapro			63		63
	<i>Uloma culinaris</i>	sapro			3		3
	<i>Uloma rufa</i>	sapro			12		12

**Annexe 2** : Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les pièces de bois mort de gros diamètre (>20 cm) avec répartition de leur abondance entre deux types (souches ou grumes) et entre les stades de décomposition (Troph. : groupe trophique ; sapro : saproxylophage, xy2 : xylophage secondaire, myc : mycophage, pred : prédateur).

Famille	Espèce	Troph.	Type		Stades de décomposition		
			BMS	Souche	D1	D2	D3
Aderidae	<i>Anidorus nigrinus</i>	sapro	26	17	23	7	13
	<i>Euglenes oculus</i>	sapro	6				6
	<i>Euglenes pygmaeus</i>	sapro	4				4
	<i>Otodelus pruinosus</i>	sapro		1			1
Bostrichidae	<i>Stephanopachys quadricollis</i>	xy2	1		1		
Cantharidae	<i>Malthinus seriepunctatus</i>	pred		1	1		
Carabidae	<i>Dromius angustatus</i>	pred		3	3		
Cerambycidae	<i>Arhopalus rusticus</i>	xy2	25	133	41	109	8
	<i>Corymbia rubra</i>	xy2	117	15		83	49
	<i>Ergates faber</i>	xy2	7	20		7	20
	<i>Prionus coriarius</i>	xy2		4		1	3
	<i>Rhagium inquisitor</i>	xy2	23		23		
	<i>Spondylis buprestoides</i>	xy2		37	11	25	1
Cerylonidae	<i>Cerylon ferrugineum</i>	pred		4	2	1	1
	<i>Cerylon histeroides</i>	pred	1	4	2		3
Ciidae	<i>Cis boleti</i>	myc		1		1	
	<i>Cis hispidus</i>	myc	1		1		
	<i>Ennarthron cornutum</i>	myc	1			1	
	<i>Strigocis bicornis</i>	myc		1	1		
Clambidae	<i>Calyptomerus dubius</i>	myc	1		1		
Cleridae	<i>Allonyx quadrimaculatus</i>	pred	1		1		
	<i>Thanasimus femoralis</i>	pred	1				1
	<i>Thanasimus formicarius</i>	pred	3	17	20		
Colydiidae	<i>Aulonium ruficorne</i>	pred		1	1		
	<i>Bitoma crenata</i>	pred	2	1	2	1	
	<i>Endophloeus markovichianus</i>	pred	3	13	7	8	1
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus populi</i>	myc		1	1		
Cucujidae	<i>Pediacus depressus</i>	pred		1	1		
Dasytidae	<i>Aplocnemus impressus</i>	pred	1	1	1		1
	<i>Dasytes niger</i>	sapro		3		1	2
Dryophtoridae	<i>Dryophthorus corticalis</i>	xy2	22	93	39	17	59
Elateridae	<i>Ampedus aurilegulus</i>	pred	3	15		3	15
	<i>Ampedus balteatus</i>	pred	1	13	2	2	10
	<i>Ampedus glycereus</i>	pred		5	1		4

## Annexe 2 (suite)

Famille	Espèce	Troph.	Type		Stades de décomposition		
			BMS	Souche	D1	D2	D3
Elateridae (suite)	<i>Ampedus nigerrimus</i>	pred		5		2	3
	<i>Ampedus quercicola</i>	pred		2			2
	<i>Ampedus sanguineus</i>	pred		4	1		3
	<i>Cardiophorus ruficollis</i>	sapro		5	2	2	1
	<i>Drapetes cinctus</i>	sapro	2	10	2	8	2
	<i>Hemicrepidius hirtus</i>	pred		10	3	7	
	<i>Lacon punctatus</i>	pred	1				1
	<i>Melanotus crassicollis</i>	sapro		8	1	3	4
	<i>Melanotus villosus</i>	pred		8	2	4	2
	<i>Stenagostus rufus</i>	pred		15		15	
Eucinetidae	<i>Eucinetus meridionalis</i>	autre	61	8			69
Histeridae	<i>Cylister elongatum</i>	pred	4	5	9		
	<i>Paromalus parallelipipedus</i>	pred	16	192	194	9	5
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes fractipennis</i>	pred		4	2	2	
	<i>Cryptolestes pusillus</i>	pred		2	2		
Leiodidae	<i>Anisotoma axillaris</i>	myc	1	1	1		1
Malachiidae	<i>Axinotarsus marginalis</i>	pred	1		1		
Monotomidae	<i>Rhizophagus depressus</i>	pred	1	3	4		
	<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	pred		11	6	3	2
	<i>Rhizophagus perforatus</i>	pred		1	1		
Mycetophagidae	<i>Berginus tamarisci</i>	myc		1	1		
Nitidulidae	<i>Epurea marseuli</i>	autre		28	24		4
	<i>Pityophagus ferrugineus</i>	pred		72	64	4	4
	<i>Pityophagus laevior</i>	pred		34	29	4	1
Oedemeridae	<i>Nacerderdes carniolica atlantica</i>	sapro	10				10
Salpingidae	<i>Salpingus exsanguis</i>	pred		1	1		
Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i>	sapro	3	3	1	5	
Scolytidae	<i>Crypturgus cinereus</i>	xy2		3	2		1
	<i>Crypturgus mediterraneus</i>	xy2	1	1	2		
	<i>Crypturgus numidicus</i>	xy2	2	1	2	1	
	<i>Crypturgus pusillus</i>	xy2		2	2		
	<i>Gnathotricus materarius</i>	myc	1		1		
	<i>Hylastes angustatus</i>	xy2	4	134	104	22	12
	<i>Hylastes ater</i>	xy2	1	51	48	1	3
	<i>Hylastes attenuatus</i>	xy2	11	1719	1516	170	44
	<i>Hylastes brunneus</i>	xy2		1	1		
	<i>Hylotrupes bajulus</i>	xy2	1			1	
	<i>Hylurgus ligniperda</i>	xy2	6	66	62	9	1
	<i>Ips sexdentatus</i>	xy2	3	1	3		1
	<i>Orthotomicus erosus</i>	xy2	1	2	2		1

## Annexe 2 (fin)

Famille	Espèce	Troph.	Type		Stades de décomposition		
			BMS	Souche	D1	D2	D3
Scolytidae (suite)	<i>Orthotomicus laricis</i>	xy2	2		2		
	<i>Tachyporus chrysomelinus</i>	myc		6	3	2	1
	<i>Xyleborus dryographus</i>	xy2		3		3	
Scraptiidae	<i>Anaspis flava</i>	sapro	5	7		2	10
	<i>Anaspis maculata</i>	sapro		1			1
	<i>Anaspis regimbarti</i>	sapro		1	1		
Silvanidae	<i>Silvanus unidentatus</i>	pred		1	1		
Sphindidae	<i>Sphindus dubius</i>	myc	1	8	1	1	7
	<i>Aspidiphorus lareyniei</i>	myc		4		1	3
Staphylinidae	<i>Alaobia scapularis</i>	myc	1	5	5	1	
	<i>Atheta (Ceritaxa) dilaticornis</i>	myc	1	1	1	1	
	<i>Atheta (Microdota) amicula</i>	myc	2	2	1	1	2
	<i>Atheta aeneicollis</i>	myc	4	4	3		5
	<i>Atheta triangulum</i>	myc		1			1
	<i>Atheta trinotata</i>	myc		1	1		
	<i>Autalia impressa</i>	myc	2			2	
	<i>Dexiogyia corticina</i>	myc	1	17	14		4
	<i>Faronus lafertei</i>	pred		1	1		
	<i>Ilyobates nigricollis</i>	myc		3	2	1	
	<i>Lordithon thoracicus</i>	myc	2				2
	<i>Oligota punctulata</i>	myc		1	1		
	<i>Omalium rugatum</i>	myc	1				1
	<i>Paraphloeostiba gayndahense</i>	pred	21	1	18	4	
	<i>Phyllodrepa vilis</i>	pred		1	1		
	<i>Proteinus brachypterus</i>	myc		1			1
	<i>Quedius (Saurinus) nigriceps</i>	pred		1			1
<i>Scaphisoma agaricinum</i>	myc	7	3		1	9	
<i>Sepedophilus immaculatus</i>	myc		2	2			
<i>Sepedophilus nigripennis</i>	myc	5	6	9	2		
<i>Sepedophilus testaceus</i>	myc	19	3		5	17	
Tenebrionidae	<i>Corticeus (Paraphloeus) pini</i>	sapro	3	1	3		1
	<i>Corticeus unicolor</i>	sapro	1		1		
	<i>Hymenophorus doublieri</i>	sapro	2	22	1	11	12
	<i>Nalassus laevioctostriatus</i>	sapro	3	47	9	3	38
	<i>Prionychus fairmairei</i>	sapro	63	30		47	46
	<i>Uloma culinaris</i>	sapro	3	2		3	2
	<i>Uloma rufa</i>	sapro	12	43		23	32

**Annexe 3** : Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les branches (diamètre<5cm) avec répartition de leur abondance entre deux strates (BMS : au sol ou BMH : dans le houppier) et entre les stades de décomposition (Troph. : groupe trophique ; sapro : saproxylophage, xy2 : xylophage secondaire, myc : mycophage, pred : prédateur).

Familie	Espèce	Troph	Strates		Stades de décomposition	
			BMH	BMS	D1	D2
Aderidae	<i>Anidorus nigrinus</i>	sapro	2			2
	<i>Euplectus punctatus</i>	sapro	1			1
Anobiidae	<i>Ernobius gigas</i>	xy2	1	1	2	
Buprestidae	<i>Chrysobothris solieri</i>	xy2		23	23	
Cerambycidae	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	xy2		7	7	
	<i>Pogonocherus perroudi</i>	xy2	4		4	
Ciidae	<i>Cis hispidus</i>	myc	6			6
	<i>Cis quadridentulus</i>	myc	1			1
	<i>Orthocis alni</i>	myc		3	3	
	<i>Othocis pygmaeus</i>	myc	2			2
Cleridae	<i>Thanasimus femoralis</i>	pred		1		1
Colydiidae	<i>Aulonium ruficorne</i>	pred	9	1	10	
Dasytidae	<i>Aplocnemus impressus</i>	pred	1			1
	<i>Aplocnemus jejunos</i>	pred		3		3
	<i>Dasytes aeratus</i>	sapro	1			1
Melandryidae	<i>Abdera biflexuosa</i>	myc	3		3	
	<i>Wanachia triguttata</i>	myc		2	2	
Mycetophagidae	<i>Berginus tamarisci</i>	myc	5		5	
Nitidulidae	<i>Epurea marseuli</i>	autre		5	5	
Scolytidae	<i>Crypturgus numidicus</i>	xy2	2		1	1
	<i>Hylastes angustatus</i>	xy2		29	29	
	<i>Hylastes ater</i>	xy2		4	4	
	<i>Hylastes attenuatus</i>	xy2		36	34	2
	<i>Hylurgops palliatus</i>	xy2		2	2	
	<i>Hylurgus ligniperda</i>	xy2		3	3	
	<i>Orthotomicus erosus</i>	xy2	25	2	27	
	<i>Orthotomicus proximus</i>	xy2	1		1	
	<i>Pityogenes bidentatus</i>	xy2	267	44	311	
	<i>Pityogenes trepanatus</i>	xy2	58		58	
	<i>Pityophthorus buyssoni</i>	xy2		7	7	
Scraptiidae	<i>Anaspis maculata</i>	sapro	1			1
Staphylinidae	<i>Atheta (Microdota) amicula</i>	myc		23	18	5
	<i>Atheta aeneicollis</i>	myc		1	1	
	<i>Paraphloeostiba gayndahense</i>	pred	5	4	7	2
	<i>Phloeopora testacea</i>	myc	1		1	
	<i>Phyllodrepa vilis</i>	pred	2			2
	<i>Sepedophilus nigripennis</i>	myc		1	1	
Tenebrionidae	<i>Corticeus (Paraphloeus) pini</i>	sapro	1		1	
	<i>Corticeus linearis</i>	sapro	8	2	10	

**Annexe 4** : Liste des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans souches, les chandelles et les grumes de diamètre supérieur à 20 cm (Troph. : groupe trophique ; sapro : saproxylophage, xy2 : xylophage secondaire, myc : mycophage, pred : prédateur).

Famille	Espèce	Troph.	Grume	Chandelle	Souche
Aderidae	<i>Anidorus nigrinus</i>	sapro	26	0	17
	<i>Euglenes oculatus</i>	sapro	6	0	0
	<i>Euglenes pygmaeus</i>	sapro	4	0	0
	<i>Otodelus pruinosus</i>	sapro	0	0	1
Bostrichidae	<i>Stephanopachys quadricollis</i>	xy2	1	0	0
Buprestidae	<i>Anthaxia sepulchralis</i>	xy2	0	3	0
	<i>Phaenops cyanea</i>	xy2	0	278	0
Cantharidae	<i>Malthinus seriepunctatus</i>	pred	0	0	1
Carabidae	<i>Dromius angustatus</i>	pred	0	1	3
Cerambycidae	<i>Acanthocinus griseus</i>	xy2	0	88	0
	<i>Arhopalus rusticus</i>	xy2	25	0	133
	<i>Corymbia rubra</i>	xy2	117	0	15
	<i>Ergates faber</i>	xy2	7	0	20
	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	xy2	0	11	0
	<i>Prionus coriarius</i>	xy2	0	0	4
	<i>Rhagium inquisitor</i>	xy2	23	0	0
	<i>Spondylis buprestoides</i>	xy2	0	0	37
Cerylonidae	<i>Cerylon ferrugineum</i>	pred	0	0	4
	<i>Cerylon histeroides</i>	pred	1	0	4
Ciidae	<i>Cis boleti</i>	myc	0	0	1
	<i>Cis hispidus</i>	myc	1	0	0
	<i>Ennarthron cornutum</i>	myc	1	0	0
	<i>Orthocis alni</i>	myc	0	1	0
	<i>Strigocis bicornis</i>	myc	0	0	1
Clambidae	<i>Calyptomerus dubius</i>	myc	1	0	0
Cleridae	<i>Allonyx quadrimaculatus</i>	pred	1	0	0
	<i>Thanasimus femoralis</i>	pred	1	2	0
	<i>Thanasimus formicarius</i>	pred	3	6	17
Colydiidae	<i>Aulonium ruficorne</i>	pred	0	1377	1
	<i>Bitoma crenata</i>	pred	2	0	1
	<i>Endophloeus markovichianus</i>	pred	3	8	13
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus populi</i>	myc	0	0	1
Cucujidae	<i>Pediacus depressus</i>	pred	0	0	1
Dasytidae	<i>Aplocnemus impressus</i>	pred	1	0	1
	<i>Dasytes niger</i>	sapro	0	0	3
Dryophthoridae	<i>Dryophthorus corticalis</i>	xy2	22	0	93
Elateridae	<i>Ampedus aurilegulus</i>	pred	3	0	15
	<i>Ampedus balteatus</i>	pred	1	0	13

## Annexe 4 (suite)

Famille	Espèce	Troph.	Grume	Chandelle	Souche
Elateridae (suite)	<i>Ampedus glycereus</i>	pred	0	0	5
	<i>Ampedus nigerrimus</i>	pred	0	0	5
	<i>Ampedus quercicola</i>	pred	0	0	2
	<i>Ampedus sanguineus</i>	pred	0	0	4
	<i>Cardiophorus ruficollis</i>	sapro	0	0	5
	<i>Drapetes cinctus</i>	sapro	2	0	10
	<i>Hemicrepidius hirtus</i>	pred	0	0	10
	<i>Lacon punctatus</i>	pred	1	0	0
	<i>Melanotus crassicollis</i>	sapro	0	0	8
	<i>Melanotus villosus</i>	pred	0	0	8
	<i>Stenagostus rufus</i>	pred	0	0	15
Eucinetidae	<i>Eucinetus meridionalis</i>	autre	61	0	8
Histeridae	<i>Cylister elongatum</i>	pred	4	1	5
	<i>Paromalus parallelipipedus</i>	pred	16	28	192
	<i>Plegaderus saucius</i>	pred	0	1	0
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes fractipennis</i>	pred	0	0	4
	<i>Cryptolestes pusillus</i>	pred	0	0	2
Latridiidae	<i>Corticaria obscura</i>	myc	0	1	0
Leiodidae	<i>Anisotoma axillaris</i>	myc	1	0	1
Malachiidae	<i>Axinotarsus marginalis</i>	pred	1	0	0
Monotomidae	<i>Rhizophagus depressus</i>	pred	1	8	3
	<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	pred	0	0	11
	<i>Rhizophagus perforatus</i>	pred	0	0	1
Mycetophagidae	<i>Berginus tamarisci</i>	myc	0	1	1
Nitidulidae	<i>Epurea marseuli</i>	autre	0	0	28
	<i>Pityophagus ferrugineus</i>	pred	0	0	72
	<i>Pityophagus laevior</i>	pred	0	0	34
Oedemeridae	<i>Nacertes carniolica atlantica</i>	sapro	10	0	0
Ptinidae	<i>Ptinus sexpunctata</i>	sapro	0	1	0
Salpingidae	<i>Salpingus exsanguis</i>	pred	0	0	1
Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i>	sapro	3	0	3
Scolytidae	<i>Crypturgus cinereus</i>	xy2	0	3	3
	<i>Crypturgus mediterraneus</i>	xy2	1	0	1
	<i>Crypturgus numidicus</i>	xy2	2	8	1
	<i>Crypturgus pusillus</i>	xy2	0	2	2
	<i>Gnathotricus materarius</i>	myc	1	0	0
	<i>Hylastes angustatus</i>	xy2	4	0	134
	<i>Hylastes ater</i>	xy2	1	2	51
	<i>Hylastes attenuatus</i>	xy2	11	5	1719
	<i>Hylastes brunneus</i>	xy2	0	0	1
	<i>Hylotrupes bajulus</i>	xy2	1	0	0
	<i>Hylurgops palliatus</i>	xy2	0	1	0
	<i>Hylurgus ligniperda</i>	xy2	6	2	66



## Annexe 4 (fin)

Famille	Espèce	Troph.	Grume	Chandelle	Souche
Scolytidae (suite)	<i>Ips sexdentatus</i>	xy2	3	101	1
	<i>Orthotomicus erosus</i>	xy2	1	2786	2
	<i>Orthotomicus laricis</i>	xy2	2	0	0
	<i>Orthotomicus proximus</i>	xy2	0	91	0
	<i>Tachyporus chrysomelinus</i>	myc	0	0	6
	<i>Xyleborus dryographus</i>	xy2	0	0	3
Scraptiidae	<i>Anaspis flava</i>	sapro	5	0	7
	<i>Anaspis maculata</i>	sapro	0	0	1
	<i>Anaspis regimbarti</i>	sapro	0	0	1
Scydmaenidae	<i>Scydmaenus perrisi</i>	pred	0	1	0
Silvanidae	<i>Silvanus unidentatus</i>	pred	0	0	1
	<i>Uleiota planata</i>	sapro	0	1	0
Sphindidae	<i>Aspidiphorus lareyniei</i>	myc	0	0	4
	<i>Sphindus dubius</i>	myc	1	0	8
Staphylinidae	<i>Alaobia scapularis</i>	myc	1	0	5
	<i>Atheta (Ceritaxa) dilaticornis</i>	myc	1	0	1
	<i>Atheta (Microdota) amicula</i>	myc	2	0	2
	<i>Atheta aeneicollis</i>	myc	4	3	4
	<i>Atheta triangulum</i>	myc	0	0	1
	<i>Atheta trinotata</i>	myc	0	0	1
	<i>Autalia impressa</i>	myc	2	0	0
	<i>Dexiogyia corticina</i>	myc	1	1	17
	<i>Faronus lafertei</i>	pred	0	0	1
	<i>Ilyobates nigricollis</i>	myc	0	0	3
	<i>Leptusa fumida</i>	myc	0	2	0
	<i>Lordithon thoracicus</i>	myc	2	0	0
	<i>Nudobius collaris</i>	pred	0	10	0
	<i>Oligota punctulata</i>	myc	0	0	1
	<i>Omalium rugatum</i>	myc	1	0	0
	<i>Paraphloeostiba gayndahense</i>	pred	21	11	1
	<i>Phloeopora nitidiventris</i>	myc	0	1	0
	<i>Phloeopora testacea</i>	myc	0	1	0
	<i>Phyllodrepa vilis</i>	pred	0	0	1
	<i>Placusa complanata</i>	myc	0	37	0
	<i>Proteinus brachypterus</i>	myc	0	0	1
	<i>Quedius (Saurinus) nigriceps</i>	pred	0	0	1
	<i>Scaphisoma agaricinum</i>	myc	7	0	3
	<i>Sepedophilus immaculatus</i>	myc	0	0	2
	<i>Sepedophilus nigripennis</i>	myc	5	0	6
	<i>Sepedophilus testaceus</i>	myc	19	1	3
Tenebrionidae	<i>Corticeus (Paraphloeus) pini</i>	sapro	3	666	1
	<i>Corticeus unicolor</i>	sapro	1	0	0
	<i>Hymenophorus doublieri</i>	sapro	2	0	22
	<i>Nalassus laevioctostriatus</i>	sapro	3	3	47
	<i>Prionychus fairmairei</i>	sapro	63	0	30
	<i>Uloma culinaris</i>	sapro	3	0	2
	<i>Uloma rufa</i>	sapro	12	0	43

## **CHAPITRE V :**

**INDICATEUR DIRECT VS INDIRECT DE LA BIODIVERSITE  
EN FORET : LE CAS DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES  
DANS LES PLANTATIONS DE PIN MARITIME**

## **CHAPITRE V : DIRECT VERSUS INDIRECT INDICATORS OF FOREST BIODIVERSITY: A CASE STUDY WITH SAPROXYLIC BEETLES IN PINE PLANTATIONS**

Antoine BRIN(a)\*, Hervé BRUSTEL(a), Hervé JACTEL(b,c)

(a) Université de Toulouse ; Ecole d'Ingénieurs de Purpan, 75 voie du T.O.E.C., BP 57611, F-31076 Toulouse Cedex 03, France.

(b) INRA, UMR 1202 BIOGECO, Laboratory of Forest Entomology & Biodiversity, 69 route d'Arcachon, F-33612 Cestas, France.

(c) Université de Bordeaux 1, UMR1202 BIOGECO, F-33612 Cestas, France

### **Abstract**

For the purpose of sustainable management assessment in plantation forests we aimed at developing biodiversity indicators. We used saproxylic beetles richness as an example to compare the direct and indirect approach by testing individual species abundance and deadwood attributes as predictor variables respectively. Beetles were sampled with flight interception traps in 40 maritime pine plantation stands. The volume and diversity of deadwood was estimated with line intersect and plot sampling in the same stands. Predictive models were built with logistic or Partial Least Square regressions. Deadwood variables appeared to be good predictors of saproxylic beetle richness at the stand-scale with at least 78% of variance explained. Deadwood diversity variables consistently provided better predictive models than volume variables. The best indirect indicator was the diversity of deadwood elements larger than 15cm in diameter. By contrast, it was not possible to develop parsimonious models with abundance of individual species as predictive variables for species richness of saproxylic beetles, thus questioning the concept of direct indicator. At least 16 species abundance variables had to be entered into models to reach the quality of prediction obtained with the indirect approach.

### **Résumé**

Pour faciliter le suivi de la gestion durable des forêts de plantation, nous avons cherché à développer des indicateurs de biodiversité en prenant pour exemple la richesse en Coléoptères saproxyliques. Nous avons comparé l'approche directe et indirecte en utilisant respectivement l'abondance de certaines espèces de coléoptères saproxyliques ou les caractéristiques du bois mort comme variables prédictives. Les Coléoptères ont été inventoriés à l'aide de pièges à interception dans 40 peuplements de pin maritime. Le volume et la diversité des pièces de bois mort ont été estimés à l'aide d'un échantillonnage par transects ou par placettes dans les mêmes plantations. Les modèles prédictifs ont été construits à l'aide de régressions logistiques ou PLS. Les variables locales de bois mort apparaissent comme de bons prédicteurs de la richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques avec jusqu'à 78% de la variance expliquée. Les variables de diversité du bois mort semblent de meilleurs prédicteurs que les variables volumiques. Le meilleur indicateur indirect pourrait être la diversité des pièces de bois mort de diamètre supérieur à 15cm. En revanche, il n'a pas été possible d'obtenir un modèle parcimonieux basé sur l'abondance d'espèces individuelles, ce qui remet en cause la notion d'indicateur direct. Pour obtenir une qualité équivalente à l'approche indirecte, il faudrait prendre en compte l'abondance d'au moins 16 espèces.

### **Keywords**

Indicator, biodiversity, saproxylic beetles, maritime pine, PLS regression.

## **1. Introduction**

Policy makers, forest managers and stakeholders require instruments to evaluate progress towards implementing sustainable forest management (SFM). Nine major inter-governmental processes or initiatives, involving more than 150 countries, have so far developed sets of criteria and indicators for SFM. In Europe, the Ministerial Conferences for the Protection of Forests (MCPFE) have proposed six criteria that relate to key elements of sustainability (MCPFE, 2003). In particular the fourth criterion deals with the "maintenance, conservation and appropriate enhancement of biological diversity in forest ecosystems".

However, biodiversity is extremely difficult to quantify and repeatedly monitor, thus to meet the fourth criteria for biodiversity, relevant indicators have to be developed (Duelli and Obrist, 2003). Ideally a biodiversity indicator should be correlated or a surrogate of biodiversity that is able to provide a continuous assessment, sufficiently sensitive to detect changes early on, widely applicable, easy and cost-effective to measure, collect or calculate (Noss, 1990). Usually no single indicator possesses all these qualities and a set of complementary indicators are required to help assess biodiversity changes (Hansson, 2001).

Usually two main ways are proposed to develop forest biodiversity indicators (Larsson et al., 2001) qualifying "direct" and "indirect" indicators. The "direct" indicator is a descriptor of a particular component of the biodiversity and it derives from direct measures of biodiversity per se. For example, species richness, diversity indices such as the Shannon index, abundance of single or of groups of so-called indicator species, are direct indicators. However, recent studies indicated only weak correlations between species richness in different taxa suggesting that no taxon can be used as good predictor of overall biodiversity (Wolters et al., 2006).

The second type of indicators relies on the assumption that there are key driving factors of biodiversity in forest ecosystems. For example structural factors such as canopy openness can control for microclimatic stand conditions which ultimately influence the diversity of understorey vegetation. Measures of these driving factors can be used as "indirect" indicators of biodiversity.

Nine "indirect" indicators of forest biodiversity have been adopted by the MCPFE scheme, among which is the "volume of standing and lying deadwood" (MCPFE 2003). The latter also belongs to the Streamlining European 2010 Biodiversity Indicators or SEBI 2010 (EEA, 2007). The main rationale behind the selection of this particular indicator is that 20 to 25% of forest-dwelling species depend on deadwood (Elton, 1966; Siitonen, 2001). Species which, during some part of their life cycle, depend on deadwood, wood-rotting fungi or on other saproxylic species are termed saproxylic (Speight, 1989).

Several studies have demonstrated a significant positive correlation between the amount of deadwood and the species richness of saproxylic beetles (Økland et al., 1996; Martikainen et al., 2000; Grove, 2002; Sippola et al., 2002; Similä et al., 2003; Jacobs et al., 2007; McGeoch et al., 2007), wood-inhabiting fungi (Bader, 1995; Penttillä et al., 2004; Stokland et al., 2004; Similä et al., 2006), mammals or birds (Mac Nally et al., 2001).

Nevertheless, some authors pointed out that the diversity of deadwood (type, dimension and decay stage) are equally important for species diversity, particularly for saproxylic beetles, as it represents the variety of possible microhabitats (Siitonen, 2001; Similä et al., 2003; Ranius and Jonsson, 2007). Therefore, the "volume of deadwood" indicator might be improved by also taking into account the quality of deadwood as suggested by Schaefer and Bütler (2004).

Stokland et al (2004) have validated the ability of several deadwood descriptors to predict species richness of threatened fungi species in Norwegian forests. They call for similar studies to be carried out on other saproxylic organisms across a wide range of forests types. To our knowledge, such investigations have never been conducted in southern European forests.

However, the relevance of deadwood as universal biodiversity indicator has been criticized by several authors (Noss, 1990; Failing and Gregory, 2003). They referred to forest types that are subject to frequent fires and where deadwood is generally not a naturally occurring structural element. One may also argue that woody debris are not crucial elements for biodiversity in planted forests since the intensive management of plantations, including ploughing and understorey tending, can considerably reduce the amount and persistence of deadwood. But a large-scale assessment of planted forests biodiversity in Britain showed that deadwood quantity and quality is still an important driving factor for lichens, bryophytes and fungi diversity (Humphrey et al., 2002). Smith et al. (2008) also found strong relationships between the volume of coarse woody debris and saproxylic hoverflies diversity in plantation forests. Recently we also found that deadwood averaged 15 m<sup>3</sup>/ha and was present throughout a cultivated forestry cycle in maritime pine plantations of south-western France (Brin et al., 2008).

Another approach for biodiversity assessment consists of searching for direct indicators, i.e. the abundance or diversity of single or groups of species that are significantly correlated with total species richness (Lindenmayer et al., 2000). Interesting results have been found by some authors (Duelli and Obrist, 1998; Mac Nally and Fleishman, 2004) but to date there has been no clear evidence for suitable direct indicators for forest-dwelling species diversity and even less for saproxylic species (Sætersdal et al., 2005; Similä, et al., 2006). It appears though, that 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).

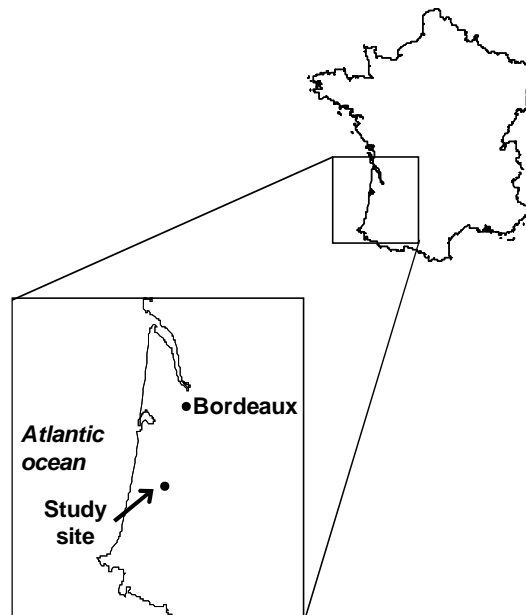
Thus, for saproxylic species diversity, the question remains whether it is better to use deadwood or some key species as an indicator. To help in reaching an answer, this study focused on saproxylic beetles, which represent about 20% of saproxylic species (Siitonen, 2001) and concerned intensively managed forest plantations of maritime pine. Its main objectives were:

- 1) To relate saproxylic beetles richness to deadwood descriptors in order to develop indirect indicators.
- 2) To identify saproxylic beetle species, the abundance of which is correlated to species richness, in order to develop direct indicators.
- 3) To compare direct and indirect indicators on the basis of relevance, accuracy and cost-effectiveness.

## **2. Material and methods**

### *2.1. Study area and sample design*

The Landes de Gascogne forest is located in south-western France and represents the largest artificial forest of Europe (1 million ha) (Fig.1). It is an intensively managed plantation of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), a native species in this region. Current silvicultural practices are characterized by pure, even-aged stands with clear-cut harvesting at ca 40-50 years, mechanical soil preparation and fertilising, frequent thinning, pruning and mechanical removal of the understorey vegetation.



**Figure 1:** Location of the study area in south-western France.

A total of 40 maritime pine stands were sampled within an area of 64 km<sup>2</sup> (8 x 8 km) along a systematic grid with sampled stands arranged in staggered rows. Sampled stands were separated by 2 km along grid lines and by 1.4 km with regards to the diagonal of the staggered row design.

### *2.2. Sampling of woody debris*

Dead wood with a diameter 1cm at least was measured during autumn 2005. Downed Woody Debris (DWD) were inventoried using the Line Intersect Sampling (LIS) method (De Vries, 1973; Marshall et al., 2000). DWD larger than 5 cm in diameter were sampled on four 25m long transects, whereas smaller pieces assessed on four 5m long sub-transects. Data from all transects per stand were pooled for statistical analysis. Stumps were inventoried on 5 lines of 20 meters along tree rows (ca. 360 m<sup>2</sup>) or in a circular sub-plot of ca. 710 m<sup>2</sup> (15 m radius) if tree rows were not apparent (old stands). On all snags the height and diameter at breast height were measured in two circular sub-plots in each stand, one based on the French National Forest Inventory protocol, the second sub-plot consisting of a fixed number of 20 living trees encountered in a spiral-walk. The stage of decomposition of any type of deadwood was qualified according to three classes: (I) fresh, (II) initial decay, (III) advanced decay. Further details on deadwood sampling and volume computations are provided in Brin et al. (2008).

### 2.3. Beetles sampling

Beetles were sampled with Polytrap™ which is a manufactured window trap. Each trap consisted of two transparent plastic panes (40 x 60 cm) placed crosswise, with a funnel and a container below the panes. The containers were filled with salt water and some detergent to ensure insect preservation. Two traps were placed about 50 m apart, in each sampled stand, for a total number of 80. The trapping period was 10 May – 30 August 2005. Traps were assessed four times during that period with no permutation.

### 2.4. Data analysis

The two traps in each location were pooled together to be considered one sample. The number of species caught per plot was used as a measure of species diversity. We chose not to standardize species richness according to the sample size (by using rarefaction techniques). Since the samples were collected with a standard trapping effort we considered that differences in the numbers of individuals caught between sample plots reflect real differences in the abundance of flying beetles.

First the volume of deadwood was calculated for each combination of type (downed, stumps, snags), decay stage (I, II, III) and diameter classes (1-2.5 cm, 2.6-5 cm, 5.1-10 cm, 10.1-15 cm, 15.1-20 cm, >20 cm), thus providing 54 independent volume descriptors (Tab. 1).

**Table 1** : Deadwood variables used for prediction of the species richness of saproxylic beetles (DWD: Downed Woody Debris).

