



HAL
open science

Bois mort et biodiversité saproxylique à différentes échelles spatiales

Christophe Bouget, Antoine Brin, Pierre-Arthur Moreau

► **To cite this version:**

Christophe Bouget, Antoine Brin, Pierre-Arthur Moreau. Bois mort et biodiversité saproxylique à différentes échelles spatiales. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2009, 25-26, pp.26-33. hal-02657721

HAL Id: hal-02657721

<https://hal.inrae.fr/hal-02657721>

Submitted on 10 Jul 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Bois mort et biodiversité saproxylique à différentes échelles spatiales

Le bois mort (ou nécromasse) est un facteur clé pour la biodiversité forestière. C'est pourtant une problématique assez peu explorée par des projets de recherche en forêt tempérée (tableau 1 p.34) et un enjeu majeur dans la définition en cours des pratiques de gestion forestière durable (Bouget, 2007). Il assume de multiples rôles fonctionnels dans l'écosystème forestier (Harmon *et al.*, 1986), notamment comme source de micro-habitats et/ou ressource trophique pour une biodiversité riche (20 à 25 % des espèces forestières, Stokland *et al.*, 2004) mais menacée. En effet, le volume et la diversité des bois morts sont fortement réduits par l'exploitation dans les forêts gérées par rapport aux forêts à dynamique naturelle (Fridman et Walheim, 2000). Le bois mort fait partie des indicateurs de gestion durable des forêts en France (IFN, 2006) et en Europe (CMPFE, 2003). La nécessaire phase de validation écologique des indicateurs et la définition de pratiques forestières durables sont toutefois très incomplètes, faute de connaissances.

Dans un contexte biogéographique tempéré ouest-européen, moins étudié que les forêts boréales scandinaves, le projet RESINE s'est attaché à étudier l'influence, sur la diversité saproxylique locale, (i) de plusieurs propriétés qualitatives du bois mort à l'échelle de la pièce de bois (type, diamètre, stade de décomposition et strate), (ii) des variables descriptives du bois mort à l'échelle du peuplement (volume et diversité) et (iii) de la disponibilité en bois mort à différentes échelles dans le paysage. À partir des résultats, des pistes de gestion et les avantages de laisser du bois mort sont discutés.

Deux régions d'étude

Une approche similaire a été conduite dans deux régions forestières :

- la forêt de pin maritime (*Pinus pinaster*) des Landes de Gascogne, le plus grand pôle de production de bois en France (en majorité forêt privée),
- la chênaie de plaine (*Quercus* sp.) du Nord de la France, avec l'exemple de la forêt de Rambouillet (22 000 ha dont 14 000 en gestion domaniale), dominée par les chênes sessiles et pédonculés, avec tremble, charme, bouleau, et secondairement hêtre et châtaignier dans le sous-étage.

Ces entités concernent 2 essences d'importance économique majeure puisque le chêne et le pin maritime représentent respectivement 25 % et 9 % du volume sur pied en France (statistiques IFN).

Dans chacune des 2 régions, nous avons conduit deux approches sur la biodiversité des coléoptères et champignons saproxyliques¹ : la première sur différentes pièces de bois mort, la seconde sur des peuplements à stock de bois mort variable (figure 1).

Effets des caractéristiques des bois morts sur la biodiversité – échelle de la pièce de bois

D'après nos données, la qualité des pièces de bois influence significativement la richesse et la composition des assemblages de Coléoptères et de Champignons saproxyliques. Sur chêne et pin, les 4 facteurs décrivant les pièces de bois mort étudiées (type, strate, diamètre, décomposition) expliquent une fraction impor-

tante de la variation du nombre d'espèces (60 % pour le chêne par ex.). L'intérêt de certains types de bois mort pour la conservation de la biodiversité est confirmé mais partiellement différent dans le chêne et le pin.

