



HAL
open science

Gestion Forestière, Naturalité et Biodiversité

Frédéric Gosselin, Yoan Paillet, Marion Gosselin, Sylvie Durrieu, Laurent Larrieu, Anders Mårell, Xavier Lucie, Vincent Boulanger, Nicolas Debaive, Frédéric Archaux, et al.

► **To cite this version:**

Frédéric Gosselin, Yoan Paillet, Marion Gosselin, Sylvie Durrieu, Laurent Larrieu, et al.. Gestion Forestière, Naturalité et Biodiversité. GIP Ecofor; Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie; Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt (MAAF). 2014, 653 p. hal-04880415

HAL Id: hal-04880415

<https://hal.inrae.fr/hal-04880415v1>

Submitted on 10 Jan 2025

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License

GESTION FORESTIERE, NATURALITE ET BIODIVERSITE FOREST MANAGEMENT, NATURALNESS AND BIODIVERSITY

Coordinateur Scientifique
Frédéric GOSSELIN
Irtsea, UR EFNO, équipe biodiversité
Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson
frederic.gosselin@irstea.fr

Auteurs du rapport :

Gosselin, F.¹, Paillet, Y.¹, Gosselin, M.¹, Durrieu, S.⁵
Larrieu, L.^{6,7}, Marrell, A.¹, Lucie, X.⁵, Boulanger, V.², Debaive, N.^{3,4},
Archaux, F.¹, Bouget, C.¹, Gilg, O.³, Rocquencourt, A.¹,
Drapier, N.⁴, Dauffy-Richard, E.¹

- ¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France
² Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France
³ Réserves Naturelles de France, 6 bis, rue de la Gouge CS 60100, 21803 Quétigny Cedex, France
⁴ Office National des Forêts, Direction Forêts et Risques Naturels, 6, avenue de Saint-Mandé, 75570 Paris Cedex 12, France
⁵ UMR TETIS - Irstea, Maison de la Télédétection en Languedoc-Roussillon 500, rue J.F. Breton BP 5095, 34196 Montpellier Cedex 05, France
⁶ UMR 1201 Dynafor, INRA, INPT/ENSAT/EIPURPAN, Castanet-Tolosan, France
⁷ CNPF-IDF, Auzeville Tolosane, France

Rapport final
30 octobre 2014

Numéro de contrat MEDDE/MAAF : 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, n°CHORUS 2100 214 651



Remerciements :

L'ensemble de ce travail est dédié à notre collègue et amie Emmanuelle Dauffy-Richard, qui était un exemple d'intégrité scientifique pour tous et qui apportait bonne humeur et gentillesse au quotidien.

Un grand merci aussi aux personnels des différentes institutions qui ont participé à cette « aventure » à différents stades (soutien, montage, réalisation de terrain, analyses...). Ils forment la composante « Humanité » du projet GNB (Gestion, Naturalité et Biodiversité) sans laquelle ce projet n'aurait pas pu se déployer comme il l'a fait. Que chacun soit ici remercié de sa contribution :

F. Archaux (Irstea)	S. Ducroux (ONF)	H. Martin (Irstea)
S. Bailey (Irstea)	S. Durrieu (Irstea)	E. Michau (ONF)
C. Baltzinger (Irstea)	J.-F. Etchepare (ONF)	C. Molliard (Irstea)
P. Ballon (Irstea)	D. Faugere (ONF)	A. N'Diaye (Irstea)
T. Barnouin (ONF)	B. Fauvel (ONF)	T. Noblecourt (ONF)
D. Barré (ONF)	J. Fleury (Irstea)	B. Nusillard (Irstea)
R. Barrier (Irstea)	T. Freund (ONF)	Y. Paillet (Irstea)
I. Bassi (ONF)	B. Fritsch (RN Bois du Parc)	S. Pauvert (RN Haute Chaîne du Jura)
J. Bernard (ONF)	M. Fuhr (Irstea)	C. Pernot (Irstea)
G. Billod (ONF)	Ch. Gallemant (ONF)	A. Perthuis (ONF)
E. Bionne (ONF)	J.-C. Gattus (ONF)	D. Reboul (ONF)
B. Blaise (ONF)	T. Gautrot (ONF)	C. Ricou (Irstea)
Y. Boscardin (Irstea)	O. Gilg (RNF)	F. Ritz (ONF)
C. Bouget (Irstea)	V. Godreau (ONF)	A. Rocquencourt (Irstea)
V. Boulanger (ONF)	J.-P. Golé (ONF)	O. Rose (ONF)
J.-J. Bouteaux (ONF)	P. Gonin (CNPFP)	J. Rosset (RN Haute Chaîne du Jura)
L. Burnel (INRA)	F. Gosselin (Irstea)	E. Royer (ONF)
D. Cartier (ONF)	M. Gosselin (Irstea)	Y. Saas (Irstea)
D. Chagot (ONF)	G. Gruhn (ONF)	L. Servières (RN Combe-Lavaux)
A. Chevalier (Irstea)	B. Guérin (ONF)	G. Sivry (ONF)
R. Chevalier (Irstea)	M.-H. Ha (Irstea)	F. Soldati (ONF)
Th. Cordonnier (ONF)	J.-P. Hamard (Irstea)	P. Tardif (Irstea)
S. Coulette (RN Ballons Comtois)	M. Hermeline (ONF)	J.-L. Témoin (ONF)
P. Coutadeur (Irstea)	P. Hirbec (ONF)	J. Terracol (ONF)
T. Darnis (ONF)	E. Jense (ONF)	L. Tillon (ONF)
E. Dauffy-Richard (Irstea)	M. Kaczmar (ONF)	M. Toïgo (Irstea)
N. Debaive (RNF)	L. Lallement (ONF)	H. Tournier (RN Haute Chaîne du Jura)
S. Delabye (Irstea)	L. Larrieu (INRA)	R. Truckenwald (ONF)
P. Denis (ONF)	J.-L. Leclerc (ONF)	A. Villemey (Irstea)
B. Devaux (ONF)	R. Leconte (RN Chalmessin)	H. Voiry (ONF)
E. Diaz (ONF)	J. Leseure (ONF)	A. Vuidot (Irstea)
L. Domergue (RN Ventron)	J. L'Huillier (ONF)	J. Willm (Inra)
N. Drapier (ONF)	X. Lucie (Irstea)	P. Xima (ONF)
C. Druesne (RN Ventron)	C. Madiou (Irstea)	
S. Dumas (ONF)	F. Malgouyres (ONF)	
Y. Dumas (Irstea)	A. Marchand (ONF)	
	C. Marck (ONF)	
	A. Marell (Irstea)	