Variable	Explanation	Theoretical range	Observed range
<i>Volume descriptors</i>			
V <sub>ddw_ij</sub>	Volume of DWD of diameter class “i” and decomposition stage “j” (m <sup>3</sup> /ha)	-	0-16.2
V <sub>stp_ij</sub>	Volume of stumps of diameter class “i” and decomposition stage “j” (m <sup>3</sup> /ha)	-	0-6.85
V <sub>sng_ij</sub>	Volume of snags of diameter class “i” and decomposition stage “j” (m <sup>3</sup> /ha)	-	0-17.25
<i>Diversity descriptors</i>			
D <sub>tot1</sub>	Diversity of all deadwood pieces with a minimum diameter of 1 cm	0-54	2-25
D <sub>ddw1</sub>	Diversity of downed deadwood pieces with a minimum diameter of 1 cm	0-18	0-13
D <sub>stp1</sub>	Diversity of stumps with a minimum diameter of 1 cm	0-18	0-10
D <sub>sng1</sub>	Diversity of snags with a minimum diameter of 1 cm	0-18	0-2
D <sub>tot10</sub>	Diversity of all deadwood pieces with a minimum diameter of 10 cm	0-27	0-16
D <sub>ddw10</sub>	Diversity of downed deadwood pieces with a minimum diameter of 10 cm	0-9	0-6
D <sub>stp10</sub>	Diversity of stumps with a minimum diameter of 10 cm	0-9	0-9
D <sub>sng10</sub>	Diversity of snags with a minimum diameter of 10 cm	0-9	0-2
D <sub>tot15</sub>	Diversity of all deadwood pieces with a minimum diameter of 15 cm	0-18	0-11
D <sub>ddw15</sub>	Diversity of downed deadwood pieces with a minimum diameter of 15 cm	0-6	0-4
D <sub>stp15</sub>	Diversity of stumps with a minimum diameter of 15 cm	0-6	0-6
D <sub>sng15</sub>	Diversity of snags with a minimum diameter of 15 cm	0-6	0-2
D <sub>tot20</sub>	Diversity of all deadwood pieces with a minimum diameter of 20 cm	0-9	0-5
D <sub>ddw20</sub>	Diversity of downed deadwood pieces with a minimum diameter of 20 cm	0-3	0-2
D <sub>stp20</sub>	Diversity of stumps with a minimum diameter of 20 cm	0-3	0-3
D <sub>sng20</sub>	Diversity of snags with a minimum diameter of 20 cm	0-3	0-2

An index of deadwood diversity ( $D_{tot1}$ ) was calculated as the number of observed combinations formed by the three types (downed, stumps, snags), the three decay stages (I, II, III) and the six diameter classes from 1cm (1-2.5 cm, 2.6-5 cm, 5.1-10 cm, 10.1-15 cm, 15.1-20 cm, >20 cm), as suggested by Siitonen et al (2000). Theoretically,  $D_{tot1}$  values ranged from 0 to 54. In practice,  $D_{tot1}$  equaled 54 in one stand if at least one piece of deadwood was observed in each of the 54 categories. We computed 3 other diversity indices:  $D_{ddw1}$ ,  $D_{sng1}$  and  $D_{stp1}$  for the diversity of downed woody debris, snags and stumps, respectively. Their values ranged from 0 to 18. We calculated the same four indices for diameter classes above 10, 15 and 20 cm, respectively. In total we produced sixteen deadwood diversity descriptors (Tab. 1).

Partial Least Square (PLS) regressions were used to relate saproxylic beetle richness as response variable to independent variables such as volume and diversity of different deadwood compartments (Tab. 1). The PLS method circumvents the problem of multicollinearity among independent variables by creating latent orthogonal variables, or components, that explain both the variation in the x-matrix and the response variable (Tenenhaus, 1998). To assess how many components are optimal, we plot the root mean squared error of prediction (RMSEP) against the number of components so as to identify the number of components corresponding to the first local minimum of the RMSEP (Mevik and Wehrens, 2007).

Another advantage of the PLS regression is to provide information about the relative influence of each predictor, the variable importance in the projection (VIP). Predictors with a VIP-value > 1 are considered the most relevant to explain variation in the response variable (Tenenhaus, 1998). The PLS-regression is increasingly used in ecological studies both for dealing with multicollinearity and identifying important variables (Johansson and Nilsson, 2002; Schmidlein and Sassin, 2004; Ekblad et al., 2005; Sarthou et al., 2005).

Concerning the indirect indicator approach, the search for predictive models was conducted in several steps. We first considered different subsets of all possible deadwood volume and diversity variables for four minimum diameter thresholds (i.e. 1, 10, 15 and 20 cm).

For each subset a first PLS-regression was computed to give a “complete” model and to identify the most relevant predictors (VIP>1). Those variables were then used to build two parsimonious models for each of the four diameter thresholds. The first one was constituted by all relevant predictors, and the second one, called “diversity model”, only used the diversity variables.

As the “diversity model” based on the 15 cm diameter threshold appeared to be the most promising, we went further into the simplification by excluding types (stumps, downed woody debris or snags) or decomposition stages in the set of diversity variables.

We also performed four logistic regressions with the four most relevant single variables (i.e. volume or diversity of deadwood larger than 1 cm in diameter and volume or diversity of deadwood larger than 15 cm in diameter).

The general formula for logistic functions is:

$$Y = C + \frac{K}{1 + a e^{-bX}} \quad (1)$$

where the intercept equals C and the asymptotic value is C + K.



The function can be centered and reduced to vary between 0 and 1 as follows

$$y = \frac{Y - C}{K} = \frac{1}{1 + a e^{-b X}} \quad (2)$$

The new function  $y$  is linearisable through the logit transformation:

$$\ln\left(\frac{y}{1-y}\right) = bX - \ln(a) \quad (3)$$

We used the volume of deadwood above 1cm in diameter and the number of saproxylic species per stand as reference dataset to estimate  $C$  and  $K$  because it provided the largest number of different  $x$  values and longest range of variation along the  $x$  axis. The mean number of saproxylic beetles species caught in stands where no pieces of deadwood were observed equaled 29, giving  $C = 29$ . Since the logistic function is symmetrical, the mid-asymptotic value is reached at the mid-value of the  $x$  range. The maximum observed value of the volume of deadwood ( $V_{\text{tot1}}$ ) was  $63 \text{ m}^3/\text{ha}$ . The number of captured saproxylic beetle species in stands with  $V_{\text{tot1}} = 30\text{-}32 \text{ m}^3/\text{ha}$  averaged 41.5, giving  $K = (41.5 \times 2) - 29 = 54$ . We used the same values of  $C$  and  $K$  to center and reduce the four logistic functions to make it possible further comparisons.

The root mean squared error of prediction (RMSEP) and the coefficient of determination ( $R^2$ ) were used as performance criteria to compare models. We aimed at reducing the RMSEP and increasing  $R^2$ . Our dataset was not large enough to allow an estimation of the RMSEP with an independent test set. We therefore used an internal estimation method, the leave-one-out cross-validation. This method is widely used and recommended for the estimation of the RMSEP (Mevik and Cederkvist, 2004).

For the direct indicators approach, we performed a first PLS-regression to relate saproxylic species richness to the abundance of the 106 species that occurred in at least 3 stands (Appendix). The complete model with the 106 independent variables was used to select variables with VIP-value equal or greater than 1. We computed then three parsimonious models with groups of a decreasing number of selected variables identified by a break in the VIP profile.

All analyses were performed with R software (R Development Core Team, 2008) using the pls package (Wehrens and Mevik, 2007).

### 3. Results

#### 3.1. Beetle sample overview

A total of 12 384 individual beetles were caught. Of these, 7124 individuals were saproxylic beetles belonging to 229 species and 44 families. Half of the species were represented per one or two individuals. The average number of species by plot was 35.9 (CV=26.5%), ranging from 21 to 67.

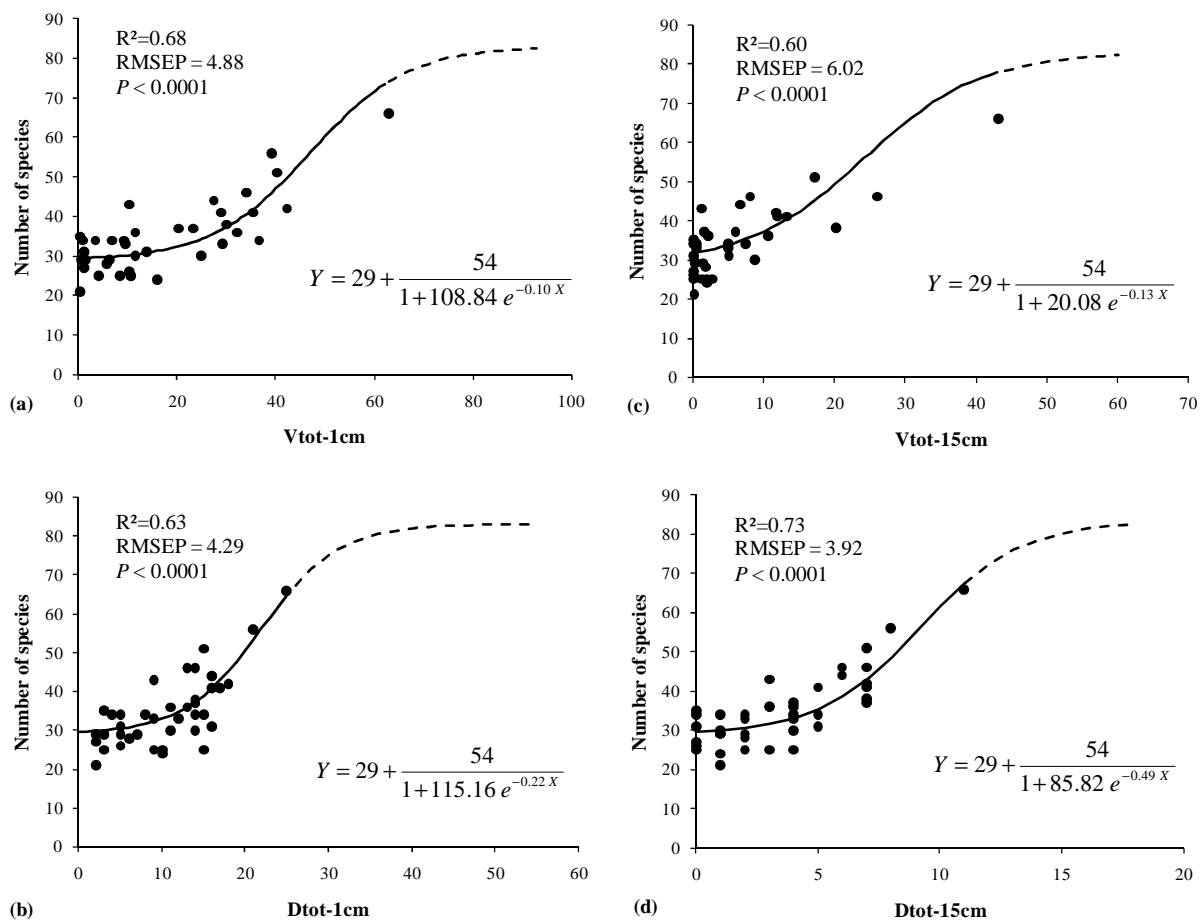
#### 3.2. Relationships between deadwood attributes and species richness of saproxylic beetles

Among the 18 PLS models computed, the one constructed with all deadwood descriptors for wood above 15 cm in diameter appeared to explain the largest fraction of variance of saproxylic beetle species richness ( $R^2=0.78$ ) (Tab.2). We therefore focused on this set of independent variables to look for more parsimonious models. Two models were of interest: one with the 10 variables that showed a VIP value higher than 1 had the lowest RMSEP (5.2); the second, with only the four diversity variables with  $VIP>1$  had a slightly higher RMSEP (5.3, Tab.2). Both of them explained an important fraction of the species richness deviance with an  $R^2$  of 0.72 and 0.71, respectively. Further reduction in the number of variables entered in the model resulted in higher RMSEP and lower  $R^2$ .

**Table 2** : Results of PLS regressions with deadwood volume and diversity variables as predictors of the species richness of saproxylic beetles (RMSEP: root mean squared error of prediction).

Minimum diameter	Models	Nb of variables	RMSEP	$R^2$	$P$
1 cm	All independent variables	33	6,7	0,75	0,877
	Important variables (VIP>1)	15	5,9	0,73	<0.001
	Diversity variables	4	6,7	0,55	<0.001
10 cm	All independent variables	24	6,2	0,76	0,080
	Important variables (VIP>1)	12	5,8	0,74	<0.001
	Diversity variables	3	6,4	0,60	<0.001
15 cm	All independent variables	20	5,7	0,78	0,006
	Important variables (VIP>1)	10	5,2	0,72	<0.001
	Diversity variables	4	5,3	0,71	<0.001
	Diversity variables without decomposition class n°1	4	5,6	0,68	<0.001
	Diversity variables without decomposition class n°2	4	6,6	0,58	<0.001
	Diversity variables without decomposition class n°3	4	6,2	0,63	<0.001
	Diversity variables without snags	2	6,1	0,67	<0.001
	Diversity variables without stumps	2	6	0,63	<0.001
	Diversity variables without downed dead wood	2	6,5	0,59	<0.001
20 cm	All independent variables	13	6,5	0,60	0,008
	Important variables (VIP>1)	8	6,3	0,62	<0.001
	Diversity variables	4	6,3	0,61	<0.001

Among the logistic regression models with single independent variables (Fig. 2), the one based on the diversity index of all deadwood for a minimum inventory threshold of 15 cm in diameter had the lowest RMSEP (3.92) with also the best  $R^2$  (0.73, Fig.2d). It appeared to perform better than any of the PLS models computed.



**Figure 2:** Logistic regressions of species richness by the volume (a and c) and the diversity (b and d) of deadwood (a and b : minimum diameter threshold of 1 cm; c and d : minimum diameter threshold of 15 cm) (RMSEP: root mean squared error of prediction).

### 3.3. Relationships between single species abundance and species richness of saproxylic beetles

The complete model with 106 independent abundance variables allowed to identify 35 variables with VIP higher than 1. The model built with these selected variables had good predicting performances (RMSEP = 4.42,  $R^2 = 0.90$ , Tab.3). RMSEP increased and  $R^2$  decreased in more parsimonious models (Tab.3). At least the abundance of 16 different species had to be used in the model to reach an explanatory level similar to those obtained with indirect indicators (i.e.  $R^2 > 0.7$ ) for similar RMSEP (ca. 5.04).

**Table 3:** Results of PLS regressions with species abundance as predictors of the species richness of saproxylic beetles (RMSEP: root mean squared error of prediction). The number of independent variables (predictors) entered in the model is indicated in brackets.

Species	VIP	Model 1 (p=35)	Model 2 (p=28)	Model 3 (p=22)	Model 4 (p=16)	Model 5 (p=6)
<i>Hylastes attenuatus</i>	2.22	x	x	x	x	x
<i>Hylobius abietis</i>	2.22	x	x	x	x	x
<i>Prionus corarius</i>	2.13	x	x	x	x	x
<i>Hylis olexai</i>	2.11	x	x	x	x	x
<i>Crypturgus cinereus</i>	2.06	x	x	x	x	x
<i>Wanachia triguttata</i>	2.02	x	x	x	x	x
<i>Arhopalus rusticus</i>	1.84	x	x	x	x	
<i>Mesocoelopus niger</i>	1.80	x	x	x	x	
<i>Anisotoma humeralis</i>	1.79	x	x	x	x	
<i>Rhagium inquisitor</i>	1.77	x	x	x	x	
<i>Brachytemnus porcatus</i>	1.76	x	x	x	x	
<i>Stenagostus rhombeus</i>	1.76	x	x	x	x	
<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	1.72	x	x	x	x	
<i>Thanasimus formicarius</i>	1.69	x	x	x	x	
<i>Enicmus rugosus</i>	1.67	x	x	x	x	
<i>Orthotomicus erosus</i>	1.66	x	x	x	x	
<i>Philonthus succicola</i>	1.48	x	x	x		
<i>Hylurgus ligniperda</i>	1.47	x	x	x		
<i>Dircaea australis</i>	1.46	x	x	x		
<i>Cetonia aurata</i>	1.38	x	x	x		
<i>Anaspis maculata</i>	1.29	x	x	x		
<i>Euglenes oculatus</i>	1.29	x	x	x		
<i>Ptinus dubius</i>	1.21	x	x			
<i>Anaspis lurida</i>	1.21	x	x			
<i>Hylastes angustatus</i>	1.20	x	x			
<i>Xyleborus saxesenii</i>	1.20	x	x			
<i>Magdalis memnonia</i>	1.20	x	x			
<i>Diaperis boleti</i>	1.15	x	x			
<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	1.14	x	x			
<i>Hylastes ater</i>	1.13	x	x			
<i>Nemozoma elongatum</i>	1.01	x				
<i>Cartodere nodifer</i>	1.00	x				
<i>Clamoris crenata</i>	1.00	x				
	RMSEP	4.32	4.62	5.22	5.04	8.40
	R <sup>2</sup>	0.90	0.86	0.81	0.78	0.67
	P	0.565	0.063	0.008	<0.001	<0.001

### 3.4. Sampling cost

The time required for sampling deadwood in maritime pine plantations ranged from 20 to 135 min per sampling unit and averaged 52 min for two people involved, giving ca. 100 min for one person. It took almost 200 min for one person to assess the two window traps in each sampled stand and an additional time of ca. 200 min was needed to sort out and identify saproxylic beetle species. All in all the time spent to get the list and abundance of saproxylic beetle species captured in one stand reached ca. 400 min for one person.

## **4. Discussion**

### *4.1. Direct indicators*

Species data were difficult to use for indicating the total diversity as it required to include at least 16 species to get an explanatory value in level with the best environmental variables (Tab.2 and Tab.3). Even though some of the species in the model are easy to recognize (e.g. *Prionus coriarius*, *Hylobius abietis*, *Thanasimus formicarius*, *Diaperis boleti*) most of them can only be identified by a specialist (e.g. *Hylis olexai*, *Crypturgus cinereus*, *Anisotoma humeralis*, *Aulonotroscus brevicollis*, *Enicmus rugosus*). Furthermore, the time needed to trap, identify and count the individual species of saproxylic beetle was four times higher than the time required for sampling deadwood at the stand level.

Reducing the number of individual species' abundances in the model would not result in a proportional reduction of consumed time because in any case all species have to be trapped and sorted out. To our knowledge, there is no model based on a combination of individual "indicator" species or presence that can predict the saproxylic beetles richness. Richer species assemblages have been observed when a tree was colonized by *Cerambyx cerdo* (Buse et al., 2007) or *Osmoderma eremita* (Ranius, 2002). The presence of these easy to find and identify beetles may be useful to indicate especially rich communities of saproxylic species but cannot be considered as indicators of species richness since they do not provide any clues on the absolute number of species.

### *4.2. Indirect indicators*

In the sampled pine plantations, deadwood attributes at the stand-scale appeared to be good predictors of the saproxylic beetle richness with at most 78% of variance explained (Tab.2). There are contrasting results on the relevance of physical variables to saproxylic species richness. Whereas positive correlation between the volume of deadwood and saproxylic beetle richness at the plot level have been often observed (Grove, 2002, Martikainen et al, 2000; Siipola et al, 2002; Similä et al, 2003; McGeoch et al, 2007); several authors found no relationships between the local amount of deadwood and the richness of saproxylic beetle assemblages (Siitonen, 1994; Økland, et al., 1996; Similä, et al., 2006; Franc et al., 2007).

Likewise, a part of species richness variance remained unexplained by the predictive models in this study. For example, in the pine plantations sampled, a minimum of 20 to 35 saproxylic beetle species were observed irrespective to the local abundance or diversity of deadwood. Several reasons may account for these discrepancies.

In the cited studies, what is considered as local scale referred to a broad range of sampled surfaces, from 0.01ha to 2 ha. Interestingly, all positive and significant effects of the local amount of deadwood on saproxylic beetle richness were observed at a scale comprised between 0.5 ha and 1 ha (Grove, 2002; Martikainen et al, 2000; Siipola et al, 2002). By contrast no or weak effects were detected at smaller scale (i.e. 0.01 ha and 0.16 ha) or at larger scale (i.e. 2 ha) (Siitonen, 1994; Økland et al 1996; Similä et al, 2006; Franc et al, 2007). This sampling scale effect may reflect the importance of two factors, the dispersal capacities of flying saproxylic beetles and the local distribution area of suitable habitat. Saproxylic beetle communities encompass species with different dispersal abilities and traps can catch long distance flying beetles that did not originate from the sampled stand.

The predominance of highly mobile species in the assemblage of sampled beetles may then result in poor correlation with local deadwood measurement (Nilsson and Baranowski, 1997; Jonsson et al., 2005). It is important in biodiversity monitoring that the scale of the sampling corresponds to the dispersal ability of the sampled taxa (Økland et al., 1996, Franc et al., 2007).

Moreover, in maritime pine forest, it has been shown that stand but also landscape variables had to be taken into account to interpret local species assemblages of birds, carabids, spiders (Barbaro et al., 2005) and butterflies (Van Halder et al., 2008). On the other hand, deadwood sampling methods may not be appropriate.

If the sampled area is too small, the range in deadwood volume or diversity may be too narrow to allow identifying significant correlation with species richness (Similä et al., 2006). Some elements are also often overlooked, such as dead branches in tree crown, polypores or fallen cones that are also habitats for some saproxylic beetles (Winter and Möller, 2008). We therefore suggest combining local abundance of several deadwood compartments to variables measured at broader-scale, such as landscape heterogeneity or fragmentation, in order to develop relevant set of indicators for saproxylic beetle diversity.

One of the main advantages of the indirect approach is that it saves time in data collection. The indirect indicators, i.e. the deadwood variables, can be documented in almost four times less than direct beetle sampling. Furthermore, the best and most parsimonious models that we obtained were constructed by entering variables of volume or diversity of pieces of deadwood larger than 15cm in diameter. This finding may allow further reduction in the time spent on deadwood inventory since only large pieces would have to be considered.

PLS procedure was used to test the interest of splitting coarse grain variables, such as total volume or diversity, into fine grain variables, i.e. volume or diversity of each sub-compartment of deadwood, in order to investigate more parsimonious predictive models and ultimately reduce the sampling effort. Results show that, in the context of pine plantations and for the same dimension threshold of sampled pieces of deadwood, the use of total volume or diversity variables lead to higher proportion of explained variance and lower error of prediction than using of more detailed variables.

Furthermore, the logistic regressions with total volume or diversity variables are probably more ecologically sound because of their analogy to species-area relationship (Arrhenius, 1921; Preston, 1960 *in* Quin et al., 2006) where there is extinction threshold (Fahrig, 2001). Just as the number of species reaches a maximum beyond certain level of sampling effort or sampling area, the number of saproxylic beetle species cannot increase indefinitely with the amount of deadwood.

An important outcome of this study is that deadwood diversity variables consistently provided better predictive models than volume variables. This is consistent with previous findings about the importance of deadwood quality for saproxylic assemblages (Similä et al., 2003, McGeoch et al., 2007). Diversity variables are probably more informative than abundance variables (i.e. volume per ha) as they may reflect the diversity of available habitats. Saproxylic species communities depend on a wide spectrum of different habitat requirements and the ability of saproxylic species to exploit deadwood as breeding substrate is often restricted to certain size, type or stages of decay (Jonsell et al., 1998; Siitonen, 2001; Schuck et al., 2004; Stokland, et al., 2004). The other interest of using diversity variables is that it can help reduce the time spent to sample deadwood since only the presence of deadwood pieces within each sub-category will have to be recorded instead of sampling them all and measuring all their diameters.

### 4.3. Implications for forestry and biodiversity monitoring

Stand-level indicators are useful because they correspond to the operational scale for forest managers (Failing and Gregory, 2003). An interesting feature of structure-based indicators such as deadwood volume is that they can be related to silvicultural operations. A model for predicting the volume of downed deadwood and stumps in pine maritime plantation was developed by combining inputs from thinning operations and loss with time (Brin et al, 2008).

Now that significant correlation between volume of deadwood and saproxylic beetle species richness were found, deadwood accumulation can be used in a model to help predict the effect of alternative forestry practices on saproxylic beetles diversity. By doing so, one of the main expectations for sustainable forest management indicators, which is to allow for detecting changes in response to new management options will be met (Noss, 1990). For example, the model could be used for testing whether shortening the forestry cycle would result in a lower volume and diversity of deadwood through reduced number of thinning operations and interruption of the decay process.

A step further will be to define benchmarks for deadwood abundance or diversity that would ensure the maintenance of saproxylic beetle diversity. Nilsson et al. (2001) suggested that at least 20% of the total amount of deadwood encountered in old-growth forest should be left in managed stands. Stokland et al (2004) also recommended comparing the indicator values with “natural reference levels”. Unfortunately, natural or old-growth *Pinus pinaster* forests are no longer available in the study area.

The value of habitat availability at which the probability of species persistence changes most quickly (inflexion point) is often considered as the extinction threshold (Fahrig, 2001). Either for conservation purposes or sustainable forest management, it is of high relevance to identify such extinction thresholds (Angelstam et al., 2003; Bütler et al., 2004). Using this single species extinction threshold approach, Ranius and Jonsson (2007) tried to identify an extinction threshold for saproxylic species assemblages, using computer simulations of deadwood dynamics and information about substrate requirement. However, they failed to identify any particular amount of deadwood as an extinction threshold for wood-living communities.

Nor could the logistic regression model be used in this study to extrapolate the optimum volume of deadwood per stand to reach the maximum species richness. The only way to establish benchmarks in volume or diversity of deadwood to be maintained in maritime pine plantations would be then the experimental approach with the cutting of an increasing volume of wood that broadens the observed distribution pattern.

It is important to acknowledge that one should not deduce from our datasets and analyses what the most important deadwood variables for the preservation of saproxylic beetle species richness are. As emphasized by Mac Nally (2000), predictive models should not be considered as explanatory models. PLS regressions are not appropriate to assess variables that are not important (Vancolen, 2004). In our dataset, some variables were excluded from parsimonious models due to lack of variance. Again further investigations are needed to sample deadwood and saproxylic beetles across a wider gradient of forestry conditions, for example in more ancient or less intensively managed maritime pine stands, in order to better identify significant explanatory variables.

## **5. Acknowledgements**

We are grateful to people involved in the identification of several beetle families: Pascal Leblanc, Pierre Berger, Christophe Bouget, Thierry Noblecourt, Eric de Laclos, Laurent Schott, Gianfranco Liberti, Marc Tronquet, Patrick Dauphin, Jean-Philippe Tamisier and Bernard Moncoutier. We are also grateful to Meghan Anderson who read and commented an early version of this manuscript.

Support for this project came from the project “Sustainable Forest management: a network of pilot zones for operational implementation (FORSEE)” financed by the European Union (FEDER) and from the project RESINE financed by ECOFOR.

## **6. References**

- Angelstam P.K., Bütler R., Lazdinis M., Mikusinski G., Roberge J.M., 2003. Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation - dead wood as an example. *Ann. Zool. Fennici* 40: 473-482.
- Arrhenius O., 1921. Species and area. *J. Ecol.* 9: 95-99.
- Bader P., Jansson, S, Jonsson, B.G., 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biol. Conserv.* 72: 355-362.
- Barbaro L., Pontcharraud L., Vétillard F., Guyon D., Jactel H., 2005. Comparative responses of birds, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience* 12: 110-121.
- Brin A., Meredieu C., Piou D., Brustel H., Jactel H., 2008. Changes in quantitative patterns of dead wood in maritime pine plantations over time. *Forest. Ecol. Manag. in press.*
- Buse J., Schroder B., Assmann T., 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle - A case study for saproxylic insect conservation. *Biol. Conserv.* 137: 372-381.
- Bütler R., Angelstam P., Ekelund P., Schlaeffer R., 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol. Conserv.* 119: 305-318.
- De Vries P.G., 1973. A general theory on line intersect sampling with application to logging residue inventory, Wageningen, The Netherlands,
- Duelli P., Obrist M.K., 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodivers. Conserv.* 7: 297-309.
- Duelli P., Obrist M.K., 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agricult. Ecosys. Environ.* 98: 87-98.
- EEA, 2007. Halting the loss of biodiversity by 2010 : proposal for a first set of indicators to monitor progress in Europe. Rep. No 11/2007, Copenhagen, 186 pp.
- Ekblad A., Boström B., Holm A., Comstedt D., 2005. Forest soil respiration rate and  $\delta^{13}C$  is regulated by recent above ground weather conditions *Oecologia* 143: 136-142.
- Elton C.S., 1966. Dying and dead wood. In: CS Elton (Ed.), *The Pattern of Animal Communities*, New York, pp. 279-305.
- Fahrig L., 2001. How much habitat is enough? *Biol. Conserv.* 100: 65-74.
- Failing L., Gregory R., 2003. Ten common mistakes in designing biodiversity indicators for forest policy. *J. Environ. Manag.* 68: 121-132.



- Franc N., Gotmark F., Økland B., Norden B., Paltto H., 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biol. Conserv.* 135: 86-98.
- Grove S.J., 2002. Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect fauna integrity : a case study from the Australian lowland tropics. *Ecol. Indic.* 1: 171-188.
- Hansson L., 2001. Indicators of biodiversity : recent approaches and some general suggestions. *Ecol. Bull.* 50: 223-229.
- Humphrey J.W., Davey S., Peace A.J., Ferris R., Harding K., 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biol. Conserv.* 107: 165-180.
- Jacobs J.M., Spence J.R., Langor D.W., 2007. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agric. For. Entomol.* 9: 3-16.
- Johansson M.E., Nilsson C., 2002. Responses of riparian plants to flooding in free-flowing and regulated boreal rivers: an experimental study *J. Appl. Ecol.* 39: 971-986.
- Jonsell M., Weslien J., Ehnstrom B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodivers. Conserv.* 7: 749-764.
- 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.
- Juutinen A., Mönkkönen M., Sippola A.-L., 2006. Cost-efficiency of decaying wood as surrogate for overall species richness in boreal forests. *Conserv. Biol.* 20: 74-84.
- Larsson T.-B., Angelstam P., Balent G., Barbati A., Bijlsma R.-J., Boncina A., Bradshaw R., Bücking W., Ciancio O., Corona P., Diaci J., Dias S., Ellenberg H., Fernandes F.M., Fernandez-Gonzalez F., Ferris R., Frank G., Møller P.F., Giller P.S., Gustafsson L., Halbritter K., Hall S., Hansson L., Innes J., Jactel H., Keannel Dobbartin M., Klein M., Marchetti M., Mohren F., Niemelä P., O'Halloran J., Rametsteiner E., Rego F., Scheidegger C., Scotti R., Sjöberg K., Spanos I., Spanos K., Standovár T., Svensson L., Åge Tømmerå B., Trakolis D., Uuttera J., VanDenMeersschaut D., Vandekerkhove K., Walsh P.M., Watt A.D., 2001. Biodiversity evaluation tools for european forests. *Ecol. Bull.* 50: 127-139.
- Lindenmayer D.B., Margules C.R., Botkin D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conserv. Biol.* 14: 941-950.
- Mac Nally R., 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between and reconciliation of 'predictive' and 'explanatory' models. *Biodivers. Conserv.* 9: 655-671.
- Mac Nally R., Fleishman E., 2004. A successful predictive model of species richness based on indicator species. *Conserv. Biol.* 18: 646-654.
- 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. *Biol. Conserv.* 99: 191-205.
- Marshall P.L., Davis G., LeMay V.M., 2000. Using Line Intersect Sampling for Coarse Woody Debris. Rep. TR-003, Forest Service, British Columbia, Vancouver Forest Region, 34 pp.

- 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.
- McGeoch M.A., Schroeder M., Ekblom B., Larsson S., 2007. Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures. *Divers. Distrib.* 13: 418-429.
- MCPFE, 2003. Improved Pan-European indicators for sustainable forest management. Rep. MCPFE Liaison Unit Vienna, Vienna, 6 pp.
- Mevik B.H., Cederkvist H.R., 2004. Mean squared error of prediction (MSEP) estimates for principal component regression (PCR) and partial least squares regression (PLSR). *J. Chemometr.* 18: 422-429.
- Mevik B.H., Wehrens R., 2007. The pls Package: Principal Component and Partial Least Squares Regression in R. *J. Stat. Soft.* 18: 1-24.
- Nilsson S.G., Baranowski R., 1997. Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography* 20: 491-498.
- Nilsson S.G., Hedin J., Niklasson M., 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scand. J. Forest. Res.* 3: 10-26.
- Noss R., 1990. Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4: 355-364.
- 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. *Biodivers. Conserv.* 5: 75-100.
- Ouin A., Sarthou J.-P., Bouyjou B., Deconchat M., Lacombe J.-P., Monteil C., 2006. The species-area relationship in the hoverfly (Diptera, Syrphidae) communities of forest fragments in southern France. *Ecography* 29: 183-190.
- Penttillä R., Siitonen J., Kuusinen M., 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* 117: 271-283.
- Preston F.W., 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41: 785-790.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ranius T., 2002. *Osmoderma eremita* as an indicator of species richness of beetles in tree hollows. *Biodivers. Conserv.* 11: 931-941.
- 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. *J. Nat. Conserv.* 15: 120-130.
- Sætersdal M., Gjerde I., Blom H.H., 2005. Indicator species and the problem of spatial inconsistency in nestedness patterns. *Biol. Conserv.* 122: 305-316.
- Sarthou J.-P., Ouin A., Arrignon F., Barreau G., Bouyjou B., 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *Eur. J. Entomol.* 102: 539-545.
- Schlaepfer R., Büttler R., 2004. Critères et indicateurs de la gestion des ressources forestières : prise en compte de la complexité et de l'approche écosystémique. *Rev. For. Fra.* LVI: 431-444.

- Schmidtlein S., Sassin J., 2004. Mapping of continuous floristic gradients in grasslands using hyperspectral imagery. *Remote. Sens. Environ.* 92: 126-138.
- Schuck A., Meyer P., Menke N., Lier M., Lindner M., 2004. Forest biodiversity indicator : dead wood - a proposed approach towards operationalising the MCPFE indicator. In: Marchetti, M. (Ed.), *Monitoring and Indicators of forest biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality*, EFI Proceedings, 49-77.
- Siitonen J., 1994. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests : a comparison based on two sampling methods. *Ann. Zool. Fennici* 31: 89-95.
- Siitonen J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms : Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49: 11-41.
- Siitonen J., Martikainen, P., Punttilä, P., Rauh, J. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest. Ecol. Manag.* 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. Ecol. Manag.* 174: 365-381.
- Similä M., Kouki J., Monkkonen 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? *Ecol. Indic.* 6: 686-700.
- Sippola A.L., Siitonen J., Punttila P., 2002. Beetle diversity in timberline forests : a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. *Ann. Zool. Fennici* 39: 69-86.
- 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. *Biodivers. Conserv.* 17: 991-1015.
- Speight M.C.D., 1989. Les invertébrés saproxyliques et leur protection. Rep. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 82 pp.
- Stokland J.N., Tomter S.M., Söderber U., 2004. Development of Dead Wood Indicators for Biodiversity Monitoring : Experiences from Scandinavia. In: Marchetti, M. (Ed.), *Monitoring and Indicators of forest biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality*, EFI Proceedings, 207-226.
- Tenenhaus M., 1998. *La régression PLS. Théorie et pratique*, Editions Technip, Paris, 254 p.
- Van Halder I., Barbaro L., Corcket E., Jactel H., 2008. Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodivers. Conserv.* 17: 1149-1169.
- Vancolen S., 2004. *La régression PLS*. Université de Neuchâtel, Suisse. 28 pp.
- Wehrens R., Mevik B.H. 2007. The pls package : Partial Least Squares Regression (PLSR) and Principal Component Regression (PCR).
- Winter S., Möller G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest. Ecol. Manag.* 255: 1251-1261.
- Wolters V., Bengtsson J., Zaitsev A.S., 2006. Relationship among the species richness of different taxa. *Ecology* 87: 1886-1895.