Le type de gros bois mort²

Les chandelles de chêne et les souches de pin sont des pièces particulièrement riches (figure 2). Elles abritent davantage d'espèces, davantage d'espèces caractéristiques, et davantage d'espèces rares (pour les chandelles de chêne) que les gros bois au sol. Dans les Landes, la capacité des souches à constituer un habitat de substitution pour une grande partie des espèces de coléoptères saproxyliques est à souligner dans le contexte du développement du bois énergie et des projets émergents d'exportation des souches.

La classe de diamètre du bois mort au sol

Pour le chêne comme pour le pin, pour les coléoptères comme pour les mycètes lignicoles, le nombre cumulé d'espèces est plus important pour les gros diamètres. Cette classe de diamètre héberge également le plus grand nombre d'espèces caractéristiques. Les différences de composition entre les grosses pièces et toutes les autres classes de diamètre sont significatives. Cependant, les grosses pièces n'abritent pas davantage d'espèces rares en abondance et en nombre que les pièces petites et moyennes.

Seulement 25 % des espèces de coléoptères se retrouvent dans les très petites pièces (diamètre < 5 cm), dont moins d'espèces rares que dans les diamètres supérieurs. Mais cette classe des débris ligneux fins se singularise par davantage de co-

¹ Les Chiroptères et les Bryophytes corticoles ont également été étudiés à Rambouillet.

² L'arbre mort entier n'a pas été étudié dans le cadre de ce projet pour des raisons d'ordre méthodologique.


Échelle spatiale	Échantillonnage	Rambouillet (Chênaie)	Landes de Gascogne (Pin maritime)
	<p>118 (chêne) à 164 (pin) nasses 3 types de gros bois mort 4 classes de diamètre 3 stades de décomposition 2 strates de branches mortes</p> <p>Gradient de bois mort : - de 60 placettes de 2 à 100 m³/ha - de 41 placettes de 0 à 63 m³/ha</p>	Coléoptères et champignons	Coléoptères
		Coléoptères et champignons	Coléoptères

Fig. 1 : récapitulatif du matériel et des méthodes écologiques employées dans les 2 régions d'études



Fig. 2 : quelques micro-habitats clés du bois mort, équipés de nasses d'émergence pour l'échantillonnage de leur faune caractéristique : (a) souche de pin maritime, (b) gros bois mort gisant de chêne, (c) chandelle de chêne

léoptères caractéristiques que les pièces moyennes de 10 à 30 cm de diamètre, et par une différence de composition significative avec toutes les autres classes de diamètre.

Ces résultats soulignent l'intérêt de conserver notamment des gros bois morts au sol et des très petites branches, à contribution originale. L'intensification systématique des prélèvements de petits rémanents, dans le cadre de l'essor du bois énergie par exemple, pourrait menacer la faune spécialiste associée.

Le stade de dégradation du bois mort au sol

Le nombre cumulé d'espèces est plus important dans le bois mort frais pour les coléoptères du pin, dans les stades de décomposition intermédiaires pour les coléoptères du chêne, dans les stades très dégradés pour les champignons lignicoles du chêne. Chaque stade présente des espèces qui lui sont plus particulièrement associées. La composition des assemblages est significativement différenciée entre les stades, ce qui reflète la succession d'espèces qui accompagne la décomposition du bois. En outre, pour le chêne, l'abondance et le nombre des espèces rares de coléoptères sont équivalents dans les différents stades de dégradation³.

La contribution originale et riche de chaque stade de décomposition renforce l'intérêt de la continuité d'approvisionnement du bois mort... plutôt que des apports massifs ponctuels (après tempête, par ex.) et des cohortes de bois mort qui se dégradent de concert (Bouget & Brustel, sous presse).

La strate des branches mortes

En comparant les assemblages de coléoptères occupant les branches, au sol ou dans le houppier, nous avons porté notre attention sur un micro-habitat souvent négligé dans les estimations du bois mort d'un peuplement et à la biodiversité très mal connue. Le nombre cumulé d'es-

pèces est aussi important dans les branches du houppier qu'au sol. Cependant, les assemblages d'espèces sont résolument différenciés entre ces deux strates. Les espèces associées plus particulièrement à l'une des strates sont réparties en nombre équivalent entre les branches au sol et celles du houppier. Pour le chêne, l'abondance et le nombre d'espèces rares est par ailleurs aussi important dans les deux strates.

Dans certains peuplements à faible volume de bois mort au sol, le bois mort du houppier ne peut donc pas jouer un rôle compensatoire, en raison de la forte différenciation des assemblages occupant les branches mortes perchées ou gisantes, mais il assume un rôle important pour la diversité saproxylique.

Effets du volume local et de la diversité du bois mort sur la biodiversité - échelle du peuplement (environ 1 ha)

Plusieurs principes écologiques présument une relation positive entre surface d'habitat favorable ou volume de ressources (par ex. le bois mort) et nombre d'espèces. Nous avons examiné ici le lien entre biodiversité locale et volume local mais également diversité du bois mort, qui peut avoir un effet positif sur le nombre d'espèces local. Dans les deux régions prospectées, les tendances observées ne sont pas vraiment convergentes.

Des résultats contrastés

Le volume local de bois mort a un effet élémentaire fort sur la diversité des coléoptères dans les Landes, et significatif mais faible à Rambouillet sur la diversité des mycètes lignicoles et des espèces rares de coléoptères saproxyliques. L'effet est également significatif mais faible à Rambouillet sur la diversité de l'ensemble des coléoptères dans un seul des deux types stationnels, les chênaies-charmaies et non les chênaies claires à fougère aigle.

Le nombre local de types de bois morts a aussi une influence importante sur la diversité des coléoptères dans les Landes, et significative mais faible sur la diversité des mycètes lignicoles à Rambouillet. Cette diversité du bois mort n'a pas d'effet sur la diversité des coléoptères, et seulement un faible effet significatif sur le nombre d'espèces rares de coléoptères saproxyliques dans un seul des 2 types stationnels à Rambouillet (les chênaies-charmaies). Le volume et la diversité étant souvent corrélés par simple effet d'échantillonnage, leurs effets respectifs doivent être examinés ensemble. De fait, à Rambouillet et dans les Landes, après la prise en compte du volume, les différents effets élémentaires de la diversité du bois mort sur les Mycètes et les Coléoptères ne sont plus significatifs.

Le volume de certains types de bois morts semble apporter une contribution significative à la biodiversité. Ainsi, le volume local des gros bois morts au sol, qui héberge des assemblages de coléoptères riches et originaux, est un facteur déterminant pour leur richesse locale en chênaie comme en pineraie. En chênaie, le volume local de chandelles n'est pas déterminant pour la richesse locale des coléoptères, mais pour l'abondance locale des espèces rares. Un faisceau d'arguments en faveur de la diversité des essences de bois mort émerge des résultats (effet du volume de bouleau ou de tremble sur les Mycètes et les Coléoptères rares respectivement, etc.).

L'importance du contexte forestier

Le volume et la diversité du bois mort local sont donc des indicateurs de biodiversité de qualité variable. Dans les plantations de pin maritime des Landes, l'indicateur de biodiversité qui reflète le mieux la réalité écologique est basé sur le nombre de types de pièces de bois mort de diamètre supérieur à 15 cm. En conclusion, la relation entre volume de res-

³Résultats non disponibles pour le pin

source et biodiversité est bien moins significative dans la chênaie de Rambouillet que dans les plantations de pin des Landes, et dans la chênaie claire à fougère aigle que dans la chênaie-charmaie à Rambouillet. Des différences de saturation des communautés saproxyliques locales pourraient contribuer à expliquer ces différences (par ex., bois mort ense-

veli sous la fougère aigle dans la chênaie claire, donc moins accessible et moins colonisé que dans la chênaie-charmaie).