**Appendix** : Saproxylc beetle taxa used in PLS regression for direct indicator.

Family	Species	No individuals
Aderidae	<i>Anidorus nigrinus</i> (Germar, 1842)	138
	<i>Euglenes oculatus</i> (Paykull, 1798)	2
	<i>Phytobaenus amabilis</i> Sahlberg, 1834	16
Anobiidae	<i>Mesocoelopus niger</i> (P.W.J. Müller, 1821)	26
	<i>Stagetus pilula</i> (Aubé, 1861)	50
Cerambycidae	<i>Anastrangalia sanguinolenta</i> (Linné, 1761)	8
	<i>Arhopalus rusticus</i> (Linné, 1758)	17
	<i>Corymbia rubra</i> (Linné, 1758)	83
	<i>Prionus coriarius</i> (Linné, 1758)	37
	<i>Rhagium inquisitor</i> (Linné, 1758)	7
	<i>Spondylis buprestoides</i> (Linné, 1758)	19
	<i>Stenurella melanura</i> (Linné, 1758)	18
Cerylonidae	<i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830	7
	<i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius, 1792)	15
Ciidae	<i>Xylographus bostrichoides</i> (Dufour, 1843)	8
Cleridae	<i>Allonyx quadrimaculatus</i> (Schaller, 1783)	9
	<i>Thanasimus formicarius</i> (Linné, 1758)	19
Colydiidae	<i>Endophloeus markovichianus</i> (Piller & Mitterpacher, 1783)	5
Cryptophagidae	<i>Atomaria testacea</i> Stephens, 1830	7
	<i>Micrambe perrisi</i> Brisout de Barneville, 1882	5
	<i>Micrambe vini</i> (Panzer, 1797)	12
Cucujidae	<i>Pediacus dermestoides</i> (Fabricius, 1792)	3
Curculionidae	<i>Brachytemnus porcatus</i> (Germar, 1824)	1801
	<i>Hylobius abietis</i> (Linné, 1758)	13
	<i>Magdalis memnonia</i> Gyllenhal, 1837	7
Dasytidae	<i>Aplocnemus impressus</i> (Marsham, 1802)	26
	<i>Dasytes pauperculus</i> Laporte de Castelnau, 1840	3
	<i>Dasytes aeratus</i> Stephens, 1829	2
	<i>Dasytes virens</i> (Marsham, 1802)	14
Dryophthoridae	<i>Dryophthorus corticalis</i> (Paykull, 1790)	142
Elateridae	<i>Ampedus aurilegulus</i> (Schaufuss, 1862)	37
	<i>Ampedus balteatus</i> (Linné, 1758)	343
	<i>Ampedus glycereus</i> (Herbst, 1784)	24
	<i>Ampedus nigerrimus</i> (Lacordaire, 1835)	70
	<i>Ampedus praeustus</i> (Fabricius, 1792)	7
	<i>Ampedus quercicola</i> (Buysson, 1887)	4
	<i>Ampedus sanguineus</i> (Linné, 1758)	3
	<i>Brachygonus ruficeps</i> (Mulsant & Guillebeau, 1855)	13
	<i>Cardiophorus goezei</i> Sanchez-Ruiz, 1996	356
	<i>Cardiophorus nigerrimus</i> Erichson, 1840	2
<i>Drapetes cinctus</i> (Panzer, 1821)	3	

Appendix (continued)

Family	Species	No individuals
Elateridae	<i>Melanotus crassicornis</i> (Erichson, 1841)	382
	<i>Melanotus villosus</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1783)	72
	<i>Stenagostus rhombeus</i> (Olivier, 1790)	10
Eucnemidae	<i>Hylis cariniceps</i> (Reitter, 1802)	3
	<i>Hylis olexai</i> (Palm, 1955)	13
Latridiidae	<i>Cartodere nodifer</i> (Westwood, 1839)	5
	<i>Corticarina fuscata</i> (Gyllenhal, 1827)	3
	<i>Corticarina similata</i> (Gyllenhal, 1827)	9
	<i>Corticarina gibbosa</i> (Herbst, 1793)	60
	<i>Enicmus histrio</i> Joy & Tomlin, 1910	9
	<i>Enicmus rugosus</i> (Herbst, 1793)	117
	<i>Melanophthalma distinguenda</i> (Comolli, 1837)	16
	<i>Melanophthalma fuscipennis</i> (Mannerheim, 1844)	6
Leiodidae	<i>Agathidium rotundatum</i> (Gyllenhal, 1827)	10
	<i>Anisotoma castanea</i> (Herbst, 1792)	104
	<i>Anisotoma humeralis</i> (Fabricius, 1792)	13
Malachiidae	<i>Attalus analis</i> (Panzer, 1796)	17
	<i>Axinotarsus marginalis</i> (Laporte de Castelnau, 1840)	42
Melandryidae	<i>Dircaea australis</i> Fairmaire, 1856	4
	<i>Wanachia triguttata</i> (Gyllenhal, 1810)	5
Monotomidae	<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)	3
Mordellidae	<i>Tolida artemisiae</i> Mulsant & Rey, 1859	27
	<i>Tomoxia bucephala</i> Costa, 1854	11
Mycetophagidae	<i>Berginus tamarisci</i> Wollaston, 1854	87
	<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> (Linné, 1761)	98
	<i>Parabaptistes filicornis</i> (Reitter, 1887)	38
Oedemeridae	<i>Chrysanthia geniculata</i> (W. Schmidt, 1846)	9
	<i>Chrysanthia viridissima</i> (Linné, 1758)	637
	<i>Nacerdes carniolica atlantica</i> Allemand, 1993	5
	<i>Oedemera flavipes</i> (Fabricius, 1792)	50
Ptinidae	<i>Ptinus dubius</i> Sturm, 1795	63
	<i>Ptinus sexpunctata</i> Panzer, 1795	21
Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i> (Linné, 1761)	8
Scolytidae	<i>Crypturgus cinereus</i> (Herbst, 1793)	14
	<i>Hylastes angustatus</i> (Herbst, 1793)	5
	<i>Hylastes ater</i> (Paykull, 1800)	3
	<i>Hylastes attenuatus</i> Erichson, 1836	49
	<i>Hylastinus obscurus</i> (Marsham, 1802)	3
	<i>Hylurgus ligniperda</i> (Fabricius, 1787)	12
	<i>Orthotomicus erosus</i> (Wollaston, 1857)	2
	<i>Pityogenes bidentatus</i> (Herbst, 1784)	4
	<i>Pityophthorus pubescens</i> (Marsham, 1802)	5
	<i>Scolytus intricatus</i> (Ratzeburg, 1837)	7

**Appendix (concluded)**

Family	Species	No individuals
Scolytidae	<i>Taphrorychus villifrons</i> (Dufour, 1843)	7
	<i>Xyleborus dryographus</i> (Ratzeburg, 1837)	4
	<i>Xyleborus monographus</i> (Fabricius, 1792)	5
	<i>Xyleborus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	10
Scraptiidae	<i>Anaspis frontalis</i> (Linné, 1758)	36
	<i>Anaspis lurida</i> Stephens, 1832	15
	<i>Anaspis maculata</i> (Fourcroy, 1785)	332
	<i>Anaspis regimbarti</i> Schilsky, 1895	82
Silvanidae	<i>Uleiota planata</i> (Linné, 1761)	7
Sphindidae	<i>Aspidiphorus lareyniei</i> Jacquelin du Val, 1859	540
Staphylinidae	<i>Atheta crassicornis</i> (Fabricius, 1792)	50
	<i>Scaphisoma agaricinum</i> (Linne, 1758)	8
	<i>Sepedophilus testaceus</i> (Fabricius, 1793)	3
	<i>Stichoglossa semirufa</i> (Erichson, 1839)	3
Tenebrionidae	<i>Clamoris crenata</i> (Mulsant, 1854)	45
	<i>Diaperis boleti</i> (Linné, 1758)	4
	<i>Hymenalia rufipes</i> (Fabricius, 1792)	25
	<i>Nalassus laevioctostriatus</i> (Goeze, 1777)	38
	<i>Prionychus fairmairei</i> (Reiche, 1860)	17
	<i>Uloma rufa</i> (Piller & Mitterpacher, 1783)	3
Throscidae	<i>Aulonothroscus brevicollis</i> (de Bonvouloir, 1859)	5
Trogossitidae	<i>Nemozoma elongatum</i> (Linné, 1761)	4

## **CHAPITRE VI :**

**EFFETS DES CARACTERISTIQUES DES PEUPEMENTS ET  
DU PAYSAGE SUR LES ASSEMBLAGES D'ESPECES DE  
COLEOPTERES SAPROXYLIQUES EN PLANTATION DE  
PIN MARITIME**

## CHAPITRE VI – EFFETS DES CARACTERISTIQUES DES PEUPEMENTS ET DU PAYSAGE SUR LES ASSEMBLAGES D'ESPECES DE COLEOPTERES SAPROXYLIQUES EN PLANTATION DE PIN MARITIME

### 1. Rappels sur le contexte et les objectifs

Le volume ou la diversité de bois mort dans le peuplement constituent de bons indicateurs de la richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques d'une plantation de pin maritime (chapitre IV). Une part de la variance n'est cependant pas expliquée par les descripteurs du bois mort à l'échelle de la parcelle. La méthode mise en œuvre pour l'estimation du bois mort ne fournit probablement qu'une vision partielle de la ressource disponible pour les espèces saproxyliques.

En effet, le bois mort au sol, les souches et les chandelles, ne représentent pas les seuls habitats des Coléoptères saproxyliques. De nombreuses espèces sont associées aux fructifications de champignons lignivores (Speight, 1989; Jonsell *et al.*, 1998; Jonsell, 1999), aux branches mortes dans le houppier (Kletecka, 1996) (Chapitre IV) ou à divers types de substrats tels que les suintements de sèves, les blessures, les cavités, que l'on regroupe sous la dénomination de « micro-habitats » (Winter et Möller, 2008). A cette imprécision de l'estimation de la ressource locale disponible, il convient d'ajouter d'autres facteurs potentiels, à l'échelle du peuplement mais également à l'échelle du paysage.

Ainsi, les variations de conditions microclimatiques semblent être déterminantes pour de nombreuses espèces (Alexander, 1999 ; Bouget, 2005 ; Lindhe *et al.*, 2005 ; Hjältén *et al.*, 2007). Wallace (1953) a observé des différences de composition entre des souches ensoleillées et des souches situées à l'ombre, dans des peuplements fermés. Les assemblages observés sur des bouleaux morts ou dépérissants (Kaila *et al.*, 1997) ou des chandelles de trembles (Sverdrup-Thygeson et Ims, 2002) présentent des différences de composition entre les arbres situés dans des coupes rases et ceux localisés dans des peuplements matures et fermés. Les coupes à blancs et les premiers stades de la succession forestière constitueraient ainsi des milieux propices à toute une fraction du pool régional de Coléoptères saproxyliques (Martikainen *et al.*, 2000 ; Similä *et al.*, 2002). Schroeder *et al.* (2006) ont également mis en évidence l'importance des coupes à blanc pour une espèce de Latridiidae (*Hadreule elongatula*). A l'inverse, d'autres espèces n'ont été observées que dans des peuplements fermés qui offrent une ambiance microclimatique plus fraîche (Økland, 2002 ; Sippola *et al.*, 2002).

L'essence forestière étant un important facteur de différenciation des assemblages saproxyliques (Jonsell *et al.*, 1998, Jonsell *et al.*, 2007), la présence, même clairsemée, de feuillus dans les peuplements de pin maritime est susceptible d'influencer la composition des assemblages locaux de Coléoptères saproxyliques. Des peuplements composés exclusivement d'essences feuillues (*Quercus robur*, *Alnus glutinosa*, *Salix spp.* en autres) sont par ailleurs disséminés dans le paysage forestier landais sous formes d'îlots ou de ripisylves plus ou moins larges. L'importance de ces habitats semi-naturels pour la conservation des assemblages de papillons rhopalocères (van Halder *et al.*, 2008), d'oiseaux et d'araignées des milieux forestiers (Barbaro *et al.*, 2005) a été mis en évidence.

Plusieurs travaux conduits dans les forêts boréales ont par ailleurs révélé l'effet structurant de plusieurs composantes du paysage sur les assemblages de Coléoptères saproxyliques, comme la proportion de coupes rases ou de vieux peuplements (Økland *et al.*, 1996 ; Franc *et al.*, 2007 ; Laaksonen *et al.*, 2008 ; Gibb *et al.*, 2006).



En échantillonnant les Coléoptères saproxyliques *in natura*, dans divers types de peuplements, notre objectif est donc double :

- Améliorer la connaissance du pool régional d'espèces de Coléoptères saproxyliques et plus particulièrement celui présent dans les paysages de plantations de pin maritime ;
- Explorer l'effet de variables mésologiques, aussi bien à l'échelle de la parcelle que du paysage, sur différents attributs de la biodiversité des Coléoptères saproxyliques notamment la richesse spécifique et la composition des assemblages.

Au-delà de l'identification de ces patrons des assemblages, nous avons testé certaines hypothèses :

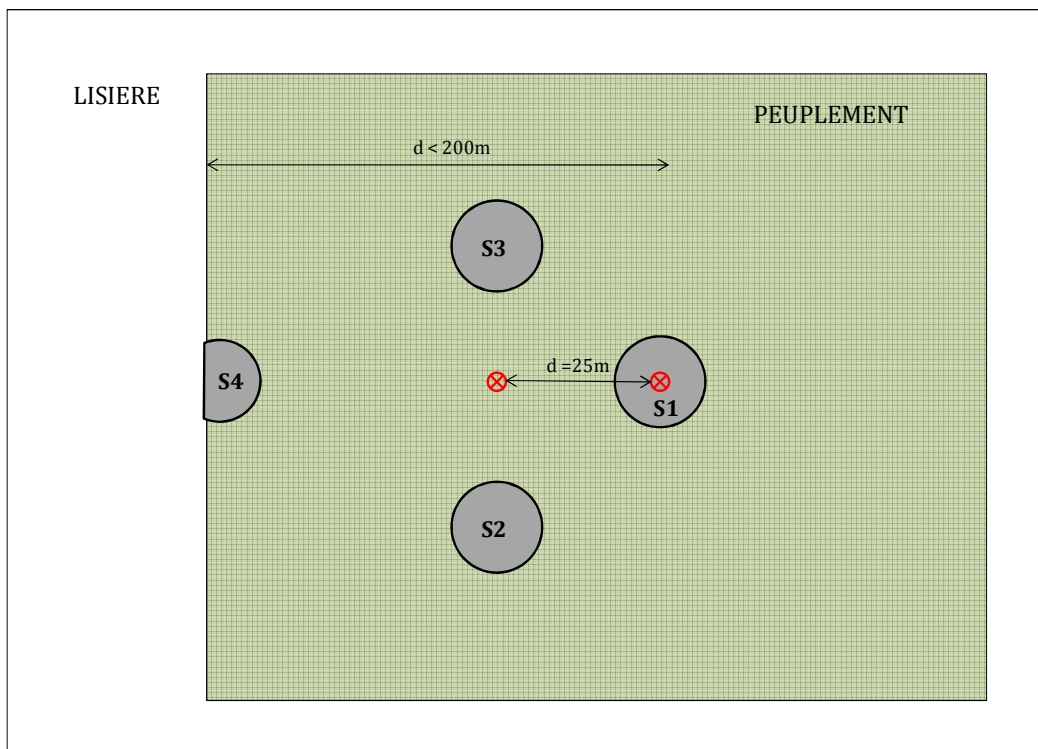
1. La complémentarité des types ou des diamètres des pièces de bois mort se traduit par des effets additifs sur la richesse spécifique des assemblages à l'échelle du peuplement ;
2. Les conditions microclimatiques influencent la composition des assemblages indépendamment de la ressource en bois mort ;
3. La présence de feuillus dans les peuplements monospécifiques de pin maritime, en diversifiant la ressource en bois mort, constitue un facteur déterminant pour la composition des assemblages locaux ;
4. La présence de coupe rase ou de peuplements feuillus dans le paysage, en agissant comme des zones puits ou sources, contribue à augmenter la richesse locale et influence la composition des assemblages locaux de Coléoptères saproxyliques.

## **2. Matériels et méthodes**

L'objet de ce paragraphe est de rappeler les principaux éléments relatifs à la constitution du jeu de données et de présenter le schéma d'analyse appliqué à ces données.

L'échantillonnage a été conduit dans 41 placettes (ou sites) disposées selon une grille systématique de 8 km × 8 km. Les sites - disposés en quinconce - sont distants de 2km sur l'horizontale et de 1,4 km sur la diagonale (voir Chapitre II). Il s'agit d'un sous-ensemble de la grille Forsee utilisée pour l'inventaire du bois mort. Cette zone a été choisie comme représentative du paysage forestier des Landes de Gascogne, avec une majorité de peuplements monospécifiques et équiennes de pin maritime (environ 75% du couvert, IFN, 2004), variant par l'âge et la fermeture du couvert en fonction de leur position dans le cycle forestier (de la coupe rase aux peuplements âgés de 40 à 50 ans), parsemé de boisements de feuillus interstitiels sous forme d'îlots ou de ripisylves et de zones cultivées (essentiellement du maïs irrigué) .

Dans chaque site, deux pièges-vitres – modèle Polytrap<sup>TM</sup> – sont restés en place de mai à fin août 2005. Leur disposition s'est appuyée sur le protocole d'inventaire du projet Forsee : un premier piège a ainsi été installé au centre des transects d'échantillonnage de bois mort au sol (voir chapitre II) et le second, au centre du satellite S1 situé le plus à l'intérieur du peuplement où avaient été échantillonnées les chandelles ou les souches (Figure 1).



**Figure 1** : Disposition des pièges-vitres (en rouge) dans chaque site. Les cercles grisés correspondent aux placettes d'inventaire du dispositif Forsee (se reporter au chapitre II pour plus de détails).

La distance entre les deux pièges était d'environ 25m. L'unité d'observation, ou site, est constituée par le regroupement des individus collectés dans les deux pièges pendant toute la durée du piégeage. Les périodes de vol variant d'une espèce à l'autre, une comparaison des relevés entre dates de capture permettrait essentiellement d'identifier des patrons phénologiques ne traduisant pas nécessairement l'influence des variables mésologiques testées. Le regroupement de l'ensemble des relevés permet d'avoir une vision plus globale des assemblages locaux et constitue par ailleurs l'approche la plus généralement utilisée dans ce type d'investigations.

Pour plus de simplicité, et par contraste avec le jeu de données « émergence », il sera fait référence à cet échantillonnage en parlant du jeu de données « entomofaune circulante » car les insectes capturés sont ceux qui volent et donc peuvent provenir non seulement du peuplement lui-même, mais aussi des alentours.

Le bois mort a été mesuré selon trois approches différentes en fonction du type de substrat. Le bois mort au sol (branches et grumes) a été inventorié par la méthode du LIS (De Vries, 1973), les chandelles ont été inventoriées dans les satellites S1 et S2 et les souches ont été inventoriées sur 5 rangs de 20 m (centrées sur le satellite S1). Le détail du protocole et des calculs associés sont présentés dans le chapitre III. Un problème de mesure du bois mort dans l'un des sites nous a conduit à l'exclure des analyses. Le volume de bois mort présentait en effet une valeur qui nous semblait très faible compte-tenu de notre connaissance du terrain. Une grume d'environ 3 à 4 mètres de long et d'un diamètre d'environ 30cm n'a ainsi pas été recensée alors qu'elle se situait à proximité de l'un des pièges. Le nombre total de sites est donc de 40.

Pour des raisons statistiques, le nombre de variables mésologiques utilisées dans les analyses multivariées a été restreint compte tenu du faible nombre d'observations. Le choix s'est appuyé sur des hypothèses ou des questionnements biologiques *a priori*. Les variables mésologiques utilisées figurent dans le tableau I.

Les détails sur les protocoles sont présentés dans le chapitre II. Parmi les variables dendrométriques fortement corrélées (âge, densité, hauteur et diamètre), seule la variable « densité » a été retenue pour les analyses. Elle peut constituer, avec la variable « couvert » un indicateur des conditions microclimatiques régnant dans le peuplement.

**Tableau I :** Variables mésologiques utilisées dans les Analyses Canoniques des Coordonnées Principales et l'Analyse Factorielle Discriminante. Pour le calcul des métriques paysagères, les disques ont été centrés sur le piège central (Figure 1).

Echelle spatiale	Abréviation	Dénomination	Valeurs extrêmes
Peuplement	Vtot	Volume total de bois mort (m <sup>3</sup> /ha)	0,29 - 62,95
	Densité	Nombre de tiges de pin maritime (/ha)	146 - 1700
	Couvert	Recouvrement au sol de la strate arborescente	0,3-0,9 <sup>(1)</sup>
	Feuil	Nombre de feuillus d'une hauteur supérieur à 7m dans les 4 satellites	0 - 9
Paysage	dPM200	surface relative en pin maritime dans un disque de rayon de 200m	0,48 - 1
	dFeuil200	surface relative en feuillus dans un disque de rayon de 200m	0 - 0,46
	dCR200	surface relative en coupe rase dans un disque de rayon de 200m	0 - 0,5
	dDW200	densité de bois mort dans un disque de rayon de 200m (m <sup>3</sup> /ha)	3 - 18,6
	dPM300	surface relative en pin maritime dans un disque de rayon de 300m	0,42 - 1
	dFeuil300	surface relative en feuillus dans un disque de rayon de 300m	0 - 0,45
	dCR300	surface relative en coupe rase dans un disque de rayon de 300m	0 - 0,43
	dDW300	densité de bois mort dans un disque de rayon de 300m (m <sup>3</sup> /ha)	2,93 - 17,2
	dPM400	surface relative en pin maritime dans un disque de rayon de 400m	0,38 - 1
	dFeuil400	surface relative en feuillus dans un disque de rayon de 400m	0 - 0,46
	dCR400	surface relative en coupe rase dans un disque de rayon de 400m	0 - 0,34
	dDW400	densité de bois mort dans un disque de rayon de 400m (m <sup>3</sup> /ha)	3,13 - 16

(1) le recouvrement au sol de la strate arborescente a été estimée en % ; ces valeurs ont été transposées sur une échelle allant de 0 à 1 pour respectivement 0 .et 100%

Le schéma d'analyses statistiques mis en œuvre inclus une phase préliminaire visant à confirmer l'influence, sur la richesse spécifique, de certains facteurs mis en évidence dans le volet « émergence », comme l'effet du type ou des classes de diamètre de bois mort. Dans un second temps, les analyses conduites ont concerné les deux échelles spatiales non prises en compte dans le volet « émergence » : le peuplement et le paysage.

**Tableau II :** Récapitulatif des méthodes d'analyse utilisées sur le jeu de données « faune circulante ».

Echelle spatiale	Effets ou hypothèse	Variables explicatives	VARIABLES REPONSES			
			Assemblage	Espèce		
			Richesse spécifique	Composition	Abondance	Présence
Pièce de bois mort	complémentarité des diamètres	volumes de branches, présence/absence de grumes <sup>(1)</sup>	ANCOVA		-	
	complémentarité des types	volumes de souches, présence/absence de grosses grumes <sup>(2)</sup>	ANCOVA		-	
Peuplement	ressource locale	volume de bois mort	ANCOVA	Analyse Canonique des Coordonnées Principales <sup>(3)</sup>	Classification Ascendante Hiérarchique <sup>(3)</sup> + IndVal + Analyse Factorielle Discriminante	Analyse Factorielle Discriminante
	conditions microclimatiques	densité, couvert				
Paysage	composition du paysage	surface relative de coupe rase, de feuillus, de pin maritime	ANCOVA			

(1) diamètre > à 10 cm

(2) diamètre > à 20 cm

(3) Sur une matrice des distances de Bray-Curtis des relevés

Les distributions des fréquences des variables retenues pour tester nos hypothèses ne permettaient pas d'utiliser la régression linéaire multiple. Ces variables ont donc été catégorisées pour permettre le recours à une ANCOVA. Pour les analyses à l'échelle de la pièce de bois mort, nous avons ainsi testé la réponse de la richesse spécifique aux variations du volume de branches en présence / absence de grumes (diamètre > 10 cm) d'une part, et aux variations du volume de souche en présence / absence de grosses grumes (diamètre > 20cm) d'autre part.

Pour les analyses à l'échelle du peuplement et du paysage, le volume de bois mort –compte tenu de sa forte valeur prédictive sur la richesse spécifique (Chapitre V) – a été introduit systématiquement comme co-variable. Cinq séries d'ANCOVA ont été réalisées (modèle avec ou sans interaction (Tableau II): trois à l'échelle du peuplement (présence/absence de feuillus, 2 classes de densité d'arbres, 2 classes de % de couvert) et deux à l'échelle du paysage (présence/absence de coupes rases, présence/absence de boisements feuillus). Les variables continues (volumes et richesse spécifique) ont été transformées ( $\log x+1$ ) pour respecter les conditions d'application de l'ANCOVA.

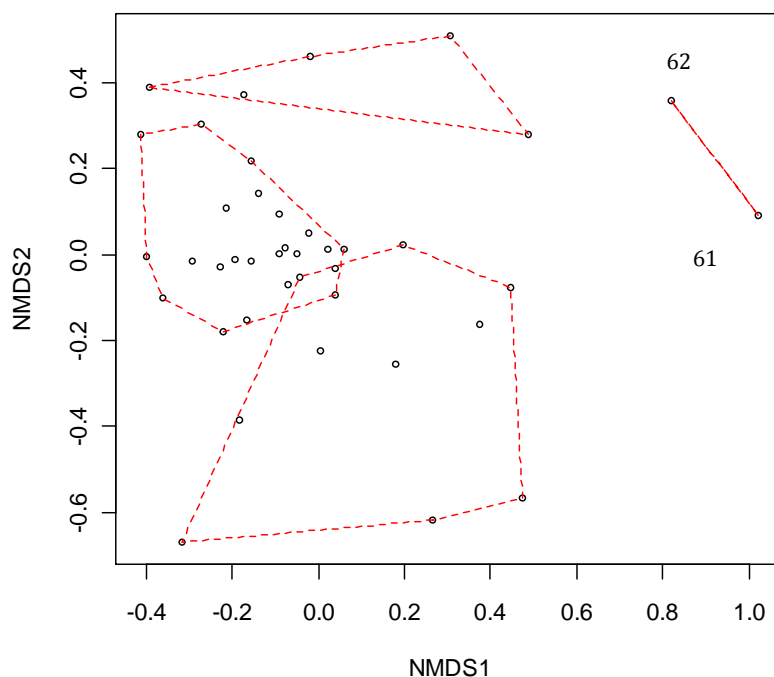
L'effet des variables mésologiques sur la composition des assemblages a été exploré au moyen d'une Analyse Canonique des Coordonnées Principales (ACCP). Une présentation détaillée de cette méthode est fournie dans le chapitre II sur les éléments généraux de matériels et méthodes. Un test de Mantel (Mantel, 1967) réalisé au préalable a permis de confirmer l'absence d'auto-corrélation spatiale dans le jeu de données ( $r(AB)=0.055$ ,  $P=0.117$ ). L'ACCP a été conduite sur une matrice des distances de Bray-Curtis entre les relevés. Les espèces présentes dans un seul relevé n'ont pas été prises en compte. Les données d'abondance ont été préalablement transformées ( $\log x+1$ ) pour réduire le poids des espèces abondantes. Des tests par permutations ont permis de tester l'effet des variables mésologiques. Les variables du paysage étant calculées dans trois disques de rayon croissant (200 m, 300 m et 400m) centrés sur le piège-vitre central, nous avons réalisé trois ACCP, correspondant chacune à l'une des échelles paysagère (~12, 28 et 50 ha).

En complément de ces ordinations visant à rechercher les gradients écologiques structurant les assemblages, une approche typologique a été mise en œuvre pour explorer la réponse individuelle des espèces. Une typologie issue d'une classification hiérarchique ascendante (méthode de Ward) sur la matrice de distances des relevés a été utilisée pour appliquer la méthode IndVal (Dufrêne et Legendre, 1997). Comme le suggèrent Legendre et Legendre (1998), une Analyse Factorielle Discriminante a ensuite été réalisée pour caractériser les groupes issus de la CAH par des combinaisons de variables mésologiques ; permettant ainsi dans un second temps de faire le lien avec les espèces indicatrices identifiées par la méthode IndVal. Seules les espèces représentées par plus de 5 individus ont été prises en compte.

Par ailleurs, il est recommandé d'avoir des groupes constitués d'au moins 5 à 6 relevés pour appliquer la méthode IndVal (Dufrêne, com. pers.). La première CAH réalisée avec tous les relevés a mis en évidence deux points extrêmes (les placettes 61 et 62) ; une ordination non-contrainte au moyen d'un NMDS a confirmé ce constat et nous a conduit à exclure ces 2 relevés des analyses ultérieures plutôt que de considérer un cinquième groupe constitué de ces deux seules placettes (Figure 2).

La présence/absence de certaines espèces a été analysée au moyen d'une Analyse Factorielle Discriminante (AFD). Cette technique exploratoire recherche la meilleure combinaison des variables indépendantes permettant la séparation de groupes. Dans notre cas, il s'agit de discriminer les sites dans lesquels l'espèce analysée est présente, de ceux dans lesquels elle est absente. La régression logistique constitue une autre alternative pour traiter ce type de réponse binaire.

Notre but n'étant pas de faire de la prédiction et le jeu de données présentant un nombre trop faible d'observations, l'AFD nous est apparue comme une option plus pertinente.



**Figure 2** : Projection des sites (n=40) dans le premier plan factoriel du NMDS et identification des groupes issus d'une CAH (méthode de Ward) (voir texte pour plus de détail).

La variable réponse comprenant deux modalités (présence/absence de l'espèce), la solution sera représentée par un seul facteur. L'interprétation se fait par une analyse des corrélations entre les variables explicatives (mésologique) et le facteur de discrimination des groupes. On s'assure au préalable, par un test du Lambda de Wilks, que les vecteurs des moyennes pour les différents groupes sont significativement différents. Il s'agit en quelque sorte d'un équivalent multidimensionnel du test HSD de Tukey (Legendre et Legendre, 1998).

Cette analyse a été conduite sur un nombre restreint d'espèces. Pour éviter des effectifs trop faibles dans l'un des deux groupes, les espèces trop peu fréquentes (présentes dans moins de 20% des sites) n'ont pas été prises en compte. Pour identifier des variables permettant d'expliquer la présence / absence des espèces, celles trop fréquentes (présentes dans plus de 80% des sites) ont aussi été écartées. Le deuxième critère de sélection repose sur l'adéquation entre les informations sur l'autoécologie des espèces issues notamment des résultats du volet « émergence » (chapitre IV) et les hypothèses testées.

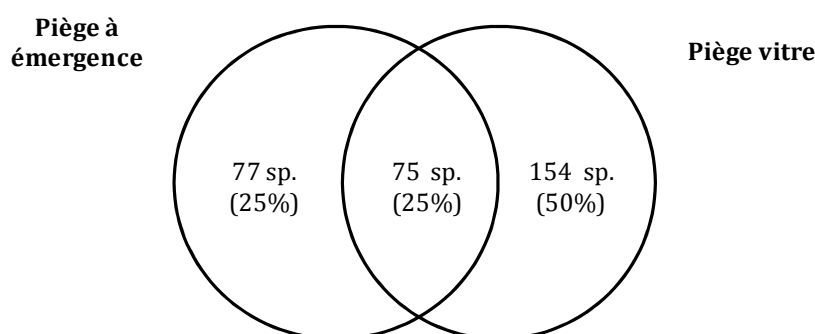
Les espèces finalement retenues sont les suivantes :

- 2 espèces strictement associées aux feuillus (*Anaspis lurida* et *Tomoxia bucephala*) pour tester leur réponse à la quantité de boisements feuillus dans le paysage ;
- 2 espèces dont la larve se développe dans du bois mort frais (stade de décomposition I) de gros diamètre (>20cm), notamment dans les souches (*Hylastes attenuatus* et *Hylobius abietis*) pour tester leur réponse à la surface relative en coupes rases dans le paysage ;
- 4 espèces dont la larve se développe dans du bois mort décomposé (stade de décomposition 2 et 3) de gros diamètre (>20cm) (*Prionychus fairmeri* et *Hymenalia rufipes*) pour tester l'effet de la ressource en bois mort distribuée dans le paysage alentour.

### 3. Résultats

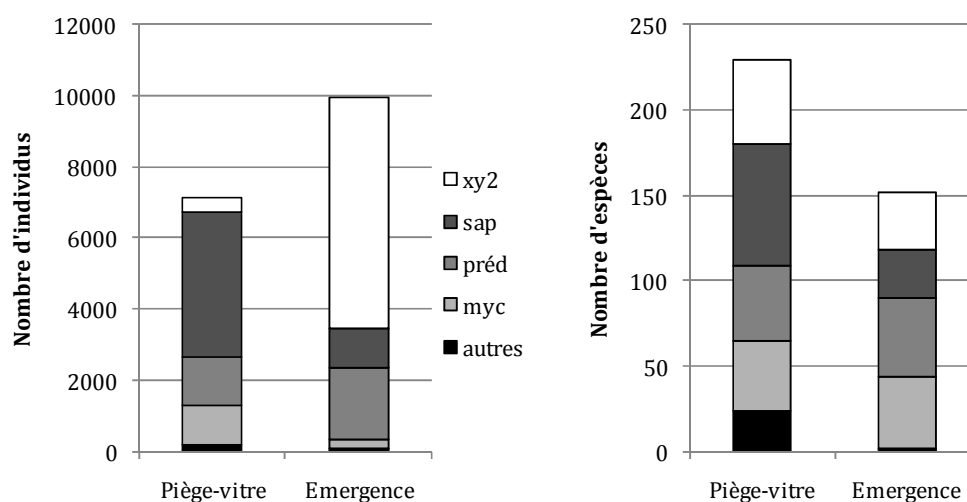
#### 3.1. Généralités

Au total, 12 384 Coléoptères ont été capturés pour 408 espèces et 66 familles. L'abondance totale en Coléoptères saproxyliques s'élève à 7124 individus dont près 98% ont été déterminés à l'espèce ; soit 229 espèces réparties dans 44 familles. En considérant l'ensemble des espèces collectées par les deux techniques d'échantillonnage, on atteint un total de 306 espèces de Coléoptères saproxyliques (liste en annexe de ce chapitre). Chaque technique a une contribution propre. Celle-ci s'élève à 25% pour le piège à émergence et à 50% pour le piège vitre (Figure 3), 25% des espèces étant communes.



**Figure 3 :** Diagramme de Venn illustrant la répartition du nombre d'espèces de Coléoptères saproxyliques inventoriées selon la technique d'échantillonnage.

Les pièges-vitres ont capturé plus d'individus et d'espèces des groupes trophiques « saproxylophages » et « autres » que les pièges à émergence (Figure 4). A l'inverse, l'abondance des individus xylophages et prédateurs est plus élevée dans les pièges à émergence bien que le nombre d'espèces piégées appartenant à ces deux groupes trophiques soit équivalent pour les deux techniques.

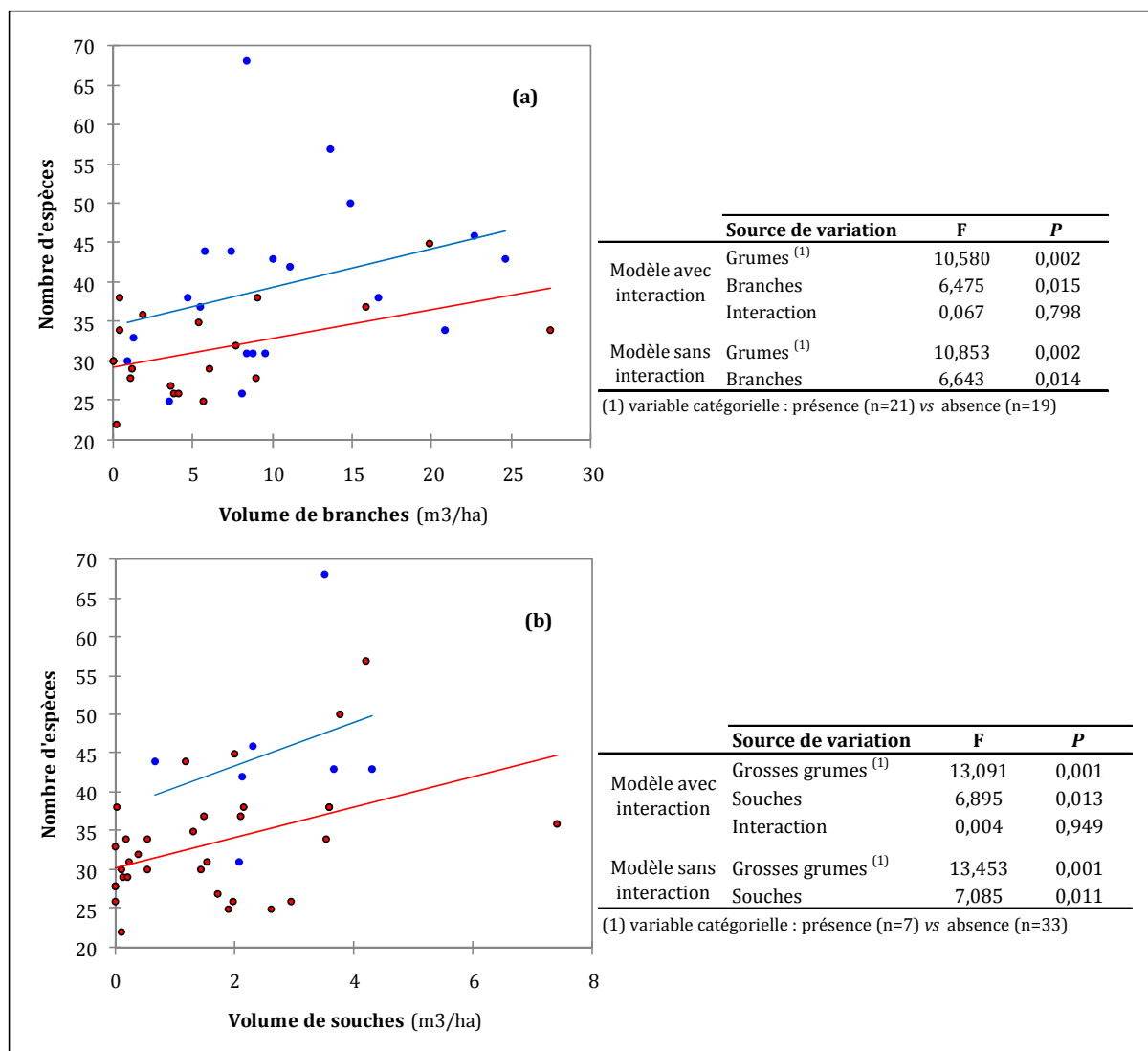


**Figure 4 :** Répartition de l'abondance totale et de la richesse spécifique totale entre les groupes trophiques pour les deux types de pièges utilisés (xy2 : xylophages secondaires, sap : saproxylophages, préd : prédateurs, myc : mycophages).

Quinze espèces indicatrices de la qualité biologique des forêts ont été observées (figurée en gras dans la liste située en annexe de ce chapitre).

### 3.2. Réponse de la richesse spécifique

Le volume de branches et la présence de grumes dans un peuplement ont un effet significatif sur la richesse spécifique des insectes piégés dans ce peuplement (Figure 5a). C'est également le cas pour le volume de souches et la présence de grosses grumes (Figure 5b). Aucune interaction entre les variables catégorielles et continues n'est significative. L'effet additif des différents diamètres et des différents types sur la richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques semble ainsi confirmé.

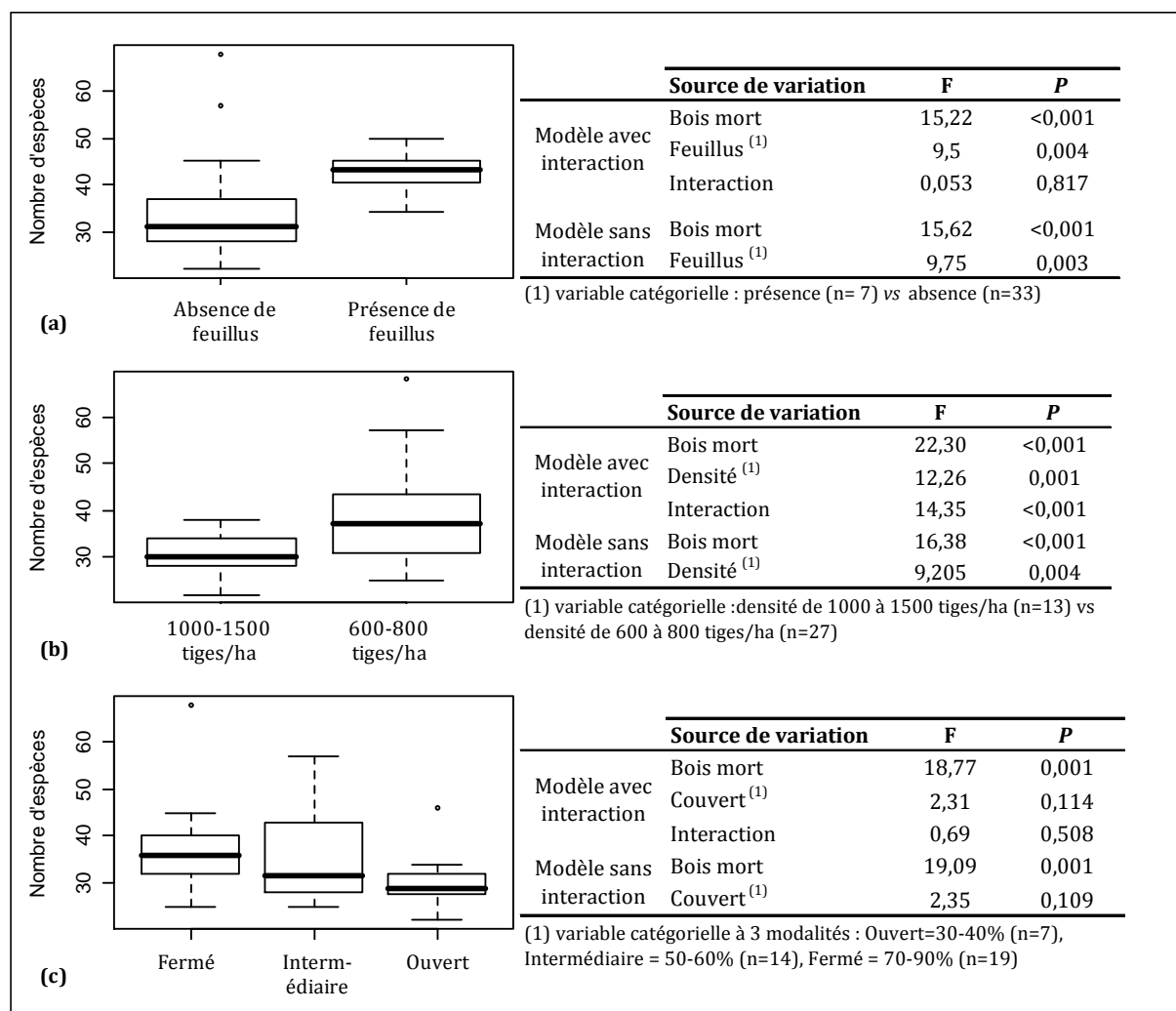


**Figure 5 :** **(a)** Richesse spécifique totale en fonction du volume de branches et de la présence de grumes (en bleu : présence de grumes (diamètre>10 cm) en rouge : absence de grumes). **(b)** Richesse spécifique totale en fonction du volume de souches et de la présence de grosses grumes (en bleu : présence de grosses grumes (diamètre>20cm), en rouge : absence de grosses grumes). Les résultats des ANCOVA associées sont présentés dans les tableaux adossés aux figures.

Indépendamment du volume de bois mort local (>99% de pin maritime), le nombre d'espèces de Coléoptères saproxyliques est significativement plus élevé dans les plantations de pin maritime contenant quelques arbres d'essences feuillues (Figure 6a).

Il en est de même dans les plantations de pin maritime à faible densité d'arbres (Figure 6b). Le facteur « densité » et le volume de bois mort présentent en outre une interaction significative, indiquant que les droites de régression de la richesse en fonction du volume ont des pentes différentes ; la pente étant plus faible pour les peuplements ayant une forte densité.

Bien que l'effet du facteur «% de couvert » ne soit pas significatif, un gradient de richesse spécifique se dégage avec un nombre d'espèces plus élevé dans les peuplements les plus fermés (figure 6c).

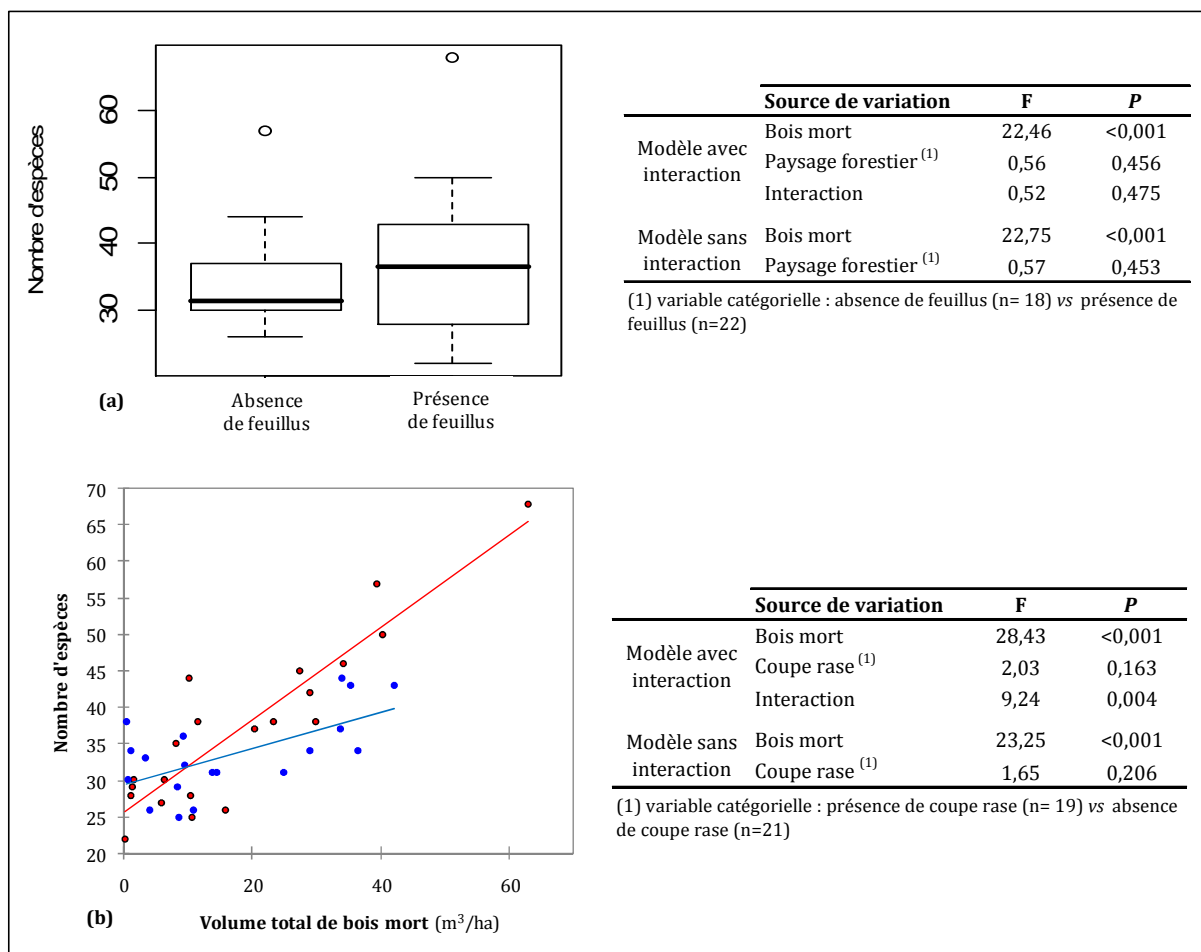


**Figure 6 :** Réponse de la richesse spécifique aux variables mésologiques à l'échelle du peuplement dans les plantations de pin maritime : (a) effet de la présence de feuillus, (b) effet de la densité d'arbres et (c) effet du % de couvert. Les résultats des ANCOVA associées sont présentés dans les tableaux adossés aux figures.



La présence de boisements épars de feuillus dans le paysage environnant n'a pas d'effet significatif sur la richesse spécifique locale (Figure 7a). On notera toutefois que la valeur médiane est supérieure pour les peuplements situés dans un contexte forestier incluant des peuplements feuillus.

En revanche, la présence de coupes rases dans le paysage entourant les plantations de pin maritime a un effet significatif, en interaction avec le volume de bois mort, sur la richesse spécifique (Figure 7b). Ainsi les peuplements plus riches en bois mort (plus de 10m<sup>3</sup>/ha), abritent davantage d'espèces lorsqu'ils sont dans un contexte paysager n'incluant pas des coupes rases. Bien que non significatif ( $P = 0.206$  dans le modèle sans interaction), un phénomène inverse semble opérer pour les peuplements pauvres en bois mort (moins de 10m<sup>3</sup>/ha).



**Figure 7** : Réponse de la richesse spécifique aux variables mésologiques à l'échelle du paysage (disque de rayon 400m, soit 50 ha): (a) effet de la présence de boisements de feuillus, (b) effet de la présence de coupe rase (en bleu : présence, en rouge : absence). Les résultats des ANCOVA associées sont présentés dans les tableaux adossés aux figures.

### 3.3. Composition des assemblages

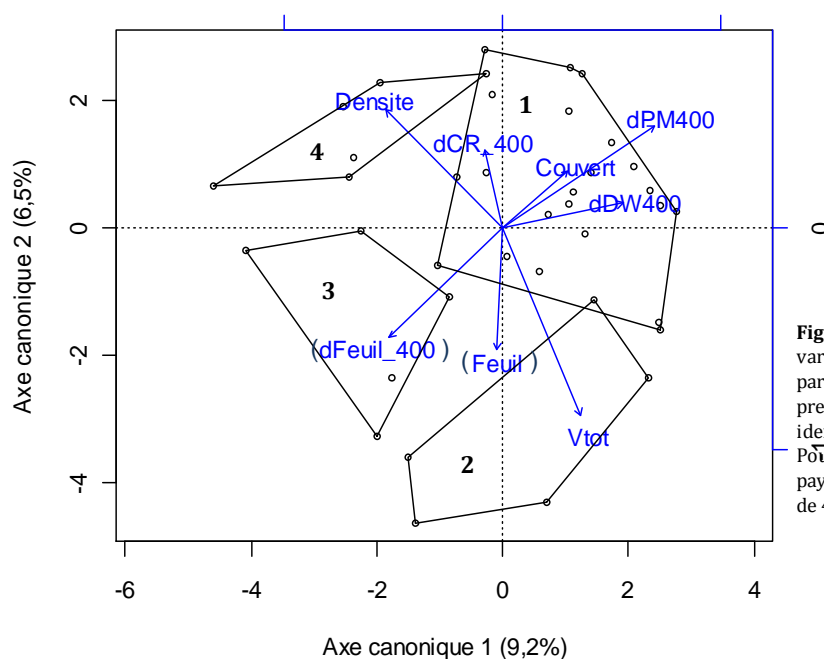
La composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques est influencée par des variables mésologiques aux deux échelles spatiales analysées. Environ 30% de l'inertie totale est contrainte par les variables mésologiques utilisées. Au niveau du peuplement, le volume de bois mort, la densité d'arbres et le % de couvert ont un effet significatif (Tableau III).

En revanche la présence d'arbres d'essences feuillues ne semble pas avoir d'effet significatif sur la composition des assemblages. Au niveau du paysage, quelque soit l'échelle considérée (de 200 à 400m), la surface relative en pin maritime a un effet significatif. Pour la variable « surface relative en coupe rase », son effet est significatif à 300 et 400 m (Tableau III). Là encore le % de surface occupée par les boisements de feuillus n'apparaît pas avoir d'influence significative, ni la densité de bois mort dans le paysage.

**Tableau III** : Synthèse des résultats issus des Analyses Canoniques des Coordonnées Principales.

Modèle	Variables explicatives	%inertie contrainte	Variables à effet significatif (% de l'inertie contrainte)
Peuplement et paysage à 200m	Vtot, Feuill, Densité, Couvert, dFeuil200, dCR200, dPM200, dDW200	31%	Vtot (12,4%), Densité (13,4%), dPM200(11,5%)
Peuplement et paysage à 300m	Vtot, Feuill, Densité, Couvert, dFeuil300, dCR300, dPM300, dDW300	32%	Vtot (12,1%), Densité (13%), Couvert (10,2%), dCR300 (11,2%), dPM300(12,8%)
Peuplement et paysage à 400m	Vtot, Feuill, Densité, Couvert, dFeuil400, dCR400, dPM400, dDW400	32%	Vtot (11,8%), Densité (13%), Couvert (11,2%), dCR400 (11,3%), dPM400(12,6%)

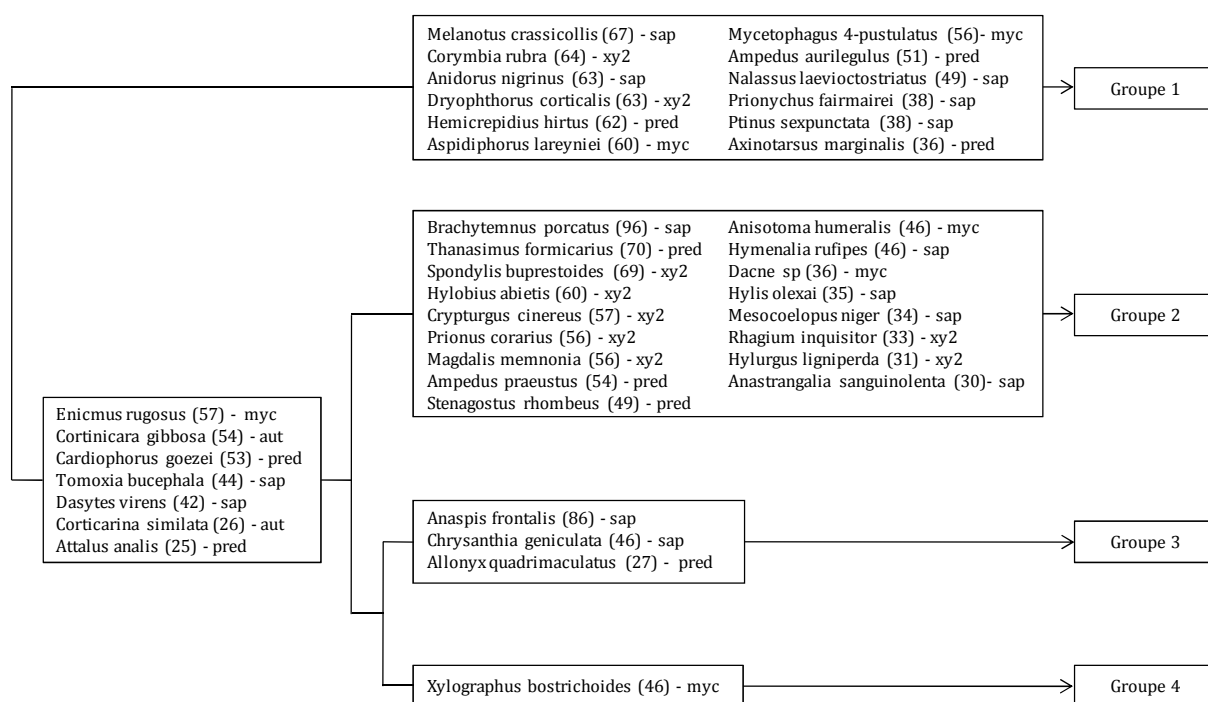
Les quatre groupes issus de la CAH se retrouvent disjoints dans le premier plan factoriel de l'ACCP (Figure 8). Les groupes 2 et 4 s'opposent sur le double gradient de « densité d'arbres » et de « volume de bois mort » tandis que les groupes 1 et 3 (situés au milieu de ce gradient) s'opposent sur un gradient de « surface relative de pin maritime dans le paysage » et de « % de couvert du peuplement ».



**Figure 8** : Projection des relevés et des variables mésologiques (celles figurant entre parenthèses sont non significatives) dans le premier plan factoriel de l'ACCP et identification des 4 groupes issus de la CAH. Pour plus de lisibilité, seules les variables de paysage calculées dans un disque de rayon de 400 m ont été représentées.

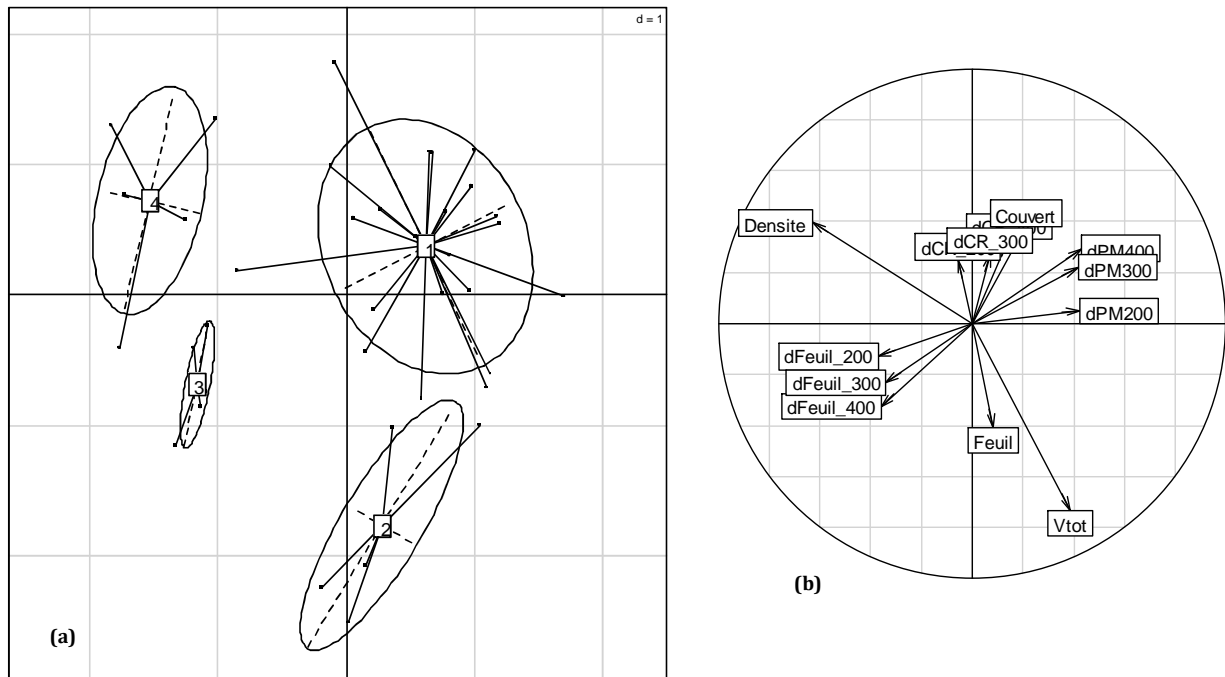
Quarante espèces ressortent comme indicatrices de l'un des niveaux de la typologie à 4 groupes utilisée (Figure 9). Parmi celles-ci, 7 espèces semblent relativement généralistes car indicatrices des groupes 2, 3 et 4. Le nombre d'espèces indicatrices est très différent selon le groupe considéré. Ainsi, les groupes 1 et 2 ont respectivement 12 et 17 espèces contre 3 et 1 espèce pour les groupes 3 et 4. Tous les groupes trophiques sont représentés.

On notera la présence d'*Hylobius abietis*, *Prionius corarius*, *Hylis olexai* et *Mesocoelopus niger* parmi les espèces indicatrices du groupe 2. Ces quatre espèces font partie des meilleurs prédicteurs de la richesse spécifique en Coléoptères saproxyliques (Chapitre IV).



**Figure 9** : Espèces indicatrices des groupes issus d'une CAH (méthode de Ward) de la matrice de distances des relevés (indice de Bray-Curtis). Seules les espèces ayant une valeur IV supérieure à 25 et significative ( $P < 0,05$ ) sont présentées.

L'Analyse Factorielle Discriminante donne des résultats similaires à ceux obtenus avec l'ACCP (Figure 10). Le groupe 2 se caractérise ainsi par des peuplements riches en bois mort et peu denses, par opposition aux peuplements constitutifs du groupe 4. Le contraste entre les peuplements des groupes 1 et 3 semble reposer sur le % de couvert et la surface relative de pin maritime dans le paysage environnant. Les peuplements du groupes 3 semblent ainsi plus ouverts et dans une matrice « moins résineuse » que ceux du groupe 1.



**Figure 10** : Projection des barycentres des groupes issus de la CAH dans le premier plan factoriel de l'AFD (a) et cercle des corrélations entre les deux premiers axes canoniques et les variables mésologiques utilisées dans l'AFD (b).

Quatre espèces dont la présence / absence a été analysée avec l'AFD (Tableau IV) sont associées à des pièces de bois mort de gros diamètre : *Hylobius abietis*, *Hylastes attenuatus*, *Prionychus fairmeri* et *Hymenalia rufipes*. Pour les deux espèces associées aux feuillus, *Anaspis lurida* et *Tomoxia bucephala*, la surface relative en pin maritime ou en boisements de feuillus dans le paysage (à 200, 300 et 400m) sont les variables contribuant le plus fortement à la discrimination des groupes (présence vs absence). On retrouve les mêmes variables importantes pour *Hymenalia rufipes* qui est une espèce polyphage.

Pour *Hylobius abietis*, seules des variables de peuplement – et plus particulièrement le volume total de bois mort - semblent importantes pour discriminer les sites avec ou sans l'espèce. Pour *Hylastes attenuatus*, la densité de bois mort dans un paysage à 400m est la variable présentant le coefficient de corrélation le plus élevé (en valeur absolue), bien qu'elle ne se détache pas nettement des autres.

Enfin, *Prionychus fairmeri* est la seule espèce dont la présence semble influencée par la surface relative en coupes rases dans le paysage environnant, quelque soit la surface de paysage considérée. La densité de bois mort dans le paysage et la surface relative en boisements de feuillus sont également fortement corrélées avec le facteur discriminant.

**Tableau IV** : Corrélation entre les variables mésologiques et le facteur calculé par une Analyse Factorielle Discriminante. Seuls sont présentés les résultats associés aux espèces, parmi celles sélectionnées (voir texte pour plus de détails), pour lesquelles la probabilité associée au test de Lambda de Wilks est proche d'une valeur seuil de 0,05. Les variables présentant les plus fortes valeurs absolues de corrélation ( $|r| > 0,40$ ) sont figurées en gras.

		<i>Anaspis lurida</i>	<i>Tomoxia bucephala</i>	<i>Hymenalia rufipes</i>	<i>Hylobius abietis</i>	<i>Hylastes attenuatus</i>	<i>Prionychus fairmeri</i>
Éléments d'autécologie : essence/groupe trophique		feuillus/saproxylophage	feuillus/saproxylophage	polyphage/saproxylophage	résineux/xylophage 2 <sup>aire</sup>	résineux/xylophage 2 <sup>aire</sup>	résineux/saproxylophage
Probabilité associée au test du Lambda de Wilks		0,005	0,08	0,004	<0,001	0,04	0,03
% de relevés bien classés		97,50%	95,00%	85,00%	97,50%	90,00%	95,00%
Variables peuplement	Vtot	0,32	<b>0,45</b>	0,12	<b>0,85</b>	0,32	-0,16
	Densité	-0,10	-0,22	0,30	<b>-0,46</b>	-0,34	-0,12
	Couvert	0,19	0,15	-0,31	-0,10	0,32	0,31
	Feuil	-0,03	<b>0,48</b>	0,22	<b>0,58</b>	-0,08	0,01
Variables paysage	dCR_200	-0,17	-0,19	-0,07	-0,14	0,19	<b>0,47</b>
	dCR_300	-0,17	-0,21	-0,17	-0,06	0,21	<b>0,55</b>
	dCR_400	-0,15	-0,24	-0,21	-0,08	0,20	<b>0,54</b>
	dDW200	-0,02	0,06	-0,22	0,10	0,31	0,31
	dDW300	-0,19	-0,11	-0,27	0,02	0,40	0,37
	dDW400	-0,35	-0,27	-0,28	-0,02	<b>0,45</b>	<b>0,49</b>
	dFeuil_200	<b>0,59</b>	<b>0,55</b>	<b>0,43</b>	0,01	-0,16	-0,33
	dFeuil_300	<b>0,63</b>	<b>0,58</b>	<b>0,45</b>	0,12	-0,33	<b>-0,41</b>
	dFeuil_400	<b>0,60</b>	<b>0,63</b>	<b>0,46</b>	0,16	-0,39	<b>-0,49</b>
	dPM200	<b>-0,58</b>	-0,38	<b>-0,59</b>	0,11	0,22	0,04
	dPM300	<b>-0,70</b>	<b>-0,55</b>	<b>-0,60</b>	-0,07	0,36	0,20
	dPM400	<b>-0,73</b>	<b>-0,67</b>	<b>-0,54</b>	-0,13	0,38	0,37

## 4. Discussion

### 4.1. Faune circulante vs faune émergente

Le recouvrement partiel des assemblages observés dans chaque type de piège illustre la complémentarité de ces techniques. L'échantillonnage par pièges-vitres a permis de doubler le nombre d'espèces observées dans les plantations de pin maritime au moyen de piège à émergence. Onze des 15 espèces indicatrices de la qualité biologique des forêts (*sensu* Brustel, 2001) n'ont été capturées qu'avec cette méthode. L'intérêt de cette technique dans l'étude des assemblages locaux de Coléoptères saproxyliques semble ainsi confirmé (Økland *et al.*, 1996 ; Alinvi *et al.*, 2007). Elle permet notamment d'échantillonner des espèces associées à des micro-habitats difficiles à collecter pour une mise en émergence comme nous l'avons pratiquée avec le bois mort au sol, les souches ou les chandelles. Ceci expliquerait le plus grand nombre d'espèces « autres » et saproxylophages observés dans les pièges-vitres.

Les fortes disparités d'abondance des xylophages secondaires, des saproxylophages et des mycophages sont principalement le fait de quelques espèces capturées en très grand nombre mais pour des raisons différentes selon la technique de piégeage. Ainsi, pour les pièges-vitres, l'abondance élevée des espèces comme *Chrysantia viridissima* (saproxylophage) ou *Aspidiphorus lareynei* (mycophage) est à mettre en relation avec leur large distribution dans la zone d'étude puisque ces espèces sont présentes dans la quasi-totalité des peuplements inventoriés (respectivement 97,5% et 95% des relevés). En revanche, pour les pièges à émergence, les espèces à forte abondance ne sont pas nécessairement les plus répandues. *Orthotomicus erosus*, *Phaenops cyanea* (xylophage secondaire), *Corticeus pini* (saproxylophage) ou *Aulonium ruficorne* (prédateur) ont été essentiellement observés dans les chandelles.

La proportion d'espèces uniquement observée dans les pièges à émergence (25%) n'est pas négligeable et contraste avec les résultats d'Alinvi *et al.* (2007). Ces auteurs obtiennent un rapport de 1 à 8 entre le nombre d'espèces uniquement observées dans les pièges à émergence et les pièges à interception, contre un rapport de 1 à 2 dans notre jeu de données.

Ceci peut s'expliquer par la faible quantité de chandelles et de bois mort au sol de gros diamètre dans les peuplements étudiés (chapitre V). En effet, dans le jeu de données « émergence », ces deux substrats abritaient respectivement dix-sept et dix-huit espèces qui n'ont pas été observées ailleurs. La "capturabilité" des espèces est un autre facteur à prendre en considération. Une espèce comme *Ergates faber*, associée aux souches (voir chapitre IV), n'a pas été observée dans les pièges-vitres alors que sa ressource est largement distribuée dans le massif des Landes de Gascogne (Chapitre III). Un individu mort a été observé à moins d'un mètre de l'un des pièges. De nombreuses traces (orifices d'émergence) ont été remarquées sur des souches dans différents peuplements parcourus lors des travaux de terrain.

Enfin, contrairement au dispositif de pièges à émergence qui est resté opérationnel pendant une année complète, les piège-vitres n'ont été actifs que de mai à fin août. Bien que l'essentiel des périodes d'activité des espèces ait été ainsi couvert, certaines espèces « précoces » ou « tardives » peuvent ne pas avoir été observées pour cette seule raison. C'est probablement le cas d'*Acanthocinus aedilis*, dont les adultes peuvent être actifs dès le mois de février (Villiers, 1978).

L'interprétation de la richesse spécifique observée dans un piège-vitre doit être conduite avec prudence car les espèces ainsi échantillonnées peuvent être classées en trois types : les émigrantes, les immigrantes et les "vagabondes". Pour le premier type, l'imago capturé au piège correspond à une larve qui s'est développée dans une ressource présente dans le peuplement. Pour le second type, les immigrantes, l'imago capturé est attiré par la ressource locale et vient donc pour pondre ou se nourrir. Les variables mésologiques locales susceptibles d'influer sont donc celles caractérisant non seulement la ressource proprement dite (type de bois mort, stade de dégradation, diamètre,...), mais le contexte abiotique dans lequel celle-ci se situe (conditions microclimatiques notamment). Pour le troisième type, les "vagabondes", l'imago capturé circule entre deux zones propices à son développement. Dans ce dernier cas, les caractéristiques du peuplement ne reflètent donc *a priori* pas ses exigences écologiques. Tout au plus, on peut envisager que les conditions du milieu ne lui sont pas trop hostiles puisqu'il ne l'évite pas.

#### 4.2. L'importance de la ressource locale en bois mort

Nos résultats confirment l'importance du volume et de la diversité du bois mort local pour la structuration des assemblages de Coléoptères saproxyliques à l'échelle du peuplement. Comme l'ont déjà observé Similä *et al.* (2003), le volume et la diversité en bois mort sont souvent corrélés. Cependant la mise en évidence d'un effet additif significatif des branches et des grumes sur la richesse spécifique illustre la complémentarité de ces substrats. Le même constat est établi pour les souches et les grosses grumes, soulignant ainsi la nécessité de dépasser la simple approche volumique du bois mort pour considérer aussi la qualité des rémanents, dans le cadre de recommandations de gestion et de suivi de la biodiversité associée.