Une relation non ou très faiblement significative entre volume local de bois mort et biodiversité a déjà été observée à plusieurs reprises dans les forêts tempérées : dans les hê-

traies belges, dans les peuplements mixtes hêtres-résineux en Suisse et dans les Alpes françaises (tableau 1). À l'inverse, en forêt boréale, la plupart des travaux antérieurs montrent une relation positive entre volume des ressources et biodiversité. Comme en forêt des Landes, ces études portent majoritairement sur des écosystèmes résineux homo-

	Pays ou Région	Type forestier ou essence dominante	Échelle spatiale	Effet sur la RS en coléoptères saproxyliques		Effet sur la RS en mycètes lignicoles		Référence
				Diversité du BM	Volume de BM	Diversité du BM	Volume de BM	
Forêts boréales	Finlande	<i>Pinus</i>	0,09 ha		+			Similä et al., 2002
	Finlande	<i>Picea</i>	0,01 ha		ns			Siitonen, 1994
	Norvège	<i>Picea</i>	0,16 ha		ns			Okland et al., 1996
	Finlande	<i>Picea</i>	0,02 ha				+	Hottola et Siitonen, 2008
	Finlande	<i>Pinus</i>			+			Similä et al., 2003
	Norvège				+			Stokland et al., 2004
	Suède	<i>Pinus Picea</i>			+			McGeoch et al., 2007
	Finlande	<i>Pinus Picea</i>	0,8 ha		+			Sippola et al., 1998
	Finlande	<i>Picea</i>	1 ha		+			Martikainen et al., 2000
	Suède	Forêts humides	1-6 ha				+	Ohlson, 1997
Forêts tempérées	Finlande	<i>Picea</i>	1 ha				+	Penttilä, 2004
	Suisse	<i>Fagus, Picea</i>	1 ha		ns			Schiegg, 2000
	Alpes françaises	<i>Fagus, Picea, Abies</i>	1 ha	+	ns			Dodelin, 2008
	Bavière	<i>Fagus</i>	0,1 ha					Müller et al., 2008
	Belgique	Feuillus (<i>Fagus</i>)	0,05-1ha		ns			Fayt et al., 2006
	USA	<i>Quercus</i>	0,05 ha				+	Rubino, 2003
	Landes	<i>Pinus pinaster</i>	0,3 ha	+				Cette étude
	Rambouillet	<i>Quercus sp</i>	0,07 ha 0,3 ha 0,9 ha	ns	+/-	+/-	+/-	Cette étude

Tab. 1 : relations entre le volume ou la diversité du bois mort et la richesse spécifique (RS) des coléoptères et des champignons saproxyliques ; résultats du projet RESINE et synthèse des principaux résultats observés dans la littérature scientifique en forêt tempérée ou boréale, feuillue ou résineuse (la liste des études conduites en forêt boréale n'est pas exhaustive dans cette compilation)

gènes sur de très grandes surfaces (d'où une relative similarité des résultats). Ces divergences soulignent les risques de l'extrapolation géographique de résultats scientifiques majoritairement obtenus en contexte boréal sur le thème de la biodiversité associée au bois mort en France.

En sus de ces divergences entre régions forestières, d'autres résultats de RESINE mettent en exergue l'importance de contextualiser le bois mort (densité de peuplement ou de couvert, ratio avec le peuplement vivant par exemple). La combinaison d'informations sur l'environnement local et la quantité et la qualité des ressources permettrait de construire un indicateur composite susceptible d'améliorer la prédiction de la richesse spécifique.

Biodiversité locale et bois mort dans le paysage

L'analyse des effets sur la biodiversité locale de la densité de ressources à l'échelle locale a été complétée dans les Landes par une étude de l'influence du volume de bois mort à différentes échelles dans le paysage. Malgré une variation importante de ce volume dans le paysage jusqu'à 400 m autour des placettes (entre 3 et 18 m³/ha), la quantité de bois mort à cette échelle n'a pas d'effet significatif sur la composition ou sur la richesse spécifique des assemblages de Coléoptères saproxyliques. On peut ainsi supposer que l'approximation de la quantité de bois mort par corrélation à l'âge des peuplements environnants est trop grossière, ou que la capacité de dispersion de la plupart des espèces est supérieure à 400 m. D'ailleurs, Gibb *et al.* (2006) ou Okland *et al.* (1996) n'ont observé un effet de la densité du bois mort qu'à très large échelle dans le paysage en Scandinavie.