Au-delà de la richesse spécifique, la variable  $V_{tot}$  ressort comme ayant un effet significatif sur la composition dans les 3 modèles analysés au moyen de l'ACCP. Cela conforte l'importance du volume total de bois mort comme facteur déterminant pour la composition des assemblages locaux.

Dans l'analyse des assemblages d'espèces de Coléoptères saproxyliques couplant la CAH et l'AFD, un premier gradient semble déterminé par le volume de bois mort d'un côté et la densité du peuplement de l'autre. Il oppose clairement le groupe 2 au groupe 4, le groupe 3 étant en position intermédiaire.

Dans le chapitre III, nous avons mis en évidence le patron d'accumulation du bois mort au cours du cycle sylvicole avec un pic d'accumulation correspondant aux peuplements âgés d'environ 30 ans, ayant presque atteint la densité finale. L'effet opposé des facteurs « densité » et « volume de bois mort » est donc inhérent aux peuplements de pin maritime tels qu'ils sont gérés, les peuplements les moins denses étant aussi les plus âgés et donc ceux où le bois mort s'est le plus accumulé.

Une seule espèce, *Xylographus bostrichoides*, est ressortie comme indicatrice du groupe 4 caractérisé par des peuplements très jeunes, à forte densité et quasiment dépourvu de bois mort. La larve de ce Ciidae se développe dans des champignons associés à des essences feuillues (Rose, com. pers.). L'association de cette espèce au groupe 4 s'expliquerait ainsi par la présence de feuillus épargnés, lors de la coupe rase et donc subsistant dans les jeunes plantations de pin. Les conditions microclimatiques plus ensoleillées qui règnent dans ces peuplements constituent peut-être également un élément expliquant la présence de cette espèce. Elle n'a en effet pas été observée dans des peuplements plus âgés et avec une fermeture de la canopée plus importante, bien que certains présentaient des feuillus de plus de 7 m dans leur strate arbustive.

Le groupe 2, qui rassemble les peuplements les plus riches en bois mort ( $>40\text{m}^3/\text{ha}$ ), abrite le plus grand nombre d'espèces indicatrices (17). Plusieurs d'entre elles sont caractéristiques de pièces de bois mort de gros diamètre (*Thanasimus formicarius*, *Spondylis buprestoides*, *Rhagium inquisitor* ou *Hylurgus ligniperda*). Il faut aussi souligner que les espèces indicatrices du groupe 2 sont presque majoritairement des xylophages secondaires (avec leurs prédateurs) et donc probablement associées à du bois mort "frais". Les espèces du groupe 2 illustreraient la réponse immédiate à une augmentation locale de la ressource en bois mort, avec l'arrivée en nombre des espèces pionnières associées au bois mort frais et, pour certaines, de gros diamètre.

Les peuplements constituant le groupe 1 représentent un large gradient de volume de bois mort et de densité, tout en restant entre les deux extrêmes. La CAH distinguent leurs assemblages de ceux des 3 autres « en premier ». Cette séparation repose probablement sur d'autres facteurs (ambiance microclimatique et contexte paysager) que nous analysons plus en détails par la suite.

A l'échelle du paysage, la quantité de bois mort n'a pas d'effet significatif sur la composition des assemblages. On peut ainsi supposer que, pour la plupart des espèces, l'ordre de grandeur de leur capacité de dispersion est supérieur à 400 m. En effet, Gibb *et al.* (2006) ont observé un effet de la ressource en bois mort dans des paysages à une plus grande échelle (dans des rayons de 1 km et 10 km). Ces auteurs ont utilisé l'âge des peuplements pour inférer la quantité de bois mort présente dans le paysage en considérant que celle-ci augmentait avec la proportion de vieux peuplements. Dans le contexte landais, une telle approche ne semblait pas pertinente compte-tenu de la dynamique du bois mort (Chapitre III). En effet, le patron d'accumulation au cours du temps présente un maximum vers 30 ans avant de diminuer.

L'estimation de la quantité de ressource disponible dans le paysage s'est donc appuyée sur des modèles de prédiction du volume local de bois mort (Chapitre III). Ces modèles reposent non seulement sur l'âge du peuplement, mais également sur la classe de productivité (ou fertilité de la station). Or, il n'a pas été possible de renseigner cette dernière variable. Nous avons donc utilisé la valeur moyenne prédite pour une classe d'âge donnée. Cette approximation est peut-être trop grossière pour permettre d'observer une réponse des assemblages.

On notera toutefois, que *Prionychus fairmeri* et *Hylastes attenuatus* réagissent positivement à la quantité de bois mort dans le paysage. Ce résultat incite donc à affiner la caractérisation des peuplements pour permettre une meilleure utilisation des modèles et envisager ainsi une estimation de la ressource à l'échelle du paysage qui traduise un peu mieux la réalité.

#### 4.3. Influence des feuillus dans le peuplement et le paysage

L'effet positif de la présence d'arbres d'essences feuillues dans le peuplement sur la richesse spécifique des Coléoptères saproxyliques peut s'expliquer assez directement en considérant qu'il s'agit d'une ressource complémentaire par rapport au bois mort – essentiellement de pin maritime (99,3% du bois mort) – qui a été mesuré au sol. Il existe ainsi un effet additif de la présence de feuillus sur la richesse locale qui est constituée d'espèces strictement associées au pin maritime ou aux feuillus, mais également d'espèces polyphages. Ce constat rejoint celui fait par d'autres auteurs sur les oiseaux (Estades et Temple, 1999; Barbaro *et al.*, 2007).

La présence de feuillus est peut-être, par ailleurs, un indicateur de gestion moins intensive en termes de nettoyage de la végétation du sous-étage. Un passage moins fréquent des engins épargne non seulement les espèces ligneuses d'accompagnement, mais également le bois mort au sol. D'où un effet positif de ce facteur sur l'ensemble de la richesse spécifique ou sur une espèce comme *Hylobius abietis* (tableau des AFD présence/absence d'espèces) dont la larve ne se développe pourtant que dans des essences résineuses (Langström et Day, 2004). Les imagos de cette espèce sont toutefois susceptibles de s'alimenter sur des essences feuillues (Löf *et al.*, 2005). En revanche, la composition des assemblages n'est pas significativement influencée par la présence de feuillus. Cela est peut être dû à la trop grande rareté des espèces strictement associées aux essences feuillues dans notre échantillon et donc à leur faible proportion dans les assemblages, réduisant ainsi d'autant leur poids dans les analyses de composition.

Alors que la présence de feuillus a un effet significatif sur la richesse spécifique des coléoptères saproxyliques à l'échelle du peuplement, aucune relation significative n'a pu être mise en évidence à l'échelle du paysage.

Cependant, le groupe 3 se distingue du groupe 1 selon un axe opposant les paysages avec ou sans peuplements feuillus (groupe 1). La présence d'*Anaspis frontalis*, espèce par ailleurs observée par Bouget (2005) en chênaie et parmi les espèces indicatrices du groupe 3, s'explique peut-être par la proximité de feuillus dans le paysage. Un effet positif de la surface relative en boisements de feuillus a également été constaté pour expliquer la présence de trois espèces, dont deux ont leurs larves strictement associées au bois mort de feuillus : *Anaspis lurida* et *Tomoxia bucephala*. La troisième, *Hymenalia rufipes* semble être polyphage (Brustel, com. pers.). Parmi les trois échelles de paysage analysées, aucune ne semble plus importante dans la discrimination des sites abritant des deux premières espèces citées. On peut donc supposer que les espèces associées à ces habitats forestiers ont une capacité de dispersion égale ou supérieure à 400 m, puisque c'est le rayon maximum auquel nous avons pu analyser le paysage ; soit une surface d'environ 50ha.



Les capacités de dispersion des Coléoptères saproxyliques sont dans l'ensemble mal connues (Jonsson *et al.*, 2005), mais probablement très variables d'une espèce à l'autre (Holland *et al.*, 2004). Plusieurs espèces de Scolytes sont capables de se disperser sur plusieurs kilomètres (Sauvard, 2004). Selon les estimations de Jackson *et al.* (2008), *Dendroctonus ponderosae* pourrait, en une seule journée, franchir une distance de 30 à 110 km en volant au-dessus de la canopée. A l'opposé, les déplacements observés par Hedin et Ranius (2002) pour *Osmoderma eremita* (Scarabaeidae) étaient tous inférieurs à 200m.

Dans des îlots forestiers de feuillus du sud de la Suède, Franc *et al.* (2007) ont observé une réponse des assemblages locaux de Coléoptères saproxyliques à la surface en peuplements feuillus dans un rayon de 1 km. Dans un contexte de pessières boréales, l'influence de certaines variables paysagères est ressortie comme significative aux échelles de 1 et surtout 4 km<sup>2</sup> (Økland *et al.*, 1996). La surface en peuplements semi-naturels à large échelle (4 km<sup>2</sup>) était notamment l'une des variables les plus fortement corrélées avec la richesse locale en espèces associées au Tremble. Bouget (2005b) a mis en évidence un effet de la densité de chablis dans des paysages de 78 et 314ha sur respectivement les Scolytidae et les xylophages pionniers présents dans des trouées de chablis dans des boisements feuillus.

De fortes disparités dans les capacités de dispersions entre espèces rend finalement improbable l'identification d'une seule échelle de réponse au niveau des assemblages. Ainsi, au sein d'une même famille (Cerambycidae), l'échelle spatiale de l'interaction habitat-espèce peut varier de 20 m à 1600 m (Holland *et al.*, 2004).

La relation négative entre la surface relative de pin maritime dans le paysage et l'occurrence des espèces associées aux feuillus comme *Anaspis lurida* ou *Tomoxia bucephala* peut résulter d'un simple artefact d'échantillonnage. La zone d'étude est en effet largement dominée par une couverture forestière se caractérisant par trois grands types d'habitats : les peuplements de pin maritime, les peuplements de feuillus et les coupes rases. L'augmentation de la proportion de pin maritime dans le paysage s'accompagne ainsi "mécaniquement" d'une diminution de la proportion de boisements feuillus. Il est donc, dans notre jeu de données, impossible de distinguer l'effet « quantité de ressource en bois mort disponible » dans les boisements de feuillus d'un effet de "barrière au déplacement" dû aux peuplements de pin maritime.

Parmi les espèces strictement associées aux feuillus, 9 sont des indicateurs de la qualité biologique des forêts (*sensu* Brustel, 2001) : *Anoplodera sexguttata*, *Brachygonus ruficeps*, *Callimus abdominale*, *Dircaea australis*, *Dromaeolus barnabita*, *Enedreyetes sepicola*, *Hylis cariniceps*, *H. olexai* et *Procræus tibialis*. L'habitat larvaire de ces espèces n'est *a priori* pas disponible dans les plantations de pin maritime. Leurs larves se développent en effet dans du bois carié de feuillus, de gros volume pour certaines ; cette ressource n'a pas été observée dans les peuplements étudiés. La capture de ces espèces serait donc à mettre en relation avec un déplacement entre deux milieux qui leurs sont favorables.

Ainsi, la matrice résineuse ne constituerait pas un obstacle à la dispersion d'au moins certaines espèces associées aux boisements feuillus. Comme le suggèrent Barbaro *et al* (2005), un effet de filtre exercé depuis plus de 150 ans par la matrice forestière landaise, dominée par le pin maritime, aurait pu déjà réduire le pool d'espèces associées aux essences feuillues en favorisant celles capables de survivre dans un habitat fragmenté en se dispersant à travers une matrice de non-habitat constitué par les plantations de pin maritime.

#### 4.4. Effet des conditions microclimatiques

Appréhendées de manière indirecte par la densité et le couvert, les conditions microclimatiques semblent déterminantes pour plusieurs espèces. La richesse spécifique est ainsi significativement plus élevée dans les peuplements les moins denses ainsi que dans les peuplements les plus fermés (bien que l'effet du couvert ne soit pas significatif). Les peuplements très denses et ouverts, autrement dits les plantations de moins de 10 ans, constitueraient donc les zones les moins propices aux Coléoptères saproxyliques.

Un effet significatif de la densité et du couvert sur la composition des assemblages a par ailleurs été mis en évidence (ACCP et tests associés). Les peuplements appartenant au groupe 3 se caractérisent par une plus forte ouverture de la canopée tout en ayant un volume assez important de bois mort. Deux des trois espèces indicatrices de ce groupe (*Chrysanthia geniculata* et *Anaspis frontalis*) sont connues pour se développer dans les bois de petits diamètres qui constituent une ressource largement distribuée dans le massif des Landes de Gascogne. Leur présence suggère donc l'existence d'assemblages plus spécifiquement associés aux branches en conditions ensoleillées.

La préférence d'*Anaspis frontalis* pour les milieux ensoleillés a déjà été mise en évidence par Bouget (2005) dans des trouées de chablis en chênaie ou par Similä *et al.* (2002) dans des pineraies boréales récemment exploitées. Les imagos de cette espèce, comme ceux de *Chrysanthia viridissima*, sont floricoles (Brustel, com. pers). Au-delà des conditions microclimatiques, l'ouverture du peuplement, en favorisant le développement d'une ressource nectarifère serait ainsi propice à certaines espèces de Coléoptères saproxyliques dont les adultes sont floricoles (Speight, 1989).

Les peuplements du groupe 1 présentent la même gamme de variation du volume de bois mort que le groupe 3, mais avec une valeur de couvert plus élevée. Les espèces indicatrices de ce groupe apprécient donc probablement davantage les ambiances moins ensoleillées et moins sèches. On notera que parmi ces espèces, plusieurs ont été identifiées comme préférentiellement associées aux souches dans le chapitre IV (*Melanotus crassicollis*, *Hemicrepidus hirtus*, *Ampedus aurilegulus* ou *Nalassus laevioctostriatus*). Or, les souches sont présentes dans la quasi-totalité des peuplements. Leur préférence pour les peuplements davantage fermés du groupe 1 illustrerait ainsi leur caractère sciaphile. Les espèces indicatrices à la fois des groupes 2, 3 et 4 sont en revanche probablement indifférentes aux conditions microclimatiques et au volume de bois mort, puisque les peuplements constitutifs de ces trois groupes balayent tout le gradient d'ouverture rencontré.

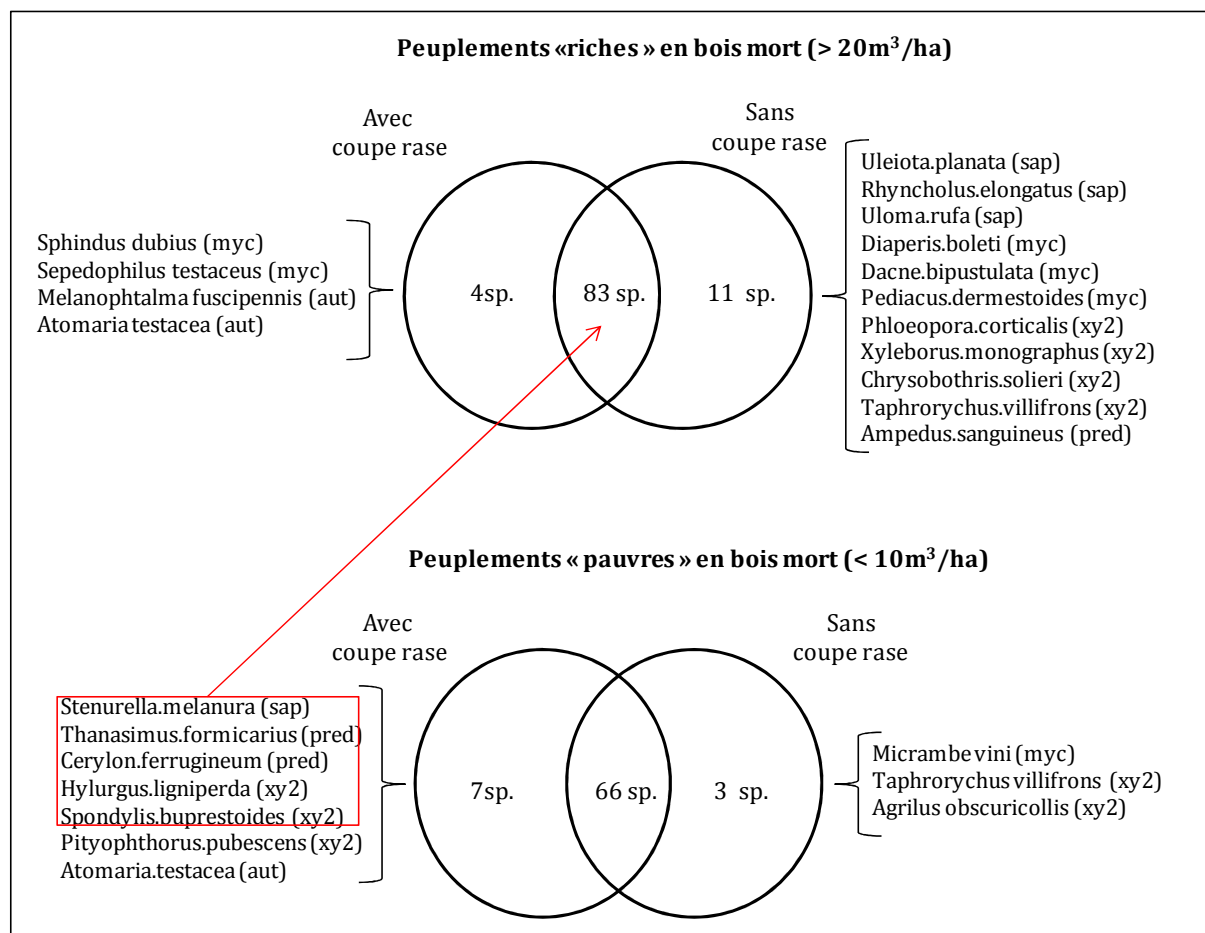
La réponse des assemblages aux variations de conditions microclimatiques rencontrées dans les peuplements de pin maritime confirme l'importance de ce facteur et l'intérêt de la classification des espèces sciaphiles, thermophiles ou indifférentes. Les résultats obtenus dans des conditions expérimentales où le facteur ensoleillement était contrôlé confortent cette approche (Kaila *et al.*, 1997 ; Alexander, 1999 ; Sverdrup-Thygeson et Ims, 2002 ; Lindhe *et al.*, 2005 ; Hjältén *et al.*, 2007). Le principal enseignement de ces études est qu'il n'existe pas d'exposition idéale qui soit favorable à l'ensemble des espèces. Les Coléoptères saproxyliques présentent une diversité de préférences thermiques qui nécessite le maintien de bois mort dans diverses situations d'ombrage ou d'ensoleillement.

#### 4.5. Effet des coupes rases

L'effet significatif de la présence de coupes rases dans le paysage sur la composition des assemblages peut recouvrir deux processus principaux: l'effet de fragmentation du couvert forestier (barrière à la dispersion) et l'effet source/puits de coléoptères saproxyliques via la présence d'une ressource en bois mort originale.

Les coupes rases constituent un élément singulier dans le paysage forestier puisqu'elles représentent une importante ressource en bois mort frais et ensoleillé, principalement de gros diamètre (souches). Il s'agit donc potentiellement de milieux à la fois attractifs dès leur première année et sources à partir de leur deuxième année. Ce deuxième effet s'illustre par la forte corrélation positive entre la surface relative en coupe rase dans le paysage et la présence de *Prionychus fairmeri*. Pour cette espèce saproxylophage associée préférentiellement aux souches (chapitre IV), les coupes rases peuvent en effet constituer des habitats propices, excepté la première année après la coupe, car le bois mort est trop frais.

De même, dans les peuplements les plus pauvres en bois mort, la présence de coupes rases dans le paysage semble se traduire par un nombre d'espèces plus élevé que dans les peuplements situés au centre de paysages sans coupe rase. En complément de la figure 7, nous avons établi deux diagrammes de Venn (Figure 11) afin d'analyser plus en détail ce phénomène.



**Figure 11 :** Diagrammes de Venn illustrant les espèces propres des peuplements en fonction de leur niveau de richesse en bois mort et du contexte paysager (présence ou absence). L'encadré rouge signale les espèces propres aux peuplements pauvres en bois mort qui sont par ailleurs présentes dans les peuplements plus riches en bois mort, quelque soit le contexte paysager (sap : saproxylophages, myc : mycophages, xy2 : xylophages secondaires, pred : prédateurs, aut : autres).

Dans les peuplements pauvres en bois mort, la présence de coupes rases dans le paysage se traduit par un apport de 7 espèces parmi lesquelles *Thanasimus formicarius*, *Spondylis buprestoides* ou *Hylurgus ligniperda* qui sont ressorties comme indicatrices de souches fraîches dans le chapitre « émergence ». *Pityophthorus pubescens* est un scolyte dont la larve se développe dans les brindilles (Balachowski, 1949) et *Cerylon ferrugineum* est un prédateur de Scolytes, qui semble préférer les milieux ensoleillés (Bouget, 2005).

On peut donc supposer que la présence d'une coupe rase, par un effet d'attraction ou d'émission d'individus, augmente la probabilité d'observer des espèces xylophages secondaires, leurs prédateurs et leurs commensaux dans les peuplements environnants bien que dépourvus de bois mort frais. Au « bruit de fond » constitué par les espèces largement distribuées dans les peuplements de pin maritime, viendrait donc s'ajouter des espèces en dispersion dont le flux est généré par les coupes rases.

Lorsque les peuplements sont plus riches en bois mort et donc susceptibles d'offrir localement la ressource pour ces espèces, la présence de coupes rases dans le paysage n'a plus d'incidence sur le nombre de ces espèces circulantes. Ceci explique que 5 des 7 espèces évoquées plus haut se retrouve dans le pool commun entre paysages avec et sans coupe rase, dans les peuplements riches en bois mort.

La fragmentation de la matrice résineuse induite par la rupture du couvert forestier constitue peut être le deuxième phénomène en jeu qui expliquerait l'influence des coupes rases sur la réponse des Coléoptères saproxyliques. Ces dernières, en jouant un rôle de barrière à la colonisation de nouveaux sites, auraient un effet délétère sur la faune circulante. Cet effet serait d'autant plus facile à déceler que le peuplement est riche en bois mort et donc susceptible de « recruter » de plus nombreuses espèces.

Parmi les espèces observées uniquement dans des peuplements situés dans un paysage sans coupe rase (Figure 11), il y a plusieurs saproxylophages (*Rhycolus elongatus*, *Uleiota planata*, *Uloma rufa*) ou mycophages (*Diaperis boleti*, *Dacne bipustulata*, *Pediacus dermestoides*). Le milieu chaud et riche en bois frais que constitue une coupe rase est peut-être « hostile » à ces espèces dont la ressource larvaire est constituée de substrats décomposés et situés préférentiellement dans des zones ombragées. C'est le constat dressé par Økland (Økland, 1994) pour un autre groupe d'espèces saproxyliques, les Mycetophilidae (Diptera) dans une pessière.

On peut également citer deux espèces singletons qui n'ont pas été prises en compte dans les diagrammes de Venn mais sont connues pour préférer les conditions microclimatiques plus fraîches : *Hylis procerulus* (Chassain et Van Meer, 2000), *Rhinosimus ruficollis* (Bouget, 2005). Ces espèces pourraient également « éviter » les peuplements adjacents aux coupes rases. En effet le microclimat des lisières forestières en bordure de milieux ouverts est connu pour être moins tamponné que dans les lisières entre deux peuplements forestiers (Didham *et al.*, 1998).

Enfin, la formation de courants d'air chaud ascendants s'accompagnant de turbulences participent peut-être à une plus forte dispersion de certaines espèces connues pour se déplacer au-dessus de la canopée, portées par le vent (Helland *et al.*, 1984; Jactel et Gaillard, 1991). Ce phénomène participerait ainsi, de manière indirecte, à l'effet barrière évoqué plus haut.

Plusieurs auteurs ont mis en évidence le rôle de la fragmentation forestière sur la distribution des mammifères (Lindenmayer *et al.*, 1999) et des oiseaux (Estades et Temple, 1999; Lindenmayer et Franklin, 2002; Cushman et MacGarigal, 2003). Les effets, variables selon les espèces, semblent en lien avec certains traits de vie.

Ainsi, les espèces d'oiseaux les plus fréquemment observées dans des îlots de feuillus (*Eucalyptus spp.*) disséminés au sein d'une matrice de résineuse (*Pinus radiata*) étaient notamment plus petites, avec une tendance à la dispersion plus importante (Lindenmayer *et al.*, 2002). Dans le massif des Landes, Barbaro *et al.* (2007) expliquent l'effet positif de la fragmentation forestière pour certaines espèces d'oiseaux par un phénomène de complémentation des habitats. Les espèces ayant besoin de milieux différents pour subvenir à leurs besoins vitaux sont favorisées par une mosaïque paysagère.

Pour les insectes saproxyliques, les adultes des espèces anthophiles recherchent des fleurs pour couvrir des besoins énergétiques (Villiers, 1962) ou assurer la maturation de la ponte (Speight, 1989). La présence de fleurs s'avère alors aussi indispensables que la présence de bois mort pour la survie de ces espèces. La fragmentation du paysage forestier serait donc *a priori* favorable à ces espèces (Økland *et al.*, 1996).

Dans un contexte de forêts tropicales, Didham *et al.* (1998) ont observé une dichotomie entre les assemblages associés aux fragments forestiers et ceux associés à une matrice forestière continue. Ils ont constaté une grande diversité de réponse allant d'une part, des espèces spécialistes des lisières à celles évitant ces milieux, et d'autre part, des espèces spécialistes des grandes étendues (100 ha) à celles spécialistes de plus petits îlots (1ha). Aucune relation avec la taille des individus ou le groupe trophique n'a été constatée.

En ce qui concerne les Coléoptères saproxyliques des plantations de pin maritime, l'interprétation de l'effet de la fragmentation du paysage forestier par les coupes rases nécessite toutefois des investigations complémentaires, à commencer par un échantillonnage de ces milieux. Laaksonen *et al.* (2008) soulignent en effet le manque de connaissance sur la perméabilité de la matrice forestière pour les Coléoptères saproxyliques.

### **Conclusions**

Outre la confirmation de l'effet de la ressource locale, les résultats présentés dans ce chapitre suggèrent également l'effet d'autres variables mésologiques aux échelles du peuplement et du paysage.

Le *volume et la diversité de la ressource locale* sont des facteurs importants de la structuration des assemblages de Coléoptères saproxyliques des plantations de pin maritime. En ce qui concerne la diversité, nous avons pu mettre en évidence la complémentarité de branches, des grumes et des souches. La présence de bois mort essences feuillues et d'autres micro-habitats est probablement également déterminante.

A l'échelle du *peuplement*, les conditions microclimatiques semblent constituées une composante de la niche écologique d'une partie de ces espèces. L'effet de la densité et du couvert traduirait ainsi des *préférendums thermiques* différents parmi les Coléoptères saproxyliques.

Enfin, la mise en évidence d'effets du *contexte paysager* sur les assemblages locaux nous conduit à mettre en avant deux hypothèses associées à des résultats notables :

- L'effet positif de la présence de *boisements de feuillus* dans un paysage dominé par le pin maritime suggère une certaine perméabilité de cette matrice résineuse pour une partie au moins des espèces associées aux peuplements feuillus disséminés ;
- Un effet négatif, sur la richesse spécifique, de la présence des *coupes rases* dans le paysage suggère la présence d'espèces de Coléoptères saproxyliques sensibles à une fragmentation forestière.

**Annexe** : Liste de l'ensemble des espèces de Coléoptères saproxyliques observées dans les plantations de pin maritime des Landes de Gascogne, avec la répartition de leur abondance en fonction de la technique d'échantillonnage (piège-vitre ou piège à émergence). En gras les espèces indicatrices de la qualité biologique des forêts françaises (*sensu* Brustel, 2001).

Famille	Espèce	Groupe trophique	Piège-vitre	Piège à émergence
Aderidae	<i>Anidorus nigrinus</i>	sap	138	50
	<i>Euglenes oculatus</i>	sap	2	6
	<i>Euglenes pygmaeus</i>	sap		4
	<i>Otolelus pruinosus</i>	sap	1	1
	<i>Phytobaenus amabilis</i>	sap	16	
Anobiidae	<i>Dorcatoma chrysomelina</i>	myc	2	
	<i>Ernobius gigas</i>	xy2		2
	<i>Ernobius longicornis</i>	sap	1	
	<i>Ernobius mollis</i>	sap	1	2
	<i>Ernobius reflexus</i>	sap	1	
	<i>Hadrobregmus denticollis</i>	sap	1	
	<i>Mesocoelopus niger</i>	sap	26	
	<i>Ochina ptinoides</i>	sap	1	
	<i>Stagetus pilula</i>	sap	50	
Anthribidae	<b><i>Enedreytes sepicola</i></b>	<b>myc</b>	<b>1</b>	
Bostrichidae	<i>Stephanopachys quadricollis</i>	xy2		1
Buprestidae	<i>Agilus obscuricollis</i>	xy2	2	
	<i>Anthaxia sepulchralis</i>	xy2	2	3
	<i>Chrysobothris affinis</i>	xy2	1	
	<i>Chrysobothris solieri</i>	xy2	2	30
	<i>Phaenops cyanea</i>	xy2	1	278
Cantharidae	<i>Malthinus seriepunctatus</i>	pred	2	1
	<i>Malthodes marginatus</i>	sap	2	
Carabidae	<i>Dromius angustatus</i>	pred		4
	<i>Dromius quadrimaculatus</i>	pred	1	
Cerambycidae	<i>Acanthocinus griseus</i>	xy2		88
	<i>Anastrangalia sanguinolenta</i>	sap	8	1
	<b><i>Anoplodera sexguttata</i></b>	<b>sap</b>	<b>1</b>	
	<i>Arhopalus rusticus</i>	xy2	17	159
	<b><i>Callimus abdominale</i></b>	<b>sap</b>	<b>1</b>	
	<i>Clytus arietis</i>	xy2	2	
	<i>Corymbia rubra</i>	xy2	83	140
	<i>Ergates faber</i>	xy2		33
	<i>Gracilia minuta</i>	sap	1	
	<i>Hylotrupes bajulus</i>	xy2		2
	<i>Monochamus galloprovincialis</i>	xy2	1	25
	<i>Plagionotus arcuatus</i>	xy2	1	
	<i>Pogonocherus caroli</i>	xy2	1	
	<i>Pogonocherus fasciculatus</i>	xy2	1	

Famille	Espèce	Groupe trophique	Piège-vitre	Piège à emergence
Cerambycidae (suite)	<i>Pogonocherus hispidus</i>	xy2	1	
	<i>Pogonocherus perroudi</i>	xy2		4
	<b><i>Prionus corarius</i></b>	<b>xy2</b>	<b>37</b>	4
	<i>Rhagium inquisitor</i>	xy2	7	28
	<i>Spondylis buprestoides</i>	xy2	19	37
	<i>Stenurella melanura</i>	sap	18	2
	<i>Stictoleptura fulva</i>	sap	1	
Cerylonidae	<i>Cerylon ferrugineum</i>	pred	7	4
	<i>Cerylon histeroides</i>	pred	15	6
Ciidae	<i>Cis boleti</i>	myc		1
	<i>Cis hispidus</i>	myc		7
	<i>Cis nitidus</i>	myc		1
	<i>Cis quadridentulus</i>	myc		1
	<i>Ennearthron cornutum</i>	myc		1
	<i>Orthocis alni</i>	myc		4
	<i>Orthocis pygmaeus</i>	myc		2
	<i>Strigocis bicornis</i>	myc		1
	<i>Sulcacis fronticornis</i>	myc		1
	<i>Xylographus bostrichoides</i>	myc	8	
	Clambidae	<i>Calyptomerus dubius</i>	myc	
Cleridae	<b><i>Allonyx quadrimaculatus</i></b>	<b>pred</b>	<b>9</b>	<b>1</b>
	<i>Clerus mutillarius</i>	pred	2	
	<i>Thanasimus femoralis</i>	pred		4
	<i>Thanasimus formicarius</i>	pred	19	26
Colydiidae	<i>Aulonium ruficorne</i>	pred		1389
	<i>Bitoma crenata</i>	pred	2	4
	<i>Colydium elongatum</i>	pred	1	
	<i>Endophloeus markovichianus</i>	pred	5	24
Cryptophagidae	<i>Atomaria analis</i>	aut	1	
	<i>Atomaria apicalis</i>	myc	1	
	<i>Atomaria testacea</i>	aut	7	
	<i>Cryptophagus dentatus</i>	aut	1	
	<i>Cryptophagus populi</i>	myc		1
	<i>Cryptophagus pseudodentatus</i>	aut	1	
	<i>Cryptophagus scanicus</i>	aut	1	
	<i>Micrambe perrisi</i>	aut	5	
	<i>Micrambe vini</i>	myc	12	
Cucujidae	<i>Pediacus depressus</i>	pred	2	1
	<i>Pediacus dermestoides</i>	myc	3	
Curculionidae	<i>Brachytemnus porcatus</i>	sap	1801	
	<i>Hylobius abietis</i>	xy2	13	
	<i>Magdalis memnonia</i>	xy2	7	

Famille	Espèce	Groupe trophique	Piège-vitre	Piège à emergence
Curculionidae (suite)	<i>Pissodes castaneus</i>	xy2	5	
	<i>Rhyncholus elongatus</i>	sap	2	
	<i>Rhyncholus strangulatus</i>	sap	2	
Dasytidae	<i>Aplocnemus impressus</i>	pred	26	3
	<i>Aplocnemus jejunos</i>	pred		3
	<i>Dasytes pauperculus</i>	sap	3	
	<i>Dasytes aeratus</i>	sap	2	1
	<i>Dasytes niger</i>	sap	4	3
	<i>Dasytes plumbeus</i>	sap	1	
	<i>Dasytes virens</i>	sap	14	
Dermestidae	<i>Attagenus punctatus</i>	aut	1	
	<i>Megatoma undata</i>	aut	2	
Dryophthoridae	<i>Dryophthorus corticalis</i>	xy2	142	129
Elateridae	<i>Ampedus aurilegulus</i>	pred	37	18
	<b><i>Ampedus balteatus</i></b>	<b>pred</b>	<b>343</b>	<b>14</b>
	<i>Ampedus cinnaberinus</i>	pred	3	
	<b><i>Ampedus glycereus</i></b>	<b>pred</b>	<b>24</b>	<b>5</b>
	<i>Ampedus nigerrimus</i>	pred	70	5
	<i>Ampedus pomorum</i>	pred	2	
	<b><i>Ampedus praeustus</i></b>	<b>pred</b>	<b>7</b>	
	<i>Ampedus quercicola</i>	pred	4	3
	<i>Ampedus sanguineus</i>	pred	3	4
	<b><i>Brachygonus ruficeps</i></b>	<b>pred</b>	<b>13</b>	
	<i>Cardiophorus goezei</i>	pred	356	
	<i>Cardiophorus nigerrimus</i>	pred	2	
	<i>Cardiophorus ruficollis</i>	pred	2	5
	<i>Drapetes cinctus</i>	sap	3	12
	<i>Hemicrepidius hirtus</i>	pred	218	10
	<i>Lacon punctatus</i>	pred		1
	<i>Melanotus crassicollis</i>	sap	382	8
<i>Melanotus villosus</i>	pred	72	8	
<b><i>Prokraerus tibialis</i></b>	<b>pred</b>	<b>1</b>		
<b><i>Stenagostus rhombeus</i></b>	<b>pred</b>	<b>10</b>		
<i>Stenagostus rufus</i>	pred		15	
Erotylidae	<i>Dacne sp.</i>	myc	26	
	<i>Dacne bipustulata</i>	myc	2	
	<i>Triplax lepida</i>	myc	1	
Eucinetidae	<i>Eucinetus haemorrhoidalis</i>	sap	1	
	<i>Eucinetus meridionalis</i>	autre		70
Eucnemidae	<b><i>Dromaeolus barnabita</i></b>	<b>sap</b>	<b>2</b>	
	<b><i>Hylis cariniceps</i></b>	<b>sap</b>	<b>3</b>	
	<b><i>Hylis olexai</i></b>	<b>sap</b>	<b>13</b>	
	<i>Hylis procerulus</i>	sap	2	



Famille	Espèce	Groupe trophique	Piège-vitre	Piège à emergence
Histeridae	<i>Cylister elongatum</i>	pred		10
	<i>Paromalus parallelipedus</i>	pred		238
	<i>Plegaderus saucius</i>	pred		1
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes ferrugineus</i>	aut	2	
	<i>Cryptolestes fractipennis</i>	pred		4
	<i>Cryptolestes pusillus</i>	pred		2
	<i>Cryptolestes spartii</i>	myc	5	
	<i>Placonotus testaceus</i>	pred		1
Latridiidae	<i>Cartodere nodifer</i>	myc	5	
	<i>Corticaria elongata</i>	aut	1	
	<i>Corticaria obscura</i>	myc		1
	<i>Corticarina fuscula</i>	aut	3	
	<i>Corticarina similata</i>	aut	9	
	<i>Corticaria gibbosa</i>	aut	60	
	<i>Enicmus histrio</i>	aut	9	
	<i>Enicmus rugosus</i>	myc	118	
	<i>Lathridius anthracinus</i>	aut	5	
	<i>Melanophthalma distinguenda</i>	aut	16	
	<i>Melanophthalma fuscipennis</i>	aut	6	
Leiodidae	<i>Agathidium confusum</i>	myc	1	
	<i>Agathidium rotundatum</i>	myc	10	
	<i>Amphicyllis globiformis</i>	myc	2	
	<i>Anisotoma axillaris</i>	myc		2
	<i>Anisotoma castanea</i>	myc	104	
	<i>Anisotoma humeralis</i>	myc	13	
	<i>Leiodes nigrita</i>	myc	1	
Lycidae	<i>Lygistopterus sanguineus</i>	pred	1	
Malachiidae	<i>Attalus analis</i>	pred	17	
	<i>Axinotarsus marginalis</i>	pred	42	1
	<i>Axinotarsus ruficollis</i>	pred	2	
	<i>Colotes maculatus</i>	pred	1	
Melandryidae	<i>Abdera biflexuosa</i>	myc		3
	<b><i>Dircaea australis</i></b>	<b>sap</b>	<b>4</b>	
	<i>Hallomenus binotatus</i>	myc	2	
	<i>Orchesia undulata</i>	myc	1	
	<i>Wanachia triguttata</i>	myc	5	2
Monotomidae	<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	xy2	3	
	<i>Rhizophagus depressus</i>	pred	2	12
	<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	pred	1	11
	<i>Rhizophagus perforatus</i>	pred		1
Mordellidae	<i>Mordella holomelaena</i>	sap	1	
	<i>Mordellistena neuwaldeggiana</i>	sap	1	
	<i>Tolida artemisiae</i>	sap	27	

Famille	Espèce	Groupe trophique	Piège-vitre	Piège à émergence
Mordellidae (suite)	<i>Tomoxia bucephala</i>	sap	11	
	<i>Variimorda villosa</i>	sap	1	
Mycetophagidae	<i>Berginus tamarisci</i>	myc	87	9
	<i>Litargus balteatus</i>	myc	1	
	<i>Mycetophagus multipunctatus</i>	myc	1	
	<i>Mycetophagus quadriguttatus</i>	myc	3	
	<i>Mycetophagus quadripustulatus</i>	myc	99	
	<i>Parabaptistes filicornis</i>	myc	38	
Nitidulidae	<i>Cylloides ater</i>	myc	1	
	<i>Epurea marseuli</i>	aut	5	33
	<i>Epurea neglecta</i>	aut	1	
	<i>Epurea pallescens</i>	aut	1	
	<i>Pityophagus ferrugineus</i>	pred		72
	<i>Pityophagus laevior</i>	pred		34
Oedemeridae	<i>Chrysanthia geniculata</i>	sap	9	
	<i>Chrysanthia viridissima</i>	sap	637	14
	<i>Nacerdes carniolica atlantica</i>	sap	5	19
	<i>Oedemera flavipes</i>	sap	50	
Ptinidae	<i>Ptinus dubius</i>	aut	63	
	<i>Ptinus sexpunctata</i>	sap	21	1
	<i>Ptinus spitzyi</i>	aut	1	
Salpingidae	<i>Rhinosimus ruficollis</i>	xy2	2	
	<i>Salpingus exsanguis</i>	pred		1
Scarabaeidae	<i>Cetonia aurata</i>	sap	8	6
	<i>Oxythyrea funesta</i>	sap	1	
	<i>Valgus hemipterus</i>	sap	1	
Scolytidae	<i>Crypturgus cinereus</i>	xy2	14	6
	<i>Crypturgus mediterraneus</i>	xy2		2
	<i>Crypturgus numidicus</i>	xy2		13
	<i>Crypturgus pusillus</i>	xy2	1	4
	<i>Dryocoetes villosus villosus</i>	xy2	2	
	<i>Gnathotricus materarius</i>	myc		1
	<i>Hylastes angustatus</i>	xy2	5	169
	<i>Hylastes ater</i>	xy2	3	62
	<i>Hylastes attenuatus</i>	xy2	49	1786
	<i>Hylastes brunneus</i>	xy2		1
	<i>Hylastinus obscurus</i>	xy2	3	
	<i>Hylurgops palliatus</i>	xy2	3	4
	<i>Hylurgus ligniperda</i>	xy2	12	80
	<i>Ips sexdentatus</i>	xy2		105
	<i>Orthotomicus erosus</i>	xy2	2	2816
	<i>Orthotomicus laricis</i>	xy2		2
<i>Orthotomicus proximus</i>	xy2		92	
<i>Phloeophthorus rhododactylus</i>	xy2	1		

Famille	Espèce	Groupe trophique	Piège-vitre	Piège à emergence
Staphylinidae (suite)	<i>Lordithon exoletus</i>	myc	1	
	<i>Lordithon thoracicus</i>	myc	1	2
	<i>Mycetoporus brunneus</i>	pred	1	
	<i>Mycetoporus clavicornis</i>	pred	1	
	<i>Mycetoporus splendens</i>	pred	2	
	<i>Nudobius collaris</i>	pred		10
	<i>Ocypus brunnipes</i>	pred	2	
	<i>Oligota punctulata</i>	myc		1
	<i>Omalius rugatum</i>	myc		1
	<i>Paraphloeostiba gayndahense</i>	pred		59
	<i>Phloeocharis subtilissima</i>	sap	2	
	<i>Phloeonomus punctipennis</i>	pred		1
	<i>Phloeopora corticalis</i>	xy2	3	
	<i>Phloeopora nitidiventris</i>	myc	1	1
	<i>Phloeopora testacea</i>	myc		2
	<i>Phloeostiba plana</i>	xy2	1	
	<i>Phyllodrepa vilis</i>	pred		3
	<i>Placusa complanata</i>	myc		37
	<i>Platydracus fulvipes</i>	pred	3	
	<i>Proteinus brachypterus</i>	myc		1
	<i>Quedius (Saurinus) nigriceps</i>	pred		1
	<i>Scaphidium quadrimaculatum</i>	myc	4	
	<i>Scaphisoma agaricinum</i>	myc	8	11
	<i>Sepedophilus constans</i>	myc	2	
	<i>Sepedophilus immaculatus</i>	myc	1	2
	<i>Sepedophilus nigripennis</i>	myc		13
	<i>Sepedophilus testaceus</i>	myc	3	38
	<i>Stenus aceris</i>	pred	1	
	<i>Stenus impressus</i>	pred	1	
	<i>Stichoglossa semirufa</i>	pred	3	
	<i>Tachyporus chrysomelinus</i>	myc		6
	Tenebrionidae	<i>Clamoris crenata</i>	sap	45
<i>Corticeus (Paraphloeus) pini</i>		sap		671
<i>Corticeus linearis</i>		sap	1	10
<i>Corticeus unicolor</i>		sap		1
<i>Diaperis boleti</i>		myc	4	
<i>Hymenalia rufipes</i>		sap	25	
<i>Hymenophorus doublieri</i>		sap		24
<i>Nalassus laevioctostriatus</i>		sap	38	55
<i>Palorus depressus</i>		sap	1	
<i>Pentaphyllus testaceus</i>		sap	3	
<i>Prionychus fairmairei</i>		sap	17	93
<i>Uloma culinaris</i>		sap	2	5
<i>Uloma rufa</i>		sap	3	55
Throscidae	<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	sap	5	
Trogidae	<i>Trox scaber</i>	aut	1	
Trogossitidae	<i>Nemozoma elongatum</i>	pred	4	

Famille	Espèce	Groupe trophique	Piège-vitre	Piège à emergence
Staphylinidae (suite)	<i>Lordithon exoletus</i>	myc	1	
	<i>Lordithon thoracicus</i>	myc	1	2
	<i>Mycetoporus brunneus</i>	pred	1	
	<i>Mycetoporus clavicornis</i>	pred	1	
	<i>Mycetoporus splendens</i>	pred	2	
	<i>Nudobius collaris</i>	pred		10
	<i>Ocypus brunnipes</i>	pred	2	
	<i>Oligota punctulata</i>	myc		1
	<i>Omalius rugatum</i>	myc		1
	<i>Paraphloeostiba gayndahense</i>	pred		59
	<i>Phloeocharis subtilissima</i>	sap	2	
	<i>Phloeonomus punctipennis</i>	pred		1
	<i>Phloeopora corticalis</i>	xy2	3	
	<i>Phloeopora nitidiventris</i>	myc	1	1
	<i>Phloeopora testacea</i>	myc		2
	<i>Phloeostiba plana</i>	xy2	1	
	<i>Phyllodrepa vilis</i>	pred		3
	<i>Placusa complanata</i>	myc		37
	<i>Platydracus fulvipes</i>	pred	3	
	<i>Proteinus brachypterus</i>	myc		1
	<i>Quedius (Saurinus) nigriceps</i>	pred		1
	<i>Scaphidium quadrimaculatum</i>	myc	4	
	<i>Scaphisoma agaricinum</i>	myc	8	11
	<i>Sepedophilus constans</i>	myc	2	
	<i>Sepedophilus immaculatus</i>	myc	1	2
	<i>Sepedophilus nigripennis</i>	myc		13
	<i>Sepedophilus testaceus</i>	myc	3	38
	<i>Stenus aceris</i>	pred	1	
	<i>Stenus impressus</i>	pred	1	
	<i>Stichoglossa semirufa</i>	pred	3	
	<i>Tachyporus chrysomelinus</i>	myc		6
	Tenebrionidae	<i>Clamoris crenata</i>	sap	45
<i>Corticeus (Paraphloeus) pini</i>		sap		671
<i>Corticeus linearis</i>		sap	1	10
<i>Corticeus unicolor</i>		sap		1
<i>Diaperis boleti</i>		myc	4	
<i>Hymenalia rufipes</i>		sap	25	
<i>Hymenophorus doublieri</i>		sap		24
<i>Nalassus laevioctostriatus</i>		sap	38	55
<i>Palorus depressus</i>		sap	1	
<i>Pentaphyllus testaceus</i>		sap	3	
<i>Prionychus fairmairei</i>		sap	17	93
<i>Uloma cunilaris</i>		sap	2	5
<i>Uloma rufa</i>		sap	3	55
Throscidae	<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	sap	5	
Trogidae	<i>Trox scaber</i>	aut	1	
Trogossitidae	<i>Nemozoma elongatum</i>	pred	4	

**CHAPITRE VII :**  
**DISCUSSION GENERALE**

## CHAPITRE VII : DISCUSSION GENERALE

Au travers de nos principaux résultats et des discussions qu'ils suscitent, l'objet de ce dernier chapitre est de proposer une base de réflexions sur la prise en compte du bois mort dans une perspective de gestion durable des plantations de pin maritime.

### **1. Quelle place accorder au bois mort dans les plantations de pin maritime ?**

*1.1. Le bois mort: un habitat pour de nombreuses espèces forestières et un indicateur "indirect" de la biodiversité*

#### **1.1.1. De la vie dans le bois mort**

Les résultats de nos études confirment l'importance du bois mort pour la biodiversité des forêts de plantation. La liste des Coléoptères saproxyliques établie à ce jour compte 306 espèces piégées dans des peuplements de pin maritime âgés de 4 à 61 ans, soit environ 10% des espèces de France (Bouget *et al.*, 2008b). A titre de comparaison avec d'autres groupes d'espèces non saproxyliques, des études menées dans le massif des Landes, mais incluant d'autres habitats (boisements feuillus, pare-feux, ...) ont mis en évidence la présence de 54 espèces de Carabidae, 113 espèces d'Arachnidae, 91 espèces d'Oiseaux (Barbaro *et al.*, 2005) et 44 espèces de Papillons Rhopalocères (van Halder *et al.*, 2008).

Dresser un inventaire des espèces saproxyliques préalablement à toute élaboration de recommandations de gestion du bois mort présente un double intérêt : i) identifier des enjeux particuliers associés à des espèces encore présentes mais dont l'habitat semble menacé par les évolutions sylvicoles, et ii) responsabiliser le gestionnaire en portant à sa connaissance la présence d'une ou plusieurs espèces d'intérêt patrimonial, ou indicatrices d'un massif forestier encore riche de sa faune saproxylique (Davies *et al.*, 2008). La dimension patrimoniale de la biodiversité devient alors un élément fort de la discussion entre les écologues et les gestionnaires forestiers.

C'est dans cette perspective que Brustel (2001) a proposé une liste des Coléoptères saproxyliques indicateurs de la qualité biologique des forêts. Sur les 306 espèces inventoriées à ce jour dans les plantations de pin maritime, 16 figurent sur cette liste. Parmi ces espèces, plusieurs sont strictement inféodées à des essences feuillues confirmant ainsi l'intérêt patrimonial des boisements de feuillus, essentiellement distribués le long des cours d'eau. La présence de plusieurs espèces menacées comme la Cistude d'Europe ou le Vison d'Europe a en effet conduit au classement en zone Natura 2000 d'une grande partie du réseau de ripisylves du massif des Landes (DIREN Aquitaine, 2008).

#### **1.1.2. Elaboration d'un indicateur**

Dans une perspective de suivi de cette fraction de la biodiversité, l'approche "indirecte" (basée sur l'utilisation de variables mésologiques) s'est révélée plus performante que l'approche "directe" (basée sur l'utilisation d'espèces). Nous avons ainsi pu établir une bonne relation entre la richesse locale en Coléoptères saproxyliques et la densité de bois mort par hectare (Chapitre V). Pour obtenir une qualité de prédiction équivalente avec une approche « directe », il faudrait prendre en compte au moins 15 espèces dont certaines ne sont pas facilement identifiables. Cette difficulté taxonomique vient s'ajouter au coût plus élevé de l'échantillonnage des Coléoptères par rapport à celui du bois mort.

Nous avons également mis en évidence l'importance de la diversité des pièces de bois mort pour la richesse spécifique et la composition des assemblages de Coléoptères saproxyliques (Chapitres IV et VI). Pour les plantations de pin maritime des Landes, le meilleur indicateur testé est en fait celui basé sur la diversité des pièces de bois mort de diamètre supérieure à 15 cm.

La genèse d'un indicateur comme celui associé au bois mort doit être explicitée et présente à l'esprit de l'utilisateur. L'établissement d'un modèle prédictif, qui plus est parcimonieux, n'augure en rien de l'importance explicatrice des variables qui le composent et encore moins de celles qui ont été exclues lors de la procédure de sélection (Mac Nally, 2000).

En se basant seulement sur les résultats relatifs à la recherche d'indicateurs (chapitre V), il semble ainsi que le bois mort frais ne soit pas déterminant pour la richesse spécifique locale. Or les résultats du chapitre IV, en revanche, mettent en évidence la présence d'assemblages associés à ce premier stade de décomposition. Ceci peut s'expliquer par la trop grande pauvreté en bois mort frais des parcelles dans lesquelles nous avons échantillonné la faune circulante. De même d'autres variables n'ont tout simplement pas pu être testées car leur variance était trop faible voir nulle. C'est le cas de tous les descripteurs volumiques des souches et de la plupart de ceux relatifs aux chandelles.

Ces remarques invitent donc à une validation complémentaire de nos résultats à partir d'un échantillonnage balayant des gradients plus importants, notamment pour les souches et les chandelles.

### **1.1.3. Voies d'amélioration de l'indicateur**

Ces résultats confortent la recommandation faite par plusieurs auteurs sur la nécessité d'améliorer la définition actuelle de l'indicateur « bois mort » (Stokland *et al.*, 2004 ; Schlaepfer et Bütler, 2004). Celle-ci distingue seulement la position – au sol ou debout – alors que des différenciations nettes des assemblages ont été mis en évidence en fonction du stade de décomposition ou du diamètre.

Notre indice de diversité est construit en distinguant 3 facteurs (type, diamètre et décomposition) dont deux représentent en fait un continuum qu'il faut donc séparer en catégories pertinentes. Pour le diamètre, un seuil situé entre 5 et 10 cm semblerait déterminant pour la différenciation des assemblages (Chapitre IV). Cependant, la gamme de variation de notre échantillon (de 1 à 35cm) n'inclut pas les plus gros diamètres observés dans le massif des Landes. Un échantillonnage complémentaire permettrait ainsi peut-être de mettre en évidence une deuxième valeur seuil discriminante pour les assemblages. Pour le stade de décomposition, bien que la typologie utilisée semble biologiquement correcte, des améliorations sont envisageables (Chapitre IV). En effet, la différenciation des assemblages entre le bois mort frais (stade D1) et le bois mort en cours de décomposition (D2 et D3) a clairement pu être mise en évidence. En revanche, les fortes similarités de composition entre les assemblages associés aux stades D2 et D3 sont probablement dues à des difficultés de caractérisation d'un substrat plus hétérogène. La prise en compte du type de décomposition interne (pourriture cubique, molle, blanche, ...) devrait permettre de mieux discriminer les assemblages. Cette augmentation du nombre de classes à qualifier risque cependant d'entraîner une complexification des mesures de terrain. Il faudra donc élaborer un compromis en précision et facilité d'application de la méthode, notamment par l'Inventaire Forestier National qui a depuis peu en charge le suivi de l'indicateur bois mort (Levrel *et al.*, 2007).

L'une des qualités requise pour un indicateur est sa capacité à refléter des phénomènes écologiques (Noss, 1990). Or, nous avons observé que la qualité et la quantité de la ressource locale n'étaient pas les seuls facteurs importants pour la structuration des assemblages de Coléoptères saproxyliques (chapitre VI). Il pourrait ainsi être judicieux de prendre en compte des variables mésologiques supplémentaires, telles que le couvert (ou autre variable permettant de traduire les conditions microclimatiques), la présence de feuillus (à l'échelle du peuplement et du paysage) ou la proportion de coupes rases dans le paysage, afin d'améliorer la prédiction de la richesse spécifique. Il pourrait donc s'agir de construire un indicateur « composite » qui serait une combinaison d'informations relatives à la ressource (bois mort), au microclimat et à la matrice paysagère. Notre jeu de données ne nous a pas permis d'explorer plus en avant cette proposition.

#### 1.1.4. Usages de l'indicateur

En attendant ces éventuelles améliorations, il convient d'ores et déjà de discuter de la manière d'utiliser un indicateur « bois mort » pour évaluer ou gérer la biodiversité. Sa « lecture » peut en effet être envisagée de deux manières : soit en suivant l'évolution d'une valeur initiale (approche « tendancielle »), soit en comparant la valeur mesurée à un instant donné avec une valeur-objectif ou référence (approche « référentielle »). S'il s'agit de gérer le stock de bois mort dans l'état actuel (quantitativement et qualitativement) de façon à « *maintenir, conserver et améliorer de manière appropriée la diversité biologique dans les écosystèmes forestiers* » (MCPFE, 2003) le recours à l'approche tendancielle peut suffire. La gestion pourra être qualifiée de durable, au regard uniquement de cet indicateur, dès lors que la tendance est positive ou nulle.

En revanche, dans une perspective de diminution du volume de bois mort liée à un prélèvement accru de biomasse, il conviendrait de privilégier l'approche "référentielle". Ici la définition d'une ou plusieurs valeurs de référence devrait s'appuyer sur l'identification d'effets de seuil, en dessous desquels existerait un risque avéré de pertes d'espèces à l'échelle de la parcelle ou du paysage. De même cette approche est nécessaire si l'objectif de la gestion est d'augmenter le volume et la diversité du stock de bois mort pour la préservation ou la conservation d'espèces-cibles. L'établissement d'une référence pourrait alors s'appuyer sur les valeurs observées dans des forêts abritant ces espèces.

La définition retenue par le MCPFE (2003) pour l'indicateur bois mort prévoit une ventilation des volumes de bois mort au sol et debout par types de forêts. Cette approche peut sembler pertinente dans une perspective de suivi aux échelles nationales et européennes des progrès réalisés en termes de gestion durable.

En revanche, si une valeur-objectif devait être proposée pour cet indicateur, son usage comme valeur de référence pour la gestion à l'échelle de la parcelle serait à proscrire. En effet, le volume et la diversité du bois mort varient au cours du temps, dans les Landes (Chapitre III), comme dans les écosystèmes forestiers naturels (Harmon, 2001). Des courbes ou des abaques de référence permettraient de prendre en compte cette propriété dynamique du bois mort. Dans le cadre d'une éclaircie par exemple, il s'agirait d'outils d'aide à la décision plus adaptés qu'une valeur de référence "unique".

Enfin, un aspect important relatif à l'utilisation d'un indicateur « bois mort » concerne la variable de réponse choisie pour appréhender la biodiversité. Dans notre cas, il s'agit de la richesse spécifique. D'autres descripteurs pourraient être cependant envisagés comme le nombre d'espèces d'intérêt patrimonial, le nombre d'espèces auxiliaires, la diversité des traits de vie des espèces (diversité fonctionnelle).



Le choix de la richesse spécifique correspond à un objectif « neutre » de conservation générale de la biodiversité. Mais si la dimension fonctionnelle de la biodiversité est privilégiée, il peut alors être plus pertinent de suivre l'évolution du nombre d'espèces auxiliaires, ou de ravageurs par exemple. Ce choix dépend éminemment de l'intérêt assigné à la biodiversité par le gestionnaire et donc à la "valeur" qu'il lui confère.

## 1.2. *Quelle(s) valeur(s) pour le bois mort et la biodiversité associée ?*

Selon Barbault (1997), l'une des ruptures épistémologiques induites par le concept de biodiversité « *résulte du passage à des approches socio-économiques et implique un élargissement du concept classique d'écosystème pour le relier à celui de système économique* ». Les conflits d'usages ou d'intérêts entre les demandes ou attentes de la société d'une part et les contraintes ou les aspirations du gestionnaire forestier de l'autre sont ainsi des composantes importantes à prendre en compte dans toute stratégie de conservation de la biodiversité.

### 1.2.1. **Contraintes sociales et enjeux économiques**

D'un point de vue social, le souhait de préserver un patrimoine naturel peut se traduire par des volontés d'actions d'ordre politique ou économique. En ce qui concerne la gestion durable des forêts, l'éco-certification (FSC ou PEFC) représente actuellement le seul véritable levier pour l'évolution des pratiques sylvicoles. Il n'existe pas de système d'éco-conditionnalité comme dans le secteur agricole. La certification PEFC repose sur une discussion entre les acteurs professionnels du secteur forestier et de la filière bois, et des représentants de différentes parties de la société civile (PEFC, 2008). A l'échelle régionale, chaque schéma PEFC est défini en s'appuyant sur les critères et les indicateurs reconnus au niveau européen dans le cadre de la Conférence Ministérielle sur la Protection des Forêts en Europe (CMPFE). Or, le bois mort n'a pas été retenu parmi les indicateurs de la gestion durable pour la certification PEFC des forêts en Aquitaine. Il ne fait pas non plus partie des indicateurs du FSC-France. En revanche, dans trois pays (Royaume-Uni, Allemagne et Suède) le FSC précise des objectifs quantifiés concernant le bois mort. De même, le bois mort a récemment été proposé par le programme SEBI<sup>4</sup> comme indicateur pour évaluer les progrès en termes de conservation de la biodiversité à l'horizon 2010 (Levrel, 2007). Ceci aura pour conséquence « *une refonte complète des indicateurs de la stratégie nationale pour la biodiversité* » (ibid.). La mise en place du suivi du bois mort par l'IFN vient par ailleurs confirmer l'intérêt politique pour cet indicateur (IFN, 2006). Pour les forêts publiques bénéficiant du régime forestier, l'Office National des Forêts émet simplement des recommandations (ONF, 1993). Le WWF a également émis des recommandations qui concernent toutes les forêts exploitées (Vallauri, 2005). Il apparaît donc que du point de vue des gestionnaires, aucun engagement chiffré n'existe à ce jour en France. Cette absence de prise en compte vient sans doute plus généralement d'une difficulté à estimer la valeur marchande de la biodiversité et donc d'évaluer les sacrifices financiers à consentir pour la conserver. En effet que vaut une espèce de Coléoptère pour un sylviculteur ? Quel volume de bois d'œuvre est-il prêt à perdre pour protéger des espèces saproxyliques ? Quelle « assurance fonctionnelle » représente la diversité saproxylique face aux aléas biologiques ou climatiques ?

---

<sup>4</sup> Le processus SEBI (Streamlining European 2010 Biodiversity Indicators) dont les résultats ont été présentés en janvier 2007, vise à harmoniser, à l'échelle européenne, les indicateurs de biodiversité développés par de nombreux organismes (Levrel, 2007).

S'il est pour l'instant difficile de monétariser le "bien" que constitue la biodiversité (sa valeur patrimoniale), il est plus aisé de définir les "services" que peut rendre la biodiversité en termes de fonctionnement des écosystèmes. Plus généralement et à l'instar des gestionnaires qui sont amenés à prendre des décisions en faisant un bilan des bénéfices escomptés par rapport aux coûts engendrés, nous pouvons essayer de dresser une première liste des aspects négatifs et positifs liés à la présence de bois mort dans les forêts.

### **1.2.2. Risques sanitaires liés au bois mort**

Historiquement, une "bonne" gestion forestière passait par l'élimination systématique du bois mort pour des raisons sanitaires (Nageleisen, 2005). Dans notre zone d'étude, ce moyen de lutte préventive est recommandé contre plusieurs espèces : les Scolytes *Orthotomicus erosus*, *Tomicus piniperda* et *Ips sexdentatus*, et le Charançon *Hylobius abietis* (van Halder *et al.*, 2002). Actuellement la menace liée à la vexion d'un nématode, *Bursaphelenchus xylophilus* par un Coléoptère xylophage *Monochamus galloprovincialis* (Longicorne) renforce l'image négative associée au bois mort.

### **1.2.3. Bois mort et incendie**

Le risque d'incendie de forêt lié au maintien d'arbres morts a fait l'objet d'une synthèse par Rigolot (2005) lors d'un colloque consacré à la problématique du bois mort. Dans son analyse, l'auteur différencie la phase de propagation active de l'incendie de la phase d'extinction. Pour la première phase, les arbres morts au sol ne constituent pas un facteur aggravant. En revanche, les arbres morts sur pied peuvent avoir un effet négatif lorsqu'ils sont encore porteurs d'une quantité importante de combustible fin (feuillages et brindilles). Dans la phase d'extinction, les vieux bois morts se consomment lentement, mobilisant les forces de surveillance et d'extinction dans les heures, voire les jours qui suivent la phase de lutte active. Toujours selon Rigolot (2005), cela ne constitue « *en général qu'une gêne psychologique* » en ce qui concerne les éléments situés à l'intérieur du périmètre incendié. Dans le cas d'un arbre mort sur pied, celui-ci peut être à l'origine d'une reprise de feu s'il s'effondre par-dessus la lisière.

En guise de conclusion sur les risques d'incendie, et pour reprendre les propos de Rigolot (2005) concernant le cas particulier de la forêt landaise : « *il peut être proposé en matière de gestion courante de maintenir quelques gros arbres morts, résineux ou feuillus, car ici comme ailleurs, cette mesure n'est pas de nature à augmenter le risque d'incendie de forêt* ».

### **1.2.4. Des espèces auxiliaires liées au bois mort**

Face à ces aspects négatifs, deux arguments plaident en faveur d'une présence de bois mort dans les plantations de pin maritime. Premièrement, et pour faire écho au premier aspect négatif évoqué plus haut, une gestion appropriée de la ressource en bois mort peut constituer un levier de lutte préventive contre certains ravageurs.

Kenis *et al.* (2004) considèrent en effet qu'une lutte biologique basée sur la conservation et l'amélioration du pool local d'espèces prédatrices et parasitoïdes constitue probablement la stratégie la plus prometteuse contre les Scolytes. Or comme nous avons pu le constater dans nos études, de nombreux Coléoptères prédateurs d'espèces xylophages sont présents dans les pièces de bois mort. Weslien (1992) suggère ainsi d'éviter l'exportation des grumes après l'émergence estivale des Scolytes pour préserver les prédateurs et les parasitoïdes associés. Cette recommandation repose sur des observations mettant en évidence que seulement 10% des individus d'une population d'*Ips typographus* hivernent dans des grumes contrairement à la majorité des individus de leurs espèces ennemis.

Cette dimension fonctionnelle constitue un argument à faire valoir auprès des gestionnaires forestiers. Cependant, avant de pouvoir fonder une gestion du bois mort orientée vers une lutte préventive efficace, une meilleure connaissance de l'écologie des complexes prédateurs-parasitoïdes associés aux principaux ravageur est nécessaire (Weslien et Schroeder, 1999; Kenis *et al.*, 2004).

### 1.2.5. De la fertilité des sols

En contribuant aux cycles biogéochimiques, le bois mort et la biodiversité associée sont des composantes fonctionnelles importantes de l'écosystème forestier (Harmon *et al.*, 1986). Leur rôle dans le maintien de la fertilité des sols peut présenter un intérêt pour les plantations de pin maritime comme l'a observé Carlyle (1995) dans des jeunes peuplements de *Pinus radiata*. Cet auteur a testé l'effet des résidus d'exploitation sur la distribution des nutriments et les flux d'azote et de phosphore après une éclaircie dans une plantation de 10 ans. La conservation de ces résidus a réduit les amplitudes thermiques au niveau du sol, augmenté les taux de minéralisation et s'est traduite par un effet positif sur l'accroissement en surface terrière comparativement à des témoins dans lesquels tous les résidus ont été exportés. Dans un contexte forestier très différent, Kappes *et al.* (2007) ont mis en évidence des effets bénéfiques du bois mort en termes d'amélioration des propriétés chimiques et biologiques de sols acides de peuplements feuillus.

Cependant, ces auteurs concluent en considérant que « *les effets des débris ligneux grossiers ne sont pas toujours suffisants pour compenser les pertes de cation dans des forêts fortement acidifiées* ». A notre connaissance, l'incidence du bois mort sur la fertilité des sols landais n'a pas été étudiée.

### 1.2.6. Evolution culturelle

La présence de bois mort dans les plantations de pin maritime, entre les incertitudes relatives à ces aspects positifs et les craintes anciennes, soulève nécessairement le problème de son acceptabilité par le gestionnaire. Aucune modification de la gestion sylvicole n'est *a priori* envisageable sans réelle évolution de la perception du bois mort par ce dernier. Une étude<sup>5</sup> actuellement en cours sur les différentes représentations sociales du bois mort offrira peut-être des clés pour un dialogue constructif entre les gestionnaires et les écologues.

Pour conclure cette première partie, nous rappelons que nos résultats ont permis de mettre en évidence une partie de la richesse de la biodiversité associée au bois mort dans les plantations de pin maritime et de confirmer la pertinence de ce descripteur physique comme indicateur de la gestion durable des forêts. La définition d'objectifs et de valeurs de référence pour l'utilisation de cet indicateur sera le fruit de négociations entre les différents acteurs. Négociations pour lesquelles toute amélioration des connaissances relatives aux interactions entre sylviculture et biodiversité ne pourra être que profitable.

---

<sup>5</sup> Ce travail mené par le Cemagref de Cestas est un des volets du projet RESINE dans lequel s'insère notre étude. Ce volet sociologique est conduit dans deux zones géographiques contrastées : le massif des Landes, et la forêt de Rambouillet.

## **2. Incidences de la gestion forestière sur le bois mort et la biodiversité associée dans les plantations de pin maritime**

### *2.1. Quels sont les effets passés de la gestion forestière sur le bois mort et la biodiversité associée ?*

La raréfaction de nombreuses espèces associées aux bois mort comme conséquence directe de certaines pratiques sylvicoles est à l'origine des réflexions sur la place du bois mort dans la gestion forestière (Siitonen, 2001 ; Grove, 2002). Il semblerait que 20 à 40% des taxons saproxyliques soient menacés en Europe (Speight, 1989; Berg *et al.*, 1994; Kölher, 2000) sans doute parce que 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, 2003).

La comparaison entre peuplements gérés et non-gérés constitue une voie souvent privilégiée pour identifier les espèces les plus sensibles aux impacts de la gestion forestière (Väisänen *et al.*, 1993; Martikainen *et al.*, 2000; Sippola *et al.*, 2002) et notamment les effets de la gestion forestière sur le bois mort (Gibb *et al.*, 2005). Une telle approche comparative peut être envisagée dans les Landes. Elle permettrait notamment de tester l'hypothèse d'un filtre exercé par la gestion forestière des plantations sur le pool régional d'espèces saproxyliques.

Située à une trentaine de kilomètre au nord-ouest de notre zone d'étude, la forêt de La Teste de Buch figure parmi les boisements que « *l'on peut supposer antiques* » (Sargos, 1997). La permanence de son état boisé depuis plusieurs siècles, sa surface de plus de 3600 ha et sa relative proximité avec notre zone d'étude confèrent à ce massif un intérêt certain pour des investigations complémentaires sur l'entomofaune saproxylique associée au pin maritime.