Il reste difficile de répondre à des questions comme : « faut-il se donner comme objectif de gestion un volume moyen minimum de bois

mort à maintenir sur le territoire ? » ou « faut-il aussi s'assurer que certaines portions de ce territoire contiennent des quantités importantes de bois mort ? ». De fortes disparités dans les capacités de dispersion entre espèces (très variables au sein des Coléoptères saproxyliques, entre quelques dizaines de mètres et quelques kilomètres) rendent finalement improbable l'identification d'une seule échelle de connectivité du bois mort (Schiegg, 2000) et 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 1 600 m (Holland *et al.*, 2004). Ce constat renforce l'intérêt de pouvoir renseigner la capacité de dispersion des espèces d'un assemblage au moyen d'un référentiel satisfaisant des traits de vie (Bouget *et al.*, 2008).

Quelles pistes de gestion ?

Malgré les ambiguïtés et le caractère partiel des résultats, quelles pistes de gestion forestière peuvent être dégagées ?

Dans les limites de représentativité de nos résultats, l'efficacité elle-même d'une augmentation du volume global vers une valeur cible n'est pas validée en chênaie. D'après l'enquête sociologique menée dans le cadre du projet RESINE, les forestiers se partagent entre les partisans d'une norme pragmatique et les réfractaires à une norme arbitraire. Nos résultats entérinent plutôt l'illusion d'une norme volumique universelle. À l'aune de nos résultats sur la relation entre volume de bois mort et biodiversité, même avec l'exemple des Landes où la relation est la plus significative, quelle cible peut être en effet argumentée ? Le WWF suggère pour les forêts françaises une valeur cible à 30 m³/ha (Vallauri, 2005) ; or dans les Landes, en cas de doublement du volume moyen actuel (de 15 à 30 m³/ha ; Brin *et al.*,

2008), le gain de richesse spécifique locale serait faible. Pour doubler la richesse locale moyenne, il faudrait plus que tripler le volume moyen de bois mort (à 50 m³/ha). N'oublions pas toutefois que ces considérations locales ne tiennent pas compte de la diversité à l'échelle du massif ou de la composition qualitative d'un stock de bois mort de volume croissant.

D'autres pistes de gestion du bois mort peuvent être suggérées :

- la diversification, c'est-à-dire l'optimisation du nombre de types de bois morts, qui semble pertinente dans les Landes d'après nos résultats,
- l'augmentation, vers une valeur cible à définir, du volume de certains types de bois morts déterminants (et à volume déficitaire), bien illustrée en chênaie à Rambouillet pour les gros bois et surtout les chandelles.

Chacune de ces pistes peut être traduite à l'échelle locale ou à l'échelle du paysage.

L'ensemble de ces commentaires sur l'application des résultats souligne (i) le hiatus qui demeure entre la production actuelle de connaissances et la production de normes pour l'action, dépassant les seules recommandations d'ordre général, et (ii) la difficulté de généraliser des indicateurs simples sur les relations entre variables environnementales et biodiversité. Il convient donc de ne pas céder à l'impatience de la normalisation, mais de prolonger ces premières études sur l'écologie du bois mort en France.

Laisser du bois mort en forêt : quels avantages pratiques ?

Dans l'enquête sociologique du projet RESINE, le discours des acteurs forestiers traduit l'attente d'une estimation du rapport entre les coûts et les bénéfices de la rétention de bois mort, pour l'écosystème mais aussi

pour la sylviculture et l'économie forestière. Transparaissent notamment :

- le besoin d'une justification fonctionnelle de la rétention de bois mort, particulièrement aigu au moment où les propriétaires forestiers envisagent l'exportation des rémanents pour le bois-énergie malgré les risques en matière de fertilité du sol et de biodiversité ;
- le besoin d'une évaluation de la contribution des bois morts à la biodiversité 'patrimoniale' ;
- la mise en exergue du manque à gagner (cf. Chevalier *et al.*, ce dossier) mais aussi des contraintes supplémentaires pour éviter la destruction des pièces de bois mort conservées, notamment dans les peuplements jeunes dans les Landes ;
- de profondes préoccupations phytosanitaires qui n'étaient pas l'objet de notre étude écologique, mais qui pourraient déjà être clarifiées par un simple effort pédagogique sur les liens entre les bois morts et les quelques espèces de Mycètes (*Fomes* lors de la régénération du pin maritime par ex.) ou d'insectes xylophages à risque.