Il faut cependant souligner que cette approche n'est peut-être pas la plus pertinente pour juger de la qualité environnementale des forêts de plantation. Créés artificiellement sur d'anciennes landes, les peuplements actuels de pin maritime ont toujours fait l'objet d'une gestion active, pour la production de gemme puis de bois d'œuvre. Ces plantations ne se situent donc pas dans un contexte de simplification d'un écosystème forestier naturel préexistant mais représentent un écosystème supplémentaire, créé *de novo*, et pouvant constituer de nouveaux habitats à coloniser.

### *2.2. Quels sont les effets actuels de la gestion forestière sur le bois mort et la biodiversité associée ?*

En l'absence d'une connaissance approfondie du pool régional d'espèces, l'évaluation des effets de la gestion actuelle sur la capacité des plantations de pin maritime à accueillir une diversité importante de Coléoptères saproxyliques est en réalité délicate. Les quelques références bibliographiques disponibles nous permettent néanmoins, en les croisant avec nos résultats, de formuler des hypothèses.

A l'échelle de la pièce de bois, les plantations de pin maritime se caractérisent par la rareté des pièces de bois mort de gros volume et très décomposées. Aucune chandelle ou grume de diamètre supérieur à 32 cm n'a été observée dans notre échantillon. Bien que le stade de décomposition III (le plus avancé dans notre typologie) représente 40% du volume total, il est essentiellement composé de branches (50%).

Or, plusieurs espèces connues pour se développer dans des gros volumes de bois décomposé et signalées récemment dans le massif des Landes de Gascogne, n'ont pas été observées dans notre échantillon : *Oryctes nasicornis ssp marieri* (Dynastidae), *Platydemus europaeum* (Tenebrionidae), *Probaticus anthracinus* (Tenebrionidae), *Menophilus cylindricus ssp cylindricus* (Tenebrionidae) ou *Odontosphindus grandis* (Sphindidae) (van Meer, 2005 ; Soldati, 2007 ; Brustel, com.pers.).

Il est donc probable que la gestion forestière impose un filtre de sélection sur le pool régional d'espèces en réduisant la disponibilité en pièces de gros volumes et à un stade de décomposition avancé. Notre échantillonnage n'étant pas exhaustif, il convient cependant d'étendre nos investigations à d'autres types de peuplements de pin maritime et d'autres secteurs géographiques du massif pour confirmer cette hypothèse.

A l'échelle du peuplement, la présence de branches et de souches tout au long du cycle sylvicole (chapitre III) offre du bois mort dans des conditions microclimatiques variées. Ceci constitue sans doute un facteur favorable à la diversité des assemblages ; certaines espèces étant préférentiellement associées à du bois mort ensoleillé et d'autres au contraire à du bois mort ombragé. La rareté des grosses pièces de bois mort très décomposées a déjà été souligné plus haut, mais on peut ajouter que ce type d'habitat saproxylique n'existe probablement pas en conditions très ensoleillées compte tenu des patrons d'accumulation observés (Chapitre III). Il s'agirait là d'une autre dimension du filtre exercé par la gestion forestière sur le pool régional d'espèces.

A l'échelle du paysage, la présence de boisements de feuillus isolés ou le long des cours d'eau constitue un élément important de diversification qui se traduit par une augmentation de la diversité locale en Coléoptères saproxyliques (chapitre VI). Mais la très grande majorité de ces peuplements n'est pas exploitée. Les incidences de la gestion forestière à l'échelle du paysage concernent donc avant tout la mosaïque de peuplements de pin maritimes. La régénération par coupe rase et plantation introduit en effet une certaine hétérogénéité dans la matrice résineuse.

Nos résultats suggèrent que la composition des assemblages dans un peuplement donné est influencée par la présence de coupes rases dans le paysage, mais de manière différente selon la quantité locale de bois mort (chapitre VI). L'existence d'un phénomène de fragmentation de l'habitat pour certaines espèces saproxyliques reste une hypothèse à tester. Pour cela, au moins deux approches expérimentales pourraient être envisagées.

Dans le premier cas, un dispositif d'échantillonnage par piège-vitre serait utilisé en recherchant un gradient de fragmentation ou d'hétérogénéité du paysage et en échantillonnant dans des peuplements similaires au centre de chacun de ces paysages. Pour analyser la réponse espèce par espèce, il semble nécessaire d'augmenter le nombre de pièges par site par rapport à notre dispositif. Nous avons en effet pu constater qu'avec seulement deux pièges-vitres, le nombre d'espèces susceptibles de faire l'objet d'analyses statistiques était très faible par rapport au nombre total d'espèces capturées (6 contre 229) (chapitre VI).

Une autre stratégie expérimentale consisterait à placer au centre de ces paysages variés des "réplicats" de bois mort, constitués d'un ensemble de pièces de bois mort de volume et de types constants. C'est ce type d'approche qui a été mise en œuvre par Gibb *et al.* (2006a) pour l'étude de l'influence de certaines caractéristiques intrinsèque du bois mort et de la composition du paysage.

La modélisation de la dynamique du bois mort (chapitre III) pourrait constituer une troisième approche pour analyser les effets de la distribution de la ressource en bois mort à une grande échelle. Les prédictions de ce modèle, couplées à celles issues des modèles « indicateurs directs » (Chapitre IV) permettraient d'obtenir des estimations de la richesse spécifique dans un paysage donné. Les valeurs estimées seraient ensuite comparées à des valeurs observées dans les peuplements situés au centre des paysages simulés. Mais comme nous l'avons évoqué dans la discussion du chapitre III, une phase préalable d'amélioration du modèle sera nécessaire, notamment pour tenir compte de la classe de productivité de chaque peuplement. La première approche présentée dans le chapitre VI et qui reposait seulement sur l'âge du peuplement s'est en effet révélée insuffisamment précise pour permettre des prédictions pertinentes.

Par ailleurs, trois composantes de la matrice forestière nécessitent des investigations complémentaires pour évaluer leur rôle dans la dynamique du bois mort à l'échelle du paysage : les trouées de fomes ou d'armillaire, les coupes rases et les peuplements feuillus.

Lorsqu'elles ne sont pas exploitées, les zones de dépérissement liées aux attaques d'*Heterobasidion annosum* (le Fomes des résineux) ou d'*Armillaria ostoyae* (l'Armillaire des résineux) constituent localement une forte concentration en bois mort ensoleillé. Elles se rapprochent ainsi des phases terminales de la sylvigénèse naturelle ou des trouées de chablis qui constituent des milieux favorables à de nombreuses espèces saproxyliques (Ulyshen *et al.*, 2004; Bouget, 2005a).

Les coupes rases représentent une autre zone offrant des conditions d'ensoleillement contrastées avec les peuplements adjacents. La dynamique du bois mort dans ces milieux faisant l'objet de traitements sylvicoles plus ou moins drastiques reste à préciser, surtout pour les deux à trois années qui suivent la coupe finale, avant l'installation du nouveau peuplement. La préparation du reboisement par exportation ou destruction des rémanents et le labour sont en effet fortement néfastes pour le stock local de bois mort. C'est pourquoi, dans notre modélisation, nous avons assimilé l'effet des coupes rases à une réinitialisation de la dynamique plutôt qu'à un apport (chapitre III).

Enfin, les boisements de feuillus, peu soumis à la gestion, peuvent constituer des sources d'espèces saproxyliques. En plus des espèces spécialistes des essences feuillues, un certain nombre d'espèces s'avèrent généralistes, notamment chez les mycophages, saproxylophages, et prédateurs et peuvent donc considérer les peuplements de pin comme des habitats complémentaires.

### 2.3. Quelles améliorations envisageables dans le futur ?

La problématique du bois mort dans les plantations de pin maritime présente certaines particularités liées à l'histoire et à la structure du massif que nous avons abordées plus haut. Envisager des améliorations en termes de gestion du bois mort nécessite, ici encore plus que dans d'autres contextes forestiers, une clarification des objectifs poursuivis. Cet aspect fondamental a déjà été évoqué dans la partie consacrée à l'utilisation de l'indicateur bois mort. S'agit-il de favoriser l'installation d'autres espèces saproxyliques appartenant au pool régional, sans autre intérêt que l'augmentation de la biodiversité pour elle-même ? Souhaite-t-on renforcer le complexe d'espèces auxiliaires pour qu'il constitue un moyen de lutte préventive efficace contre certains insectes ravageurs ?

Plusieurs auteurs ont proposé des pratiques forestières alternatives pour favoriser le bois mort dans les plantations forestières (Hartley, 2002; Lindenmayer et Franklin, 2002; Humphrey, 2005). Certaines ont déjà été mises en œuvre, notamment en Fenno-Scandinavie, avec le maintien de groupes d'arbres dans les coupes rases ou la création de souches hautes par exemple.

Une revue sur l'efficacité des recommandations actuelles pour la conservation des invertébrés saproxyliques est proposée par Davies *et al.* (2008). Les auteurs soulignent l'absence de connaissances sur les effets réels à long-terme des différentes opérations sylvicoles mises en œuvre. Ces dernières se traduisent néanmoins par une première réponse à court terme des assemblages d'espèces saproxyliques. Malgré les lacunes en termes de connaissances sur l'autécologie de nombreuses espèces et les facteurs écologiques importants autres que le seul bois mort, Davies *et al.* (2008) considèrent que certaines mesures « de bon sens » peuvent être appliquées. Il s'agit notamment de maintenir une diversité d'habitats de bois mort et de préserver tout particulièrement les plus vieux arbres ou peuplements disséminés dans le paysage. De leur côté, Brustel et Dodelin (2005) soulignent également l'importance de la continuité de la ressource, à la fois dans le temps et dans l'espace.

Dans la première partie de cette discussion générale, nous avons évoqué l'importance de valeurs de référence pour l'utilisation d'un indicateur comme le bois mort. Celles-ci peuvent également constituer un outil pour le gestionnaire, en complétant les recommandations d'ordre qualitatif énoncées plus haut. Cependant, la définition de ces valeurs de référence doit tenir compte non seulement d'objectifs en termes de conservation de la biodiversité mais également des contextes économiques et naturels. Le WWF considère ainsi qu' « *un objectif pour les forêts gérées serait d'entretenir 20 à 30m<sup>3</sup>/ha de bois mort à moyen terme, incluant dès que possible 2 chablis et 2 volis de diamètre supérieur à 40 cm* » Vallauri (2005). Cet auteur ne précise pas le diamètre minimum pour l'estimation du volume total. On peut supposer qu'il s'agit du seuil de 10 cm qui est le plus fréquemment retenu dans les études sur le bois mort.

Dans les Landes, le volume moyen estimé pour les plantations de pin maritime est de 15 m<sup>3</sup>/ha (6,1 m<sup>3</sup>/ha en considérant le seuil de 10 cm), et aucune pièce de diamètre supérieur à 40 cm n'a été recensée (chapitre III). Un tel diamètre est atteint seulement dans les dernières années de la rotation sylvicole. Il faudrait donc préconiser l'abandon de quelques grumes et arbres sur pied lors de la coupe finale. Au-delà de la perte économique directe, cette recommandation implique des contraintes supplémentaires dans les travaux de reboisement pour éviter que les pièces de bois mort conservées ne soient détruites seulement 2 ou 3 ans après. Comme le souligne Simberloff (1999), toute recommandation formulée à-dire-d'expert devrait faire l'objet d'expérimentations avant d'être généralisée. Et ce d'autant plus que les incidences pratiques et économiques sont importantes.

Dans le contexte landais, il convient également d'identifier les espèces qui vont bénéficier de cette mesure, s'il en existe! S'agit-il d'espèces déjà présentes dans la matrice et qui verront leurs populations renforcées ou s'agit-il de nouvelles espèces qui viendront depuis des zones sources éloignées?

Dans le premier cas, cela supposerait qu'elles aient trouvé malgré tout un refuge dans le bois mort déjà présent. Autrement dit ces espèces n'auraient pas nécessairement besoin de si gros diamètre, mais plutôt de plus gros volumes unitaires. La recherche d'une optimisation des mesures en termes de rapport entre les bénéfices pour la biodiversité et le coût pour le propriétaire conduit ainsi à se poser la question du niveau de substituabilité de certaines classes de diamètre.

La capacité des souches à constituer un habitat de substitution pour une grande partie des espèces de Coléoptères saproxyliques a fait l'objet d'une partie de la discussion du chapitre IV. L'outil de modélisation développé sous la plateforme CAPSIS (de Coligny *et al.*, 2003) devrait permettre de raisonner le régime d'éclaircies pour optimiser la dimension, le nombre et la durée de présence des souches dans le peuplement (Jactel *et al.*, 2008). Cet outil combine le modèle de développement du pin maritime Pp3 (Bouffier *et al.*, *sous presse*) avec les modèles de dégradation du bois mort développés au chapitre III. A chaque itinéraire sylvicole simulé, on peut ainsi associer une quantité de souches, de branches et de grumes produites au cours de la rotation.

La diversité de bois mort est nécessaire à la présence d'un assemblage diversifié d'espèces saproxyliques. Mais elle ne constitue pas une condition suffisante. La quantité de chaque type est également déterminante pour permettre le maintien de populations viables (Brustel et Dodelin, 2005). Le seuil d'extinction d'une espèce désigne la quantité d'habitat pour laquelle sa probabilité de persistance (ou de disparition) change le plus rapidement (Fahrig, 2001). Ce concept peut être pertinent dans une perspective de gestion durable pour guider le gestionnaire.

Ranius et Jonsson (2007) ont élargi cette approche à l'échelle de l'assemblage. En se basant sur des simulations, ils n'ont pas réussi à identifier un volume minimum de bois mort permettant le maintien de toutes les espèces saproxyliques. Selon Ranius et Fahrig (2006) les espèces les plus « exigeantes » nécessitent des quantités de bois mort pratiquement impossibles à atteindre dans les peuplements gérés. Ils préconisent ainsi le maintien et la création de zones forestières non exploitées. Pour les forêts gérées, les efforts de conservation doivent être raisonnés à l'échelle du paysage, mais il est impossible d'identifier un volume minimum recommandable à l'échelle du peuplement.

Enfin, l'influence positive sur la richesse spécifique de la présence de feuillus dans le peuplement et dans le paysage (chapitre VI) incite à les favoriser, notamment en les préservant lors des différentes opérations sylvicoles. Il est aussi possible de recommander l'implantation de nouveaux peuplements feuillus pour augmenter la surface de ces habitats et en réduire la fragmentation. Pour renforcer l'intérêt d'une telle mesure, l'hypothèse du bois mort dans les peuplements feuillus comme réservoirs d'espèces auxiliaires (prédatrices ou parasitoïdes de certains ravageurs du pin maritime) pourrait être testée. Par ailleurs, il faut souligner que ces boisements ne présentent un intérêt pour les espèces saproxyliques que dans la mesure où ils contiennent une certaine quantité et diversité de bois mort. Ressource que l'on peut générer artificiellement en abattant ou dévitalisant quelques arbres afin d'accélérer la dynamique naturelle.

#### *2.4. Quels sont les impacts potentiels des évolutions sylvicoles envisagées actuellement ?*

Depuis plusieurs années, le développement de sources d'énergies renouvelables est fortement encouragé par les pouvoirs publics. C'est la conséquence directe d'engagements internationaux pour réduire les émissions des gaz à effet de serre (MEEDAD, 2007). Dans cette perspective, la valorisation énergétique de la biomasse d'origine forestière suscite un engouement certain. Dans le cadre d'une gestion durable, l'exportation des résidus d'exploitation pose la question des conditions de survie de la biodiversité associée.

Plus généralement, le double objectif assigné à la forêt – produire plus tout en préservant mieux la biodiversité – nécessite non seulement l'amélioration des connaissances sur l'écologie des espèces, mais également la mise en place d'outils d'aide à la décision.



Le recours à la modélisation pourrait sans doute permettre de contribuer à l'évaluation de différentes options sylvicoles pour rechercher des compromis entre conservation de la biodiversité et production de bois. En Amérique du Nord, le concept de modèle d'habitat favorable (littéralement « *suitability habitat model* ») a été développé pour la gestion et la conservation de certaines espèces (Tikkanen *et al.*, 2007). En couplant ces modèles avec des simulateurs de dynamique du paysage, plusieurs auteurs ont ainsi proposé des outils de prédiction des effets de la gestion forestière sur la quantité d'habitat d'une espèce menacée (Calkin *et al.*, 2002; Kurttila *et al.*, 2002; Larson *et al.*, 2004).

Récemment, cette approche a été proposée par Tikkanen *et al.* (2007) pour résoudre des problèmes d'optimisation entre des objectifs de production de bois et de conservation des invertébrés et des champignons saproxyliques inscrits sur la liste rouge des espèces menacées. Ces auteurs ont développé des indices traduisant la capacité d'accueil d'un peuplement en combinant trois facteurs considérés comme déterminants : la quantité de ressource, le microclimat et la continuité. Vu la complexité de ces questions, ils ont choisi de travailler avec des espèces-types, représentatives de groupes d'espèces ayant des exigences similaires en termes d'habitat.

Nos résultats en termes de modélisation de la dynamique du bois mort et de réponse de la biodiversité associée permettent d'envisager une démarche semblable pour les plantations de pin maritime. La prédominance des peuplements gérés, aux contours facilement identifiables offre un cadre propice à une simulation des dynamiques du paysage. L'efficacité d'une telle approche repose également sur la connaissance de l'autécologie des espèces. Langor *et al.* (2008) mettent en exergue la nécessité de faire des progrès dans ce domaine. Les résultats présentés aux chapitres IV et VI constituent un pas dans cette direction.

Le Système d'Information sur l'Ecologie des Coléoptères Saproxyliques Français (FRISBEE<sup>6</sup>) développé par Bouget *et al.* (2008) constitue également un outil très utile, en tant que référentiel, mais également pour de futures investigations.

L'intérêt de l'approche par simulations réside essentiellement dans la comparaison de scénarios. Comme le soulignent Tikkanen *et al.* (2007), ces modèles ne se substituent pas à une observation directe des effets de la gestion forestière sur la biodiversité et à la nécessité de comprendre les mécanismes à l'œuvre.

Considérons à présent le cas particulier de l'exportation des rémanents pour le bois énergie. Dans leur bilan d'une expérimentation sur l'exploitation des résidus de plantations de pin maritime, Fraysse *et al.* (2007) recommandent une exportation maximum de « 50% des rémanents disponibles au moment de la coupe rase, à raison d'une coupe tous les 50 ans ». Dans les conclusions de leur étude, Fraysse *et al.* (2007) évoquent, en s'appuyant sur l'expérience des Scandinaves, la possibilité de régénérer les peuplements seulement un an après l'exploitation contre deux à trois ans en moyenne aujourd'hui.

Cependant, dans le contexte landais, cela nécessiterait d'exporter également les souches, ou de les détruire à l'occasion des opérations d'extractions des rémanents. En effet, le délai d'attente de 2 à 3 ans entre la coupe rase et le reboisement est une recommandation de lutte préventive contre l'Hylobe (*Hylobius abietis*) dont les populations sont favorisées par la présence de grande quantité de souches fraîches. Cette mesure a par ailleurs des effets bénéfiques pour de nombreuses espèces qui bénéficient ainsi d'une ressource relativement abondante en conditions ensoleillées. C'est le cas par exemple de l'*Ergastes faber* ou d'*Arhopalus rusticus*, deux Longicorne dont nous avons pu fréquemment observer les trous de sorties dans des souches issues de coupe rase.

---

<sup>6</sup> FRISBEE pour *French Information System on Saproxylic BEetle Ecology*.

Aucune information précise n'est fournie par Fraysse *et al.* (2007) au sujet du devenir des souches après la coupe rase. Mais un autre programme expérimental actuellement en cours, dans le massif des Landes, vise notamment à tester la faisabilité d'une valorisation énergétique des souches.

Compte-tenu de ces éléments, la principale menace, à l'échelle de la pièce de bois, concerne les souches de très gros diamètres et ensoleillées qui sont susceptibles de disparaître. Les assemblages associés à ces souches sont-ils différents de ceux observés dans les souches de diamètres plus petits et situées à l'intérieur des peuplements où règnent des conditions microclimatiques plus « tamponnées » ? Nos résultats ne permettent pas d'apporter une réponse à cette question.

En revanche, à l'échelle du peuplement, les espèces associées aux branches ensoleillées sont susceptibles de réagir à une forte diminution locale de leur ressource. Une approche expérimentale balayant un gradient de prélèvement peut être envisagée pour identifier un éventuel effet de seuil. Ce gradient devra inclure le taux de prélèvement recommandé par Fraysse *et al.* (2007), soit 50%.

A l'échelle du paysage, dans la mesure où seulement une partie de la biomasse présente dans la coupe rase est exploitée, aucune incidence n'est envisagée. En revanche, en cas de dessouchage et d'exportation complète, la principale conséquence serait une augmentation de la fragmentation de l'habitat des espèces associées aux habitats de bois mort exclusifs des coupes rases.

Une deuxième évolution sylvicole est pressentie à court terme; elle consiste en une diminution de la durée de la rotation pour la production intensive de biomasse ligneuse. Elle devrait reposer sur des plantations à forte densité initiale et exploitées à des diamètres inférieurs à ceux du bois d'œuvre.

A l'échelle de la pièce de bois, cette réduction du diamètre objectif se traduirait mécaniquement par la disparition des plus grosses pièces de bois. Une raréfaction des stades de décomposition les plus avancés est également à prévoir compte tenu de la cinétique du processus de dégradation (Chapitre III).

A l'échelle du peuplement, cette nouvelle dynamisation de la sylviculture risque d'être préjudiciable à l'installation des feuillus en sous-étage. Elle peut également modifier les conditions microclimatiques dans les peuplements en accélérant la dynamique de fermeture du couvert.

Enfin, à l'échelle du paysage, la réduction de la rotation sylvicole se traduira nécessairement par une nouvelle distribution des classes d'âge, au profit des très jeunes peuplements, puis par une homogénéisation du couvert forestier sans doute préjudiciable à la diversité du bois mort et aux espèces associées.

## **CONCLUSION**

## CONCLUSION

La sélection du bois mort parmi les indicateurs de biodiversité pour la gestion durable des forêts a renforcé l'intérêt pour la faune saproxylique et souligné la nécessité d'améliorer les connaissances relatives à ce compartiment important des écosystèmes forestiers.

Les résultats présentés dans cette thèse constituent une première approche de la problématique de la biodiversité associée au bois mort dans les plantations de pin maritime.

Ainsi, la relation établie entre la richesse en Coléoptères saproxyliques et le volume ou la diversité locale en bois mort confirme la pertinence de celui-ci comme indicateur de biodiversité. Le développement d'un modèle de dynamique du bois mort permet d'envisager la création d'un outil de simulation pour évaluer les incidences de choix sylvicoles sur le volume et la diversité du bois mort et par conséquent sur la biodiversité associée. En termes de recommandations de gestion, nos résultats ne permettent pas de dépasser la seule approche qualitative. Ceci s'explique en partie par le caractère relativement exploratoire de ce travail, compte-tenu du manque de connaissances initiales sur le pool régional de Coléoptères saproxyliques et sur le bois mort dans les peuplements de pin maritime.

Des hypothèses ont néanmoins été proposées et des pistes de travail peuvent ainsi être envisagées pour le bois mort de pin maritime et des principales essences feuillues du massif :

- Préciser la cinétique de décomposition des principaux types de bois mort (grumes, branches et souches), en distinguant des classes de diamètre ;
- Améliorer la discrimination des stades de décomposition, en recherchant notamment les bois morts les plus dégradés pour mieux identifier les espèces associées ;
- Étendre le gradient d'échantillonnage du bois mort en incluant des coupes rases et les plus vieux peuplements connus dans un contexte écologique similaire ;
- Mettre en place un dispositif expérimental de suivi à long terme de pièces de bois, confectionnées par l'expérimentateur, en contrôlant, pour les tester, certains facteurs-clés: les conditions microclimatiques, la densité de bois mort dans le paysage, la composition du paysage (par exemple pin maritime exclusivement *vs* pin maritime et feuillus, ou paysages le long d'un gradient de proportion de surface en coupe rase) ;

Ces perspectives d'études complémentaires concernent les Coléoptères saproxyliques mais devraient être étendues à d'autres espèces saproxyliques, aussi bien chez les insectes (Hyménoptères, Diptères), que chez les Oiseaux, les Mammifères (petits rongeurs ou chauve-souris), les Lichens ou les Bryophytes.

En effet d'un point de vue "patrimonial", il semble intéressant de disposer d'un inventaire le plus exhaustif possible des espèces dépendant plus ou moins directement de cette ressource, non seulement dans les peuplements de pin maritime, mais également dans les boisements feuillus. Ceci permettrait éventuellement d'identifier d'autres enjeux de conservation de la biodiversité pour le massif des Landes de Gascogne.

Les oiseaux notamment pourraient constituer un groupe prioritaire. Ils font en effet déjà l'objet de travaux menés par l'équipe « Entomologie Forestière et Biodiversité » de l'INRA dans le massif des Landes. Leur relative facilité d'identification et de suivi les rend intéressants pour tester l'hypothèse d'une supplémentation ou d'une complémentarité d'habitats entre les plantations de pin maritime et les boisements feuillus. Ce phénomène ayant été mis en évidence pour la Huppe fasciée, il semble pertinent de l'envisager également pour des espèces comme les Pics qui se nourrissent d'insectes xylophages dont l'abondance est directement liée au volume de bois mort laissé par l'exploitation forestière.

Le choix des groupes taxonomiques à étudier ne doit cependant pas reposer uniquement sur les ressources disponibles localement en termes de capacité d'identification. Nous sommes conscients qu'il s'agit d'un facteur limitant important. Il peut même apparaître comme rédhibitoire lorsque l'on souhaite étudier par exemple les complexes d'espèces prédatrices et parasitoïdes associées à certaines espèces ravageurs. Mais la nécessité de dépasser le cadre taxonomique des Coléoptères nous paraît déterminante pour envisager une meilleure compréhension de certains mécanismes écologiques, notamment les phénomènes liés à l'hétérogénéité du paysage ou aux effets de la fragmentation forestière.

Nous pourrions ainsi suggérer la mise en place d'un réseau d'entomologistes forestiers professionnels venant renforcer celui de l'Office National des Forêts (coordonné par Thierry Noblecourt) pour couvrir les principales familles de Coléoptères, d'Hyménoptères et de Diptères saproxyliques abritant des espèces ravageuses, prédatrices, parasites ou parasitoïdes. Cette « force d'identification » constitue évidemment un certain investissement mais il semble indispensable pour étudier la biodiversité.

En termes de recommandations de gestion, il semble par ailleurs nécessaire de s'assurer de la pertinence de nos conclusions sur d'autres espèces. Les Mycètes, qui constituent le premier groupe saproxylique par son abondance numérique (30% des espèces), sont ainsi conjointement étudiés avec les Coléoptères dans une autre étude sur le bois mort, actuellement en cours dans le massif de Rambouillet (chênaie)<sup>7</sup>. Ce type d'initiative pourrait être étendu.

L'influence de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes est une question centrale de l'écologie moderne. Ainsi, une plus faible abondance ou diversité d'ennemis naturels serait un des facteurs prédisposant les plantations monospécifiques à un plus fort risque d'attaques parasitaires. Or, certaines études ont mis en évidence des différences de réponse à la fragmentation entre des insectes ravageurs et leurs prédateurs ou leurs parasitoïdes. Le faible volume de bois mort et la rareté de certains habitats (grosses grumes et chandelles) influence donc peut être la composition et la structure des complexes d'espèces ravageurs/ennemis. Nous proposons ainsi :

- De tester l'hypothèse d'une plus grande sensibilité à la fragmentation forestière des espèces auxiliaires ;
- D'explorer l'effet de la présence de boisements feuillus dans le paysage comme source d'espèces auxiliaires.

Enfin, dans un contexte forestier privé où les enjeux économiques liés à la production de bois sont prépondérants, la définition d'une « stratégie » de prise en compte du bois mort dans la gestion résultera non seulement des connaissances scientifiques, mais également des contraintes économiques et des représentations sociales. Au-delà de sa dimension patrimoniale, la conservation de la biodiversité soulève des questions directement liées à la production forestière. Peut-on espérer des « bénéfiques fonctionnels » en conservant plus de bois mort dans le paysage et en favorisant ainsi la biodiversité saproxylique? Doit-on craindre des « déséquilibres fonctionnels » liés à la valorisation énergétique des résidus d'exploitation? Répondre à ces questions contribuera probablement à préciser encore un peu plus la place qui pourra être accordée au bois mort dans les plantations de pin maritime des Landes. Ce sont des axes de travail pour une science "impliquée".

---

<sup>7</sup> Il s'agit d'un volet complémentaire de notre travail, dans le cadre du projet RESINE (pour Représentations Sociales et INTérêts Ecologiques de la nécromasse), qui est coordonné par Christophe Bouget, de l'équipe "Gestion durable et biodiversité des écosystèmes forestiers" au CEMAGREF de Nogent-sur-Vernisson.

# **BIBLIOGRAPHIE**

## BIBLIOGRAPHIE

- 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*, 226:230-7.
- Alexander K, 1999. Should deadwood be left in sun or shade? *British Wildlife*, 10:342.
- Alinvi O, Ball JP, Danell K, Hjalten J, Pettersson RB, 2007. Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and elector traps to traditional bark sieving and a refinement. *Journal of Insect Conservation*, 11:99-112.
- Anderson MJ, Willis TJ, 2003. Canonical analysis of principal coordinates : a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84:511-25.
- Angelstam PK, Butler R, Lazdinis M, Mikusinski G, Roberge JM, 2003. Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation - dead wood as an example. *Annales Zoologici Fennici*, 40: 473-482.
- Arrhenius O, 1921. Species and area. *Journal of Ecology*, 9: 95-99.
- Bader P, Jansson, S, Jonsson, B.G., 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation*, 72:355-62.
- Bakke A, 1968. Ecological studies on bark beetles (Coleoptera : Scolytidae) associated with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular reference to the influence of temperature. *Meddelelser fra det Norske Skogforøksvesen*, 83:441-602.
- Balachowski A, 1949. Coléoptères Scolytides. Paris: Lechevalier. 320 pp.
- Barbaro L, Couzi L, Bretagnolle V, Nezan J, Vetillard F, 2008. Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation*, 17:1073-87.
- Barbaro L, Pontcharraud L, Vétillard F, Guyon D, Jactel H, 2005. Comparative responses of birds, carabid, and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience*, 12:110-21.
- Barbaro L, Rossi JP, Vetillard F, Nezan J, Jactel H, 2007. The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography*, 34:652-64.
- Barbault R, 1997. Biodiversité. Paris: Hachette. 159 pp.
- Barthod C, 1996. La gestion durable des forêts tempérées : quelques défis pour le XXI<sup>e</sup> siècle. *Revue Forestière Française*, XLVIII:235-52.
- Berg A, Ehnstrom B, Gustafsson L, Hallingbäck T, Jonsell M, Weslien J, 1994. Threatened plant, animal and fungus species in Swedish forests : distribution and habitat associations. *Conservation Biology*:718-31.
- Berglund H, Åström M, 2007. Harvest of logging residues and stumps for bioenergy production - effects on soil productivity, carbon budget and species diversity, Baltic Forest Project, Sweden, 19 pp.
- Billeter R, Liira J, Bailey D, Bugter R, Arens P, Augenstein I, Aviron S, Baudry J, Bukacek R, Burel F, Cerny M, De Blust G, De Cock R, Diekötter T, Dietz H, Dirksen J, Dormann C, Durka W, Frenzel M, Hamersky R, Hendrickx F, Herzog F, Klotz S, Koolstra B, Lausch A, Le Coeur D, Maelfait JP, Opdam P, Roubalova M, Schermann

- A, Schermann N, Schmidt T, Schweiger O, Smulders MJM, Speelmans M, Simova P, Verboom J, van Wingerden W, Zobel M, Edwards PJ, 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45:141-50.
- Bobiec A, Gutowski JM, Laudenslayer WF, Pawlaczyk P, Zub K, 2005. The afterlife of a tree. Bialystok: WWF Poland. 252 pp.
- Bouffier L, Raffin A, Rozenberg P, Meredieu C, Kremer A, What are the consequences of growth selection on wood density in the maritime pine breeding programme? *Trees Genetics and Genomes*:in press.
- Bouget C, 2005a. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests - Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management*, 216:1-14.
- Bouget C, 2005b. 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, Brustel H, Brin A, Noblecourt T, 2008a. Sampling saproxylic beetles with window flight traps : methodological insights. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, supp. 10:21-32.
- Bouget C, Brustel H, Nageleisen LM, 2005. Nomenclature of wood-inhabiting groups in forest entomology: synthesis and semantic adjustments. *Comptes Rendus Biologies*, 328:936-48.
- Bouget C, Brustel H, Zagatti P, Noblecourt T, 2008b. Le Système d'Information sur l'Ecologie des Coléoptères Saproxyliques Français (French Informaion System on Saproxylic BEetle Ecology, FRISBEE) : un outil écologique et taxinomique pour l'étude de la biodiversité forestière. *L'Entomologiste*, 64:213-6.
- Bouget C, Brustel H, Brin A, Valladares L. Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood associated beetles : the effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. *Agriculture and Forest Entomology*, (in press).
- Bouhot L, Lieutier F, Debouzie D, 1988. Spatial and temporal distribution of attacks by *Tomicus piniperda* L. and *Ips sexdentatus* Boern. (Col. Scolytidae) on *Pinus sylvestris*. *Journal of Applied Entomology*, 106:356-71.
- Brin A, Meredieu C, Piou D, Brustel H, Jactel H, 2008. Changes in quantitative patterns of dead wood in maritime pine plantations over time. *Forest Ecology and Management*, 256:913-921.
- Brockhoff E, Berndt LA, Jactel H, 2005. Role of exotic pine forests in the conservation of the critically endangered ground beetle *Holcopsis brevicula* (Coleoptera : Carabidae). *New Zealand Journal of Ecology*, 29:37-43.
- Brockhoff E, Ecroyd CE, Leckie AC, Kimberley MO, 2003. Diversity and succession of adventive and indogenous vascular understorey plants in *Pinus radiata* plantation forests in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 185:307-26.
- Brockhoff EG, Jactel H, Parrotta JA, Quine CP, Sayer J, 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17:925-51.
- Brown S, Mo J, McPherson JK, Bell DT, 1996. Decomposition of woody debris in Western Australian forests. *Can. J. For. Res.*, 26:954-66.



- Brustel H, 2001. Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. Institut National Polytechnique, Toulouse. 297 pp.
- Brustel H. 2004. "Polytrap" a window flight trap for saproxylic beetles. In *3rd Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles*. Riga, Latvia.
- Brustel H, Dodelin B, 2005. Coléoptères saproxyliques : exigences biologiques et implications de gestion. In *Bois mort et à cavités : une clé pour des forêts vivantes*, D Vallauri, J André, B Dodelin, R Eynard-Machet, D Rambaud (ed.), pp. 127-36. Paris: Editions Tec&Doc.
- Buse J, Schroder B, Assmann T, 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle - A case study for saproxylic insect conservation. *Biological Conservation*, 137: 372-381.
- Bütler R, Angelstam P, Ekelund P, Schlaeffer R, 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation*, 119: 305-318.
- CAFSA, 2005. L'avenir de la forêt cultivée. Pragmatisme économique et gestion durable. *suppl. au Trait d'Union*:4p.
- Calkin DE, Montgomery CA, Schumaker NH, Polasky S, Arthur JL, Nalle DJ, 2002. Developing a production possibility set of wildlife species persistence and timber harvest value. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 32:1329-42.
- Carlyle JC, 1995. Nutrient management in *Pinus radiata* plantation after thinning : the effect of thinning and residues on nutrient distribution, mineral nitrogen fluxes, and extractable phosphorus. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 25:1278-91.
- Carnus J-M, Parrotta J, Brockerhoff E, Arbez M, Jactel H, Kremer A, Lamb D, O'Hara K, Walters B, 2006. Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry*, 104:65-77.
- Chassain J, Van Meer C, 2000. Données complémentaires sur la distribution du genre *Hylis* (Col. Eucnemidae) en France. *L'Entomologiste*, 56:119-25.
- Clarke KR, 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-43.
- Clarke KR, Warwick RM, 1994. Change in marine communities : an approach to statistical analysis and interpretation. UK: Natural Environment Research Council
- Cushman SA, MacGarigal K, 2003. Landscape-level patterns of avian diversity in the Oregon coast range. *Ecological Monographs*, 73:259-81.
- Dajoz R, 1998. Les insectes et la forêt - rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier. Paris: Editions Tec&Doc. 594 pp.
- Davies ZG, Tyler C, Stewart GB, Pullin AS, 2008. Are current management recommendations for saproxylic invertebrates effective? A systematic review. *Biodiversity and Conservation*, 17:209-34.
- de Coligny F, Ancelin P, Cornu G, Courbaud B, Dreyfus P, Goreaud F, Gourlet-Fleury S, Meredieu C, Saint-André L, 2003. CAPSIS : computer-aided projection for strategies in silviculture, advantages of a shared forest-modelling platform. In *Modelling forest systems*, A Amaro, D Reed, P Soares (ed.), pp. 319-23. Wallingford: CABI Publishing.

- de Laclós E, Mouy C, Strenna L, Agou P, 2003. Les Scolytes de Bourgogne. Autun: Société d'Histoire Naturelle d'Autun. 240 pp.
- De Vries PG, 1973. A general theory on line intersect sampling with application to logging residue inventory. Wageningen, The Netherlands
- Deconchat M, Balent G, 2004. Critères et indicateurs de gestion durable des forêts : la biodiversité. *Revue Forestière Française*, LVI:419-30.
- Denyer K, Burns B, Ogden J, 2006. Buffering of native forest edge microclimate by adjoining tree plantations. *Austral Ecology*, 31:478-89.
- Didham RK, Hammond PM, Lawton JH, Eggleton P, Stork NE, 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68:295-323.
- DIREN Aquitaine, 2008. Natura 2000 : un réseau à faire vivre. DIREN Aquitaine, 4pp.
- Duelli P, Obrist MK, 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation*, 7: 297-309.
- Duelli P, Obrist MK, 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 98:87-98.
- Dufrêne M, Legendre P, 1997. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67:345-66.
- Duvall MD, Grigal DF, 1999. Effects of timber harvesting on coarse woody debris in red pine forests across the Great Lakes states, USA. *Canadian Journal of Forest Research - Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 29:1926-34.
- EEA 2007. Halting the loss of biodiversity by 2010 : proposal for a first set of indicators to monitor progress in Europe. Rep. No 11/2007, Copenhagen, 186 pp.
- Ehnström B, 2001. Leaving dead wood for insects in boreal forests - suggestions for the future. *Scandinavian Journal Forest Research*, Suppl. 3:91-8.
- Ekblad A, Boström B, Holm A, Comstedt D, 2005. Forest soil respiration rate and  $\delta^{13}C$  is regulated by recent above ground weather conditions. *Oecologia*, 143: 136-142.
- Ekbom B, Schroeder LM, Larsson S, 2006. Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden. *Forest Ecology and Management*, 221: 2-12.
- Elton CS, 1966. Dying and dead wood. In *The Pattern of Animal Communities*, Wiley (ed.), pp. 279-305. New York
- Estades CF, Temple SA, 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications*, 9:573-85.
- Ewers RM, Didham RK, 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81:117-42.
- Fahrig L, 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 100:65-74.
- Fahrig L, 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34:487-515.
- Failing L, Gregory R, 2003. Ten common mistakes in designing biodiversity indicators for forest policy. *Journal of Environmental Management*, 68:121-32.
- Faith DP, Minchin PR, Belbin L, 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69:57-68.

- FAO, 2007. The state of the world's forests., FAO, Forestry Department, Rome, Italy, 157 pp.
- Field JG, Clarke KR, Warwick RM, 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8:37-52.
- 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.
- Frayse J-Y, Villette A, Najjar N, Pichon S, Rousseau J-P, de Boisseson J-M, Giraud L, Besson F, Moreau J, Chantre G, 2007. Valorisation énergétique des rémanents forestiers dans un système d'approvisionnement industriel durable. In *Les rémanents en foresterie et agriculture. Les branches : matériau d'avenir.*, B Dodelin, R Eynard-Machet, P Athanaze, J André (ed.), pp. 145-56. Paris: Editions Tec&Doc.
- Fridman J, Walheim M, 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131:23-36.
- FSC, 2008. FSC principle and criteria forest stewardship. [http://www.fsc.org/en/about/policy\\_standards/prin\\_criteria](http://www.fsc.org/en/about/policy_standards/prin_criteria). Consulté le 14 mars 2008.
- Galibert H, 1932. Catalogue des Coléoptères du bassin de l'Agout, Tarn. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 63:480p.
- Gibb H, Ball JP, Johansson T, Atlegrim O, Hjalten J, Danell K, 2005. Effects of management on coarse woody debris volume and composition in boreal forests in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20:213-22.
- Gibb H, Hjalten J, Ball JP, Atlegrim O, Pettersson RB, Hilszczanski J, Johansson T, Danell K, 2006a. 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.
- Gibb H, Pettersson RB, Hjalten J, Hilszczanski J, Ball JP, Johansson T, Atlegrim O, Danell K, 2006b. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, 129:437-50.
- Gosselin M, Fady B, Lefevre F, 2004. La biodiversité : définition, enjeux et débats scientifiques. In *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, M Gosselin, O Laroussinie (ed.), pp. 15-40: Cemagref éditions, Gip ECOFOR.
- Gosselin M, Laroussinie O, 2004. Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique.: CEMAGREF-GIP ECOFOR. 320 pp.
- Gotelli NJ, Colwell RK, 2001. Quantifying biodiversity : procedures and pitfall in the measurement and the comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4:379-91.
- Graham SA, 1925. The felled tree as an ecological unit. *Ecology*, 6:397-411.
- Green P, Peterken GF, 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*, 98:229-38.
- Grégoire J-C, Evans HF, 2004. Damage and control of BAWBILT organisms, an overview. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, F Lieuthier, KR Day, A Battisti, J-C Grégoire, HF Evans (ed.), pp. 19-38. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publisher.

- Grove SJ, 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:1-23.
- Guo LB, Beck E, Gifford RM, 2006. Woody debris in a 16-year old *Pinus radiata* plantation in Australia: Mass, carbon and nitrogen stocks, and turnover. *Forest Ecology and Management*, 228: 145-151.
- Hammond HEJ, 1997. Arthropod biodiversity from *Populus* coarse woody material in north-central Alberta: A review of taxa and collection methods. *Canadian Entomologist*, 129:1009-33.
- Hammond HEJ, Langor DW, Spence JR, 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière*, 34:1-19.
- Hamza N, Cluzeau C, 2005. Evaluation du bois mort par l'Inventaire forestier national : situation et perspectives d'amélioration. In *Bois mort et à cavités. Une clé pour des forêts vivantes*, D Vallauri, J André, B Dodelin, R Eynard-Machet, D Rambaud (ed.), pp. 253-62. Paris: Editions Tec&Doc.
- Hansson L, 2001. Indicators of biodiversity : recent approaches and some general suggestions. *Ecological Bulletins*, 50:223-9.
- Harmon ME, 2001. Moving towards a new paradigm for woody detritus management. *Ecological Bulletins*, 49:269-78.
- Harmon ME, 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*, 15:133-299.
- Hartley MJ, 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155:81-95.
- Hautala H, Jalonen J, Laaka-Lindberg S, Vanha-Majamaa I, 2004. Impacts of retention felling on coarse woody debris (CWD) in mature boreal spruce forests in Finland. *Biodiversity and Conservation*, 13:1541-54.
- Hedgren PO, 2007. Early arriving saproxylic beetles (Coleoptera) and parasitoids (Hymenoptera) in low and high stumps of Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 241:155-61.
- Hedin J, Ranius T, 2002. Using radio telemetry to study dispersal of the beetle *Osmoderma eremita*, an inhabitant of tree hollows. *Computers and Electronics in Agriculture*, 35:171-80.
- 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*, 201:105-19.
- Helland IS, Hoff JM, Anderbrant O, 1984. Attraction of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) to a pheromone trap. Experiment and mathematical models. *Journal of Chemical Ecology*, 10:723-52.
- Hilszczanski J, Gibb H, Hjalten J, Atlegrim O, Johansson T, Pettersson RB, Ball JP, Danell K, 2005. Parasitoids (Hymenoptera, Ichneunionoidea) of Saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest. *Biological Conservation*, 126: 456-464.

- Hjälten J, Johansson T, Alinvi O, Danell K, Ball JP, 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*, 8:364-76.
- Holland JD, Bert DG, Fahrig L, 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *BioScience*, 54:227-33.
- Humphrey JW, Davey S, Peace AJ, Ferris R, Harding K, 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: 165-180.
- Humphrey J, Ferris R, Quine C, 2003. Biodiversity in Britain's planted forests, Forestry Commission, Edinburgh, 118 pp.
- Humphrey JW, 2005. Benefits to biodiversity from developing old-growth conditions in British upland spruce plantations: a review and recommendations. *Forestry*, 78:33-53.
- Humphrey JW, Newton AC, Peace AJ, Holden E, 2000. The importance of conifer plantations in northern Britain as a habitat for native fungi. *Biological Conservation*, 96:241-52.
- Hutcheson J, Jones D, 1999. Spatial variability of insect communities in a homogenous system : measuring biodiversity using Malaise trapped beetles in a *Pinus radiata* plantation in New Zeland. *Forest Ecology and Management*, 118:93-105.
- Hyvarinen E, Kouki J, Martikainen P, 2006. A comparison of three trapping methods used to survey forest-dwelling Coleoptera. *European Journal of Entomology*, 103:397-407.
- IFN, 2004. Inventaire forestier départemental - Landes, VI<sup>e</sup> inventaire 1999, Inventaire Forestier National, Nogent-sur-Vernisson, 200p pp.
- IFN, 2006. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Inventaire Forestier National, Paris, 150 pp.
- Jackson PL, Straussfogel D, Lindgren BS, Mitchell S, Murphy B, 2008. Ethanol in ponderosa pine as an indicator of physiological injury from fire and its relationship to secondary beetles. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 38:2313-27.
- Jactel H, Gaillard J, 1991. A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boem.) (Col. Scolytidae) with an automatically recording flight mill. *Journal of Applied Entomology*, 112:138-45.
- Jactel H, Goulard M, Menassieu P, Goujon G, 2002. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology*, 39:618-28.
- Jactel H, Menassieu P, Vetillard F, Gaulier A, Samalens JC, Brockerhoff EG, 2006. Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bast scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera : Margarodidae). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 36:314-23.
- Jactel H, Brin A, Brustel H, Meredieu C, Labbé T, Piou D, 2008. Managing dead wood to conserve biodiversity in plantation forests. IUFRO Conference "Biodiversity in forest ecosystems and landscapes", august 5-8 2008, Kamloops, Canada (communication orale).
- Jacobs JM, Spence JR, Langor DW, 2007. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 9: 3-16.

- Johansson ME, Nilsson C, 2002. Responses of riparian plants to flooding in free-flowing and regulated boreal rivers: an experimental study. *Journal of Applied Ecology*, 39: 971-986.
- Johansson T, Gibb H, Hilszczanski J, Pettersson RB, Hjalten J, Atlegrim O, Ball JP, Danell K, 2006. Conservation-oriented manipulations of coarse woody debris affect its value as habitat for spruce-infesting bark and ambrosia beetles (Coleoptera : Scolytinae) in northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 36:174-85.
- Johansson T, Gibb H, Hjalten J, Pettersson RB, Hilszczanski J, Alinvi O, Ball JP, Danell K, 2007a. The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 242:518-29.
- Johansson T, Hjalten J, Hilszczanski J, Stenlid J, Ball JP, Alinvi O, Danell K, 2007b. 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.
- Jonsell M, 1999. Insects on wood-decaying Polypores : conservation aspects. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala. 47 pp.
- 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, Nitterus K, Stighall K, 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biological Conservation*, 118:163-73.
- Jonsell M, Schroeder M, Larsson T, 2003. The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography*, 26:421-8.
- Jonsell M, Weslien J, 2003. Felled or standing retained wood - it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 175:425-35.
- Jonsell M, Weslien J, Ehnstrom B, 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7:749-64.
- Jonsson BG, Kruys N, Ranius T, 2005. Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. *Silva Fennica*, 39:289-309.
- Kaila L, 1993. A new method for collecting quantitative samples of insects associated with decaying wood or wood fungi. *Entomologia Fennica*, 4:21-3.
- Kaila L, Martikainen P, Puntila P, 1997. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation*, 6:1-18.
- Kappes H, Catalano C, Topp W, 2007. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests. *Applied Soil Ecology*, 36:190-8.
- Kappes H, Topp W, 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodiversity and Conservation*, 13:1905-24.
- Kelsey RG, Joseph G, 1999a. Ethanol and ambrosia beetles in Douglas fir logs exposed or protected from rain. *Journal of Chemical Ecology*, 25:2793-809.

- Kelsey RG, Joseph G, 1999b. Ethanol and water in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* stumps. *Journal of Chemical Ecology*, 25:2779-92.
- Kelsey RG, Joseph G, 2003. Ethanol in ponderosa pine as an indicator of physiological injury from fire and its relationship to secondary beetles. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 33:870-84.
- Kenis M, Wermelinger B, Grégoire J-C, 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis.*, F Lieutier, KR Day, A Battisti, J-C Grégoire, HF Evans (ed.), pp. 237-90. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Kirby KJ, Reid CM, Thomas RC, Goldsmith FB, 1998. Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 35: 148-155.
- Kleinhentz M, Jactel H, Menassieu P, 1999. Terpene attractant candidates of *Dioryctria sylvestrella* in maritime pine (*Pinus pinaster*) oleoresin, needles, liber, and headspace samples. *Journal of Chemical Ecology*, 25:2741-56.
- Kleinpaste R, 1990. Kiwis in a pine forest habitat. In *Kiwis, a monograph of the family Apterygidae*, E Fuller (ed.), pp. 97-138. Auckland: SeToPublishing.
- Kletecka Z, 1996. The xylophagus beetles (Insecta, Coleoptera) community and its succession on Scotch elm (*Ulmus glabra*) branches. *Biologia Bratislava*, 51:143-52.
- Kölher F, 2000. totholzkäfer in Naturwaldzellen des noerdlichen Rheinlandes. Vergleichende Studies zur Totholzkäferfauna Deutschlands und deutschen Naturwaldforschung, Landesamt für Agrarordnung NordRhein-Westfalen, Arnsberg, 351 pp.
- Komonen A, Kouki J, 2005. Occurrence and abundance of fungus-dwelling beetles (Ciidae) in boreal forests and clearcuts: habitat associations at two spatial scales. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28:137-47.
- Kouki J, Lofman 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*:27-37.
- Kruys N, Jonsson BG, 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*, 29:1295-9.
- 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.
- Kupfer JA, Malanson GP, Franklin SB, 2006. Not seeing the ocean for the islands : the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*, 15:8-20.
- Kurttila M, Pukkala T, Loikkanen J, 2002. The performance of alternative spatial objective types in forest planning calculations: a case for flying squirrel and moose. *Forest Ecology and Management*, 166:245-60.
- 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*, 117:1098-110.

- Lachat T, Nagel P, Cakpo Y, Attignon S, Goergen G, Sinsin B, Peveling R, 2006. Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. *Forest Ecology and Management*, 225:27-38.
- Langor DW, Hammond HEJ, Spence JR, Jacobs J, Cobb TP, 2008. Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: diversity, ecology, and conservation. *Canadian Entomologist*, 140:453-74.
- Langström B, Day KR, 2004. Damage, control and management of weevil pests, especially *Hylobius abietis*. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, F Lieuthier, KR Day, A Battisti, JC Grégoire, HF Evans (ed.), pp. 415-44. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Larson MA, Thompson FR, Millspaugh JJ, Dijak WD, Shifley SR, 2004. Linking population viability, habitat suitability, and landscape simulation models for conservation planning. *Ecological Modelling*, 180:103-18.
- Larsson T-B, Angelstam P, Balent G, Barbati A, Bijlsma R-J, Boncina A, Bradshaw R, Bücking W, Ciancio O, Corona P, Diaci J, Dias S, Ellenberg H, Fernandes FM, Fernandez-Gonzalez F, Ferris R, Frank G, Møller PF, Giller PS, Gustafsson L, Halbritter K, Hall S, Hansson L, Innes J, Jactel H, Keannel Dobbertin M, Klein M, Marchetti M, Mohren F, Niemelä P, O'Halloran J, Rametsteiner E, Rego F, Scheidegger C, Scotti R, Sjöberg K, Spanos I, Spanos K, Standovár T, Svensson L, Åge Tømmerå B, Trakolis D, Uuttera J, VanDenMeersschaut D, Vandekerkhove K, Walsh PM, Watt AD, 2001. Biodiversity evaluation tools for European forests. *Ecological Bulletin*, 50: 127-139.
- Lawton JH, Naeem S, Thompson LJ, Hector A, Crawley MJ, 1998. Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. *Functional Ecology*, 12:848-52.
- Legendre P, Gallagher ED, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129:271-80.
- Legendre P, Legendre L, 1998. Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier. 853 pp.
- Lemoine B, 1991. Growth and yield of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) : the average dominant tree of a stand. *Annals of Forest Science*, 48: 593-611.
- Leseigneur L, 1972. Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse. *Bulletin mensuel Société linnéenne Lyon*, Suppl.:379p.
- Levrel H, 2007. Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité? Paris: Institut Français de la Biodiversité. 94 pp.
- Levrel H, Lois G, Couvet D, 2007. Indicateurs de biodiversité pour les forêts françaises. État des lieux et perspectives. *Revue Forestière Française*, LIX:45-56.
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Pope ML, 1999. A large-scale experiment to examine the effects of landscape context and habitat fragmentation on mammals. *Biological Conservation*, 88:387-403.
- Lindenmayer DB, Franklin JF, 2002. Conserving forest biodiversity : a comprehensive multiscaled approach. Washington DC: Island Press. 372 pp.
- Lindenmayer DB, Hobbs RJ, 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests - a review. *Biological Conservation*, 119:151-68.



- Lindenmayer DB, Margules CR, Botkin DB, 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14:941-50.
- Lindhe A, Lindelow A, 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, Lindelow A, Asenblad N, 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation*, 14:3033-53.
- Löf M, Paulsson R, Rydberg D, Welander NT, 2005. The influence of different overstory removal on planted spruce and several broadleaved tree species: Survival, growth and pine weevil damage during three years. *Annals of Forest Science*, 62:237-44.
- McCarthy BC, Bailey RR, 1994. Distribution and abundance of coarse woody debris in a managed forest landscape of the central Appalachians. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 1317-1329.
- Mac Nally R, 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between and reconciliation of 'predictive' and 'explanatory' models. *Biodiversity and Conservation*, 9:655-71.
- Mac Nally R, Fleishman E, 2004. A successful predictive model of species richness based on indicator species. *Conservation Biology*, 18: 646-654.
- 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.
- Makinen H, Hynynen J, Siitonen J, Sievaneni R, 2006. Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecological Applications*, 16: 1865-1879.
- Mamaev B-M, 1961. Activity of larger invertebrates as one of the main factors of natural destruction of wood (en russe). *Pedobiologia*, 1:38-52.
- Mantel N, 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27:209-20.
- Marshall PL, Davis G, LeMay VM, 2000. Using Line Intersect Sampling for Coarse Woody Debris. Ecology TR-003, Forest Service, British Columbia, Vancouver Forest Region. 34 pp.
- 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 E, 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*, 73:181-201.
- McGeoch MA, Schroeder M, Ekbohm 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.
- MCPFE, 2003. Improved Pan-European indicators for sustainable forest management, MCPFE Liaison Unit Vienna, Vienna, 6 pp.
- MEEDAD, 2007. Le Grenelle Environnement - Préserver la biodiversité et les ressources naturelles. Synthèse du groupe 2, Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire, Paris, 58 pp.

- Mevik BH, Cederkvist HR, 2004. Mean squared error of prediction (MSEP) estimates for principal component regression (PCR) and partial least squares regression (PLSR). *Journal of Chemometrics*, 18: 422-429.
- Mevik BH, Wehrens R, 2007. The pls Package: Principal Component and Partial Least Squares Regression in R. *Journal of Statistical Software*, 18: 1-24.
- Minchin PR, 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69:89-107.
- Moeck HA, 1970. Ethanol as primary attractant for the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Coleoptera : Scolytidae). *Canadian Entomologist*, 102:895-995.
- Montes F, Canellas I, 2006. Modelling coarse woody debris dynamics in even-aged Scots pine forests. *Forest Ecology and Management*, 221:220-32.
- Nageleisen LM, 2005. Les arbres morts sont-ils dangereux pour la forêt de production? In *Bois mort et à cavités : une clé pour des forêts vivantes*, D Vallauri, J André, B Dodelin, R Eynard-Machet, D Rambaud (ed.), pp. 171-9. Paris: Editions Tec&Doc.
- Nilsson SG, Baranowski R, 1997. Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography*, 20: 491-498.
- Nilsson SG, Hedin J, Niklasson M, 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3: 10-26.
- Nitterus K, Gunnarsson B, Axelsson E, 2004. Insects reared from logging residue on clearcuts. *Entomologica Fennica*, 15:53-61.
- Norden B, Ryberg M, Gotmark, F, Olausson B, 2004a. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation*, 117: 1-10.
- Norden B, Gotmark F, Tonnberg M, Ryberg M, 2004b. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. *Forest Ecology and Management*, 194:235-48.
- Noss R, 1990. Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4:355-64.
- Økland B, 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 3:68-85.
- Økland B, 1996. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology*, 93:195-209.
- Økland B, 2002. Canopy cover favours sporocarp-visiting beetles in spruce forest. *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 GL, Stevens MHH, Wagner H, 2008. The vegan package – Community Ecology package, v1.13-1, <http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- ONF, 2003. Guide de sylviculture du pin maritime des Landes, Office National des Forêts, Direction Territoriale Sud-Ouest, 62 pp.

- Orlóci L, 1978. Multivariate analysis in vegetation research, 2<sup>nd</sup> edition. Junk, The Hague.
- Ouin A, Sarthou J-P, Bouyjou B, Deconchat M, Lacombe J-P, Monteil C, 2006. The species-area relationship in the hoverfly (Diptera, Syrphidae) communities of forest fragments in southern France. *Ecography*, 29: 183-190.
- Paquereau MM, 1964. Flores et climats post-glaciaires en Gironde. Actes de la Société Linéenne de Bordeaux, 101, 156pp.
- PEFC, 2008. [www.pefc.org](http://www.pefc.org). Consulté le 14 mars 2008.
- Penttila 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.
- Perfecto I, Vandermeer J, 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape : ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology*, 16:174-82.
- Porte A, Trichet P, Bert D, Loustau D, 2002. Allometric relationships for branch and tree woody biomass of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management*, 158: 71-83.
- Preston FW, 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41: 785-790.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rameau J-C, Gauberville C, Drapier N, 2000. Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire.: ENGREF, ONF, IDF. 120 p + fiches pp.
- Ranius T, 2002. *Osmoderma eremita* as an indicator of species richness of beetles in tree hollows. *Biodiversity and Conservation*, 11: 931-941.
- Ranius T, 2006. Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48:177-88.
- Ranius T, Fahrig L, 2006. Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scandinavian Journal Forest Research*, 21:201-8.
- 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*, 15:120-30.
- Ranius T, Kindvall O, Kruys N, Jonsson BG, 2003. Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. *Forest Ecology and Management*, 182:13-29.
- Raoul de Pontivy G, 1979. Données biologiques sur *Rhagium inquisitor* L. (Coleoptera Cerambycidae). *Ecologie animale*, 11:195-208.
- Rempel RS, Carr A, Elkie P. 1999. Patch analyst and patch analyst (grid) function reference. Thunder Bay, Ontario: Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Ontario Ministry of Natural Resources, Lakehead University
- Ries L, Fletcher RJJ, Battin J, Sisk TD, 2004. Ecological responses to habitat edges : mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35:491-522.

- Rigolot E, 2005. Bois mort et risque d'incendie de forêt. In *Bois mort et à cavités : une clé pour des forêts vivantes*, D Vallauri, J André, B Dodelin, R Eynard-Machet, D Rambaud (ed.), pp. 181-92. Paris: Editions Tec&Doc.
- Rouvinen S, Kuuluvainen T, Karjalainen L, 2002. Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 2184-2200.
- Sætersdal M, Gjerde I, Blom HH, 2005. Indicator species and the problem of spatial inconsistency in nestedness patterns. *Biological Conservation*, 122: 305-316.
- Saint-Germain M, Drapeau P, Buddle CM, 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*, 30:737-48.
- Saint-Germain M, Drapeau P, Hebert C, 2004. Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biological Conservation*, 118:583-92.
- Salas-Gonzalez R, Houllier F, Lemoine B, Pignard G, 2001. Forecasting wood resources on the basis of national forest inventory data. Application to *Pinus pinaster* Ait. in southwestern France. *Annals of Forest Science*, 58: 785-802.
- Samalens J-C, 2005. FORSEE-NETFORPEST, C2 : Santé et vitalité des forêts. Mise en place du réseau et inventaire sanitaire sur la zone pilote de Pontenx-les-forges, IEF-C-INRA, Cestas, 14 pp.
- Sargos J, 1997. Histoire de la Forêt Landaise - Du désert à l'âge d'or. Bordeaux: L'Horizon Chimérique. 559 pp.
- Sarthou J-P, Ouin A, Arrignon F, Barreau G, Bouyjou B, 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102: 539-545.
- Sauvard D, 2004. General biology of bark beetles. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, F Lieuthier, KR Day, A Battisti, J-C Grégoire, HF Evans (ed.), pp. 63-88. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Savely HE, 1939. Ecological relations between animals in dead pine and oak logs. *Ecological Monographs*, 9:321-85.
- Savoie JM, 1989. Pré-étude pour une typologie des stations forestières des dunes littorales aquitaines et du Marensin (Gironde et Landes), Office National des Forêts - Direction Régionale Aquitaine, Bordeaux, 108p + annexes pp.
- Schiegg K, 2001. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *Forest Ecology and Management*, 149:295-304.
- Schlaepfer R, Bütler R, 2004. Critères et indicateurs de la gestion des ressources forestières : prise en compte de la complexité et de l'approche écosystémique. *Revue Forestière Française*, LVI:431-44.
- Schmidtlein S, Sassin J, 2004. Mapping of continuous floristic gradients in grasslands using hyperspectral imagery. *Remote Sensing of Environment*, 92: 126-138.
- Schroeder LM, 1988. Attraction of the bark beetle *Tomicus piniperda* and some other bark- and wood-living beetles to the host volatiles  $\alpha$ -pinene and ethanol. *Entomologica Experimentalis et Applicata*, 46:203-10.

- Schroeder LM, Ranius T, Ekbohm 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-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 36:2168-78.
- Schroeder LM, Weslien J, Lindelöw A, Lindhe A, 1999. Attacks by bark- and wood-boring Coleoptera on mechanically created high stumps of Norway spruce in the two years following cutting. *Forest Ecology and Management*, 123:21-30.
- Schuck A, Meyer P, Menke N, Lier M, Lindner M, 2004. Forest biodiversity indicator : dead wood - a proposed approach towards operationalising the MCPFE indicator. In: Marchetti, M. (Ed.), *Monitoring and Indicators of forest biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality*, EFI Proceedings, 49-77.
- Siitonen J, 1994. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests : a comparison based on two sampling methods. *Annals Zoologici Fennici*, 31: 89-95.
- Siitonen J, 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms : Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49:11-41.
- 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.
- 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*, 128:211-25.
- Simberloff D, 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 115:101-11.
- Similä M, Kouki J, Martikainen P, Uotila A, 2002. 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, Martikainen P, 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 174:365-81.
- Similä M, Kouki J, Monkkonen M, Sippola AL, 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 AL, 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.
- Sippola AL, 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.
- Sjödin K, Schroeder LM, Eidmann HH, Norin T, Wold S, 1989. Attack rates of scolytids and composition of volatile wood constituents in healthy and mechanically weakened trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4:379-91.
- Smith G, Gittings T, Wilson M, French L, Oxbrough A, O'Donoghue S, Pithon J, O'Donnell V, McKee A-M, Iremonger S, O'Halloran J, Kelly D, Mitchell F, Giller P, Kelly T, 2005. Assessment of Biodiversity at Different Stages of the Forest Cycle, COFORD and EPA, 195 pp.

- Smith GF, Gittings T, Wilson M, French L, Oxbrough A, O'Donoghue S, O'Halloran J, Kelly DL, Mitchell FJG, 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.
- Sochacki SJ, Harper RJ, Smettem KRJ, 2007. Estimation of woody biomass production from a short-rotation bio-energy system in semi-arid Australia. *Biomass & Bioenergy*, 31 : 608-616.
- Soldati F, 2007. Coleoptera Tenebrionidae (Alleculinae excluded). Systematic catalogue and atlas - Catalogue systématique et atlas. Bordeaux: Société Linnéenne de Bordeaux. 186 pp.
- Speight MCD, 1989. Les invertébrés saproxyliques et leur protection, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 82 pp.
- Spies TA, Franklin JF, 1988. Coarse woody debris in douglas-fir forests of Western Oregon and Washington. *Ecology*, 69: 1689-1702.
- Stokland JN, Tomter SM, Söderberg U, 2004. Development of Dead Wood Indicators for Biodiversity Monitoring : Experiences from Scandinavia. *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality*, pp. 207-26. Florence, Italy
- Sturtevant BR, Bissonette JA, Long JN, Roberts DW, 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications*, 7: 702-712.
- Sverdrup-Thygeson A, Ims RA, 2002. The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. *Biological Conservation*, 106:347-57.
- Tenenhaus M, 1998. La régression PLS. Théorie et pratique, Editions Technip, Paris, 254 p.
- Thunes KH, Midtgaard F, Gjerde I, 2000. Diversity of coleoptera of the bracket fungus *Fomitopsis pinicola* in a Norwegian spruce forest. *Biodiversity and Conservation*, 9:833-52.
- Tikkanen OP, Heinonen T, Kouki J, Matero J, 2007. Habitat suitability models of saproxylic red-listed boreal forest species in long-term matrix management: Cost-effective measures for multi-species conservation. *Biological Conservation*, 140:359-72.
- Timbale J, Caze G, 2003. Inventaire des habitats forestiers du site-pilote du bassin-versant du Canteloup (40), INRA, Cestas, 22p + annexes pp.
- Travaglini D, Barbati A, Chirici G, Lombardi F, Marchetti M, Corona P, 2007. Forest inventory for supporting plant biodiversity assessment - ForestBIOTA data on deadwood monitoring in Europe. *Plant Biosystems*, 141: 222-230.
- Ulyshen MD, Hanula JL, Horn S, Kilgo JC, Moorman CE, 2004. Spatial and temporal patterns of beetles associated with coarse woody debris in managed bottomland hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 199:259-72.
- Väisänen R, Biström O, Heliövaara K, 1993. Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces : is primeval species composition maintained in managed forests ? *Biodiversity and Conservation*, 2:95-113.
- Vallauri D, 2005. Le bois dit mort, une lacune des forêts en France et en Europe. In *Bois mort et à cavités : une clé pour des forêts vivantes*, D Vallauri, J André, B Dodelin, R Eynard-Machet, D Rambaud (ed.), pp. 9-17. Paris: Editions Tec&Doc.

- van Halder I, Barbaro L, Corcket E, Jactel H, 2008. Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodiversity and Conservation*, 17:1149-69.
- van Halder I (coord.), 2002. Insectes ravageurs et maladies des forêts du sud de l'Europe. Cestas: IEFC-Institut Européen de la Forêt Cultivée. Classeur.
- van Meer C, 2005. Approche entomologique de la forêt du Lazaret à Anglet (Pyrénées-Atlantiques). *Bulletin de la Société Linéenne de Bordeaux*, 33:291-6.
- Vancolen S, 2004. *La régression PLS*. Université de Neuchâtel, Suisse. 28 pp.
- Vanderwel MC, Malcolm JR, Smith SA, Islam N, 2006a. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225:190-9.
- Vanderwel MC, Malcom JR, Smith SM, 2006b. An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *Forest Ecology and Management*, 234: 48-59.
- Villiers A, 1978. Faune des Coléoptères de France I. Cerambycidae. Paris: Lechevalier. 611 pp.
- Waddell KL, 2002. Sampling coarse woody debris for multiple attributes in extensive resource inventories. *Ecological Indicators*, 1: 139-153.
- Wainhouse D, 2005. Ecological methods in forest pest management. USA: Oxford University Press. 248 pp.
- Wallace HR, 1953. The ecology of the insect fauna of pine stumps. *The Journal of Animal Ecology*, 22:154-71.
- Wehrens R, Mevik BH 2007. The pls package : Partial Least Squares Regression (PLSR) and Principal Component Regression (PCR).
- Weslien J, 1992. The arthropod complex associated with *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) : species composition, phenology, and impact on bark beetle productivity. *Entomologica Fennica*, 3:205-13.
- Weslien J, Schroeder LM, 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 115:267-75.
- Wethered R, Lawes MJ, 2005. Nestedness of bird assemblages in fragmented Afromontane forest : the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation*, 123:125-37.
- Wikars LO, 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*, 137:304-24.
- Wilcove DS, McLellan CH, Dobson AP, 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In *Conservation Biology*, ME Soulé (ed.), pp. 237-56. Sunderland: MA:Sinauer.
- Winter S, Möller GC, 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255:1251-61.
- Wintle BA, Lindenmayer DB, 2008. Adaptive risk management for certifiably sustainable forestry. *Forest Ecology and Management*, 256:1311-9.
- Wolda H, 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50:296-302.

- Woldendorp G, Keenan, RJ, 2005. Coarse woody debris in Australian forest ecosystems: A review. *Austral Ecology*, 30: 834-843.
- Wolters V, Bengtsson J, Zaitsev AS, 2006. Relationship among the species richness of different taxa. *Ecology*, 87: 1886-1895.
- Wright L, 2006. Worldwide commercial development of bioenergy with a focus on energy crop-based projects. *Biomass & Bioenergy*, 30: 706-714.