Des bénéfices fonctionnels ?

Le rôle du bois mort à l'égard du maintien de la fertilité des sols (réduction d'acidité des sols et augmentation de la disponibilité des cations) a été montré par ailleurs (Cacot *et al.* 2006). L'importance de la diversité des coléoptères et champignons décomposeurs dans l'efficacité du processus de recyclage des éléments reste un domaine d'étude à explorer.

Dans nos travaux, le lien entre bois mort et fonctionnement de l'écosystème a été abordé à travers le rôle de renforcement du réservoir de prédateurs auxiliaires du bois mort. En effet, le maintien de bois mort peut-il contribuer à entretenir des populations de prédateurs, déjà en place au moment des catastrophes (les tempêtes par ex.) pour aider à juguler les pullulations de ravageurs (Kenis *et al.*,

2004) ? Cet argument n'est pas très tangible dans nos données. Dans les Landes, mais pas à Rambouillet, on observe une relation significative entre le volume de bois mort total ou frais et la richesse spécifique en prédateurs, mais aucun effet significatif sur l'abondance en prédateurs.

Un intérêt patrimonial ?

À quels types de bois morts sont associées les espèces rares ? À Rambouillet, les chandelles de chêne hébergent un nombre d'espèces rares significativement plus important que les autres types de pièces (comme Sverdrup-Thygeson *et al.* 2002 l'avaient montré en Norvège pour le tremble). Pour le pin comme pour le chêne, manque ici l'analyse de gros bois mort au sol très cariés, connus pour héberger des espèces spécialisées (Siitonen *et Saaristo*, 2000), mais trop rares dans les forêts prospectées pour être étudiés.

Les espèces rares sont-elles liées au volume et à la diversité des bois morts ? À Rambouillet, en chênaie-charmaie seulement, le nombre d'espèces rares de coléoptères saproxyliques est favorisé par un volume total, une diversité de bois mort et un volume de chandelles croissants.

Perspectives : nouvelles pistes de recherche

De même qu'il est abusif de généraliser les résultats positifs scandinaves dans nos contextes, il serait arbitraire d'extrapoler les résultats obtenus à Rambouillet à l'ensemble des forêts feuillues françaises de plaine, ou ceux des plantations de pin maritime à tous les peuplements résineux. La divergence des résultats observés entre Landes et Rambouillet, et entre les 2 stations en chênaie rambolitaine, renforce l'intérêt de reproduire la double mesure de nécromasse et de biodiversité sur des gradients géographiques et forestiers plus larges ou des gradients ciblés :

- en étudiant un gradient de volume de certains types de bois morts (dont la variance ici trop faible fragilise probablement les résultats),
- en approfondissant l'approche paysagère initiée dans les Landes par une mesure adéquate de la densité de bois mort à une échelle large, et une approche croisant le volume de bois mort local et le volume dans le paysage.

Ces approches observationnelles seront cependant limitées par les forêts disponibles à l'étude. Deux voies pourraient permettre de dépasser cette frontière : le suivi par gestion adaptative et le recours à la modélisation et à la simulation.

Christophe BOUGET

Équipe « Gestion durable et Biodiversité des Écosystèmes Forestiers »

Cemagref - Nogent-sur-Vernisson
christophe.bouget@cemagref.fr

Antoine BRIN

École d'Ingénieurs de Purpan
Université de Toulouse

Pierre-Arthur MOREAU

Faculté des sciences pharmaceutiques et biologiques
Laboratoire Botanique et Mycologie
Université de Lille

Bibliographie

Bibliographie du tableau 1

FAYT P., DUFRENE M., BRANQUART E., HASTIR P., PONTEGNIE C., HENIN J.-M., VERSTEIRT V., 2006. Contrasting Responses of Saproxylic Insects to Focal Habitat Resources : The Example of Longhorn Beetles and Hoverflies in Belgian Deciduous Forests. *Journal of Insect Conservation* n° 10, pp.129-150

HOTTOLA J., SIITONEN J., 2008. Significance of woodland key habitats for polypore diversity and red-listed species in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* n° 17, pp. 2559-2577

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* vol. 94, pp.199-209

MCGEOCH M. A., SCHROEDER M., EKBOM B., LARSSON S., 2007. Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest : Importance of stand characteristics and forestry conservation measures. *Diversity and Distributions* n°13, pp. 418-429

MÜLLER J., BÜSSLER H., KNEIB T., 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and strand structures in a beech forest in southern Germany. *Journal of Insect Conservation* vol. 12, pp.107-124

OHLSON M., SÖDERSTRÖM L., HÖRNBERG G., ZACKRISSON O., HERMANSSON J., 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation* vol. 81, pp. 221-231

PENTTILA R., SIITONEN J., KUUSINEN M., 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biological Conservation* vol. 117, pp. 271-283

RUBINO D., MCCARTHY B., 2003. Composition and ecology of macrofungal and myxomycete communities on oak woody debris in a mixed-oak forest of Ohio. *Canadian Journal of Forest Research* vol. 33, pp. 2151-2163

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* vol. 106, pp. 19-27.

SIPPOLA A., SIITONEN J. ET 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* vol. 13, pp. 204-214

DODELIN B., 2008. Aspects of the repartition of the saproxylic beetles in forests (French Alps). In Vignon V., Asmodé J.-F. (eds). *Proceedings of the 4th Symposium on the Conservation and Workshop of Saproxylic Beetles, Vivoin (72)/France, 27th-29th June, 2006*. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, suppt. 10, pp. 47-52

Bibliographie générale

BOUGET C., BRUSTEL H., 2008. Continuité des micro-habitats dans l'espace et dans le temps et conservation de l'entomofaune saproxylique. Colloque 'Biodiversité, naturalité, humanité', 27-31/10/2008, Chambéry

BOUGET C., 2007. Enjeux du bois mort pour la conservation de la biodiversité et la gestion des forêts. *Rendez-vous Techniques* n° 16, pp. 55-59

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*, vol. 256 pp. 913-921

CACOT E., CHARNET F., RANGER J., LEON P., NICOLLEAU C., 2006. La récolte raisonnée des rémanents en forêt. *Guide pratique*. AFOCEL, 35 p.

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

FRIDMAN J., WALHEIM M., 2000. Amount, structure and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest ecology and management* vol. 131, pp. 23-36

GIBB H., HJALTEN J., BALL J.P., ATLEGRIM O., PETTERSSON R.B., HILSZCZANSKI J., JOHANSSON T., DANELL K., 2006. Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests : a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecograph* vol. 29, pp. 191-204

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. JR, CUMMINS K.W., 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research* vol. 15, pp. 133-302

HOLLAND J.D., BERT D.G., FAHRIG L., 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *BioScience* vol. 54, pp.227-33

IFN, 2006. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Inventaire Forestier National, Paris, 150 p.

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.

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. *Biodiversity and Conservation* vol.5, pp. 75-100

SCHIEGG K., 2000. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxlic insect species diversity. *Écoscience* vol. 7, pp. 290-298

SIITONEN J., SAARISTO L., 2000. Habitat requirements and conservation status of a boreal old-growth beetle species, *Pytho kolwensis* Sahlberg (Coleoptera, Pythidae), in Finland. *Biological Conservation* vol. 94, pp. 211-220

SIITONEN, J., 1994, Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests : a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici* vol.31, pp. 89-95



L. Croisé / ONF

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* vol.174, pp. 365-381

SVERDRUP-THYGESON, A. and Ims, R.A., 2002, The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. *Biological Conservation* vol. 106, pp.347-357

STOKLAND J., TOMTER S., SÖDERBERG U., 2004. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring : experiences from Scandinavia. *In* Marchetti M. (Eds), *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - From ideas to operationality*, EFI, pp. 207-226

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.



L. Nicolas / ONF