Nous tenons en outre à remercier les financeurs qui ont permis au projet de se déployer dans le temps (ONF puis Ministère en Charge de l'Ecologie), ainsi que les personnes de ces structures qui ont soutenu le projet et aux membres du comité de pilotage qui nous ont donné leur point de vue fort utile sur son déploiement (Jean-Paul Torre et Sabine Moraud du Ministère de l'Ecologie, Guy Landmann du GIP Ecofor et Christian Gauberville du IDF/CNPPF).

Enfin, un grand merci à l'équipe du programme BGF pour son aide à différents moments du projet et notamment pour les animations du programme. Le lecteur avisé pourra trouver des traces des animations multi-taxonomiques et multi-sites dans la partie 6.

Ce projet a été financé par le Ministère en charge de l'Environnement via le programme « Biodiversité et Gestion forestière » (Convention GNB n°2100214651).

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite selon le Code de la propriété intellectuelle (art. L 122-4) et constitue une contrefaçon réprimée par le Code pénal. Seules sont autorisées (art. 122-5) les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé de copiste et non destinées à une utilisation collective, ainsi que les analyses et courtes citations justifiées par la caractère critique, pédagogique ou d'information de l'œuvre à laquelle elles sont incorporées, sous réserve, toutefois, du respect des dispositions des articles L 122-10 à L 122-12 du même Code, relatives à la reproduction par reprographie.

RESUME COURT

L'extension raisonnée du réseau de réserves forestières intégrales fait partie des mesures adoptées par la Stratégie Nationale pour la Biodiversité pour améliorer la biodiversité forestière métropolitaine française. Au regard de la littérature scientifique, la non-exploitation favoriserait une partie de la biodiversité forestière menacée par la gestion forestière traditionnelle, mais les connaissances qui sous-tendent ce choix se révèlent très partielles et souffrent de problèmes méthodologiques.

D'envergure nationale, le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » (GNB ; <http://gnb.irstea.fr>) a pour objectif principal d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière dans le réseau des réserves forestières intégrales sur la structure des peuplements et sur la biodiversité

Sur la base d'une méta-analyse et de 213 placettes installées dans 15 massifs forestiers français, nous avons analysé la réponse de 7 groupes taxonomiques à l'arrêt d'exploitation. Nous montrons d'une part que les résultats mondiaux confirment que l'exploitation affecte la richesse des taxons saproxyliques, notamment bryophytes et champignons, et que, d'autre part, cette tendance se vérifie pour le jeu de données issu du projet. Cependant, la mise en réserve en tant que telle n'est la plupart du temps pas la meilleure explication des différences entre peuplements exploités et non exploités, mais d'autres variables, liées au bois mort notamment, expliquent mieux les patrons pour ces groupes. Pour les autres taxons, la réponse est plus faible mais dépend plus de la structure du peuplement que de la mise en réserve.

En termes d'appui aux politiques publiques, le projet a permis des avancées méthodologiques notamment grâce au développement de protocoles d'inventaires et de télédétection, et de méthodes statistiques. Le jeu de données acquis constitue par ailleurs un premier état des lieux de la structure forestière et de la biodiversité des réserves forestières intégrales en France, en comparaison avec des forêts exploitées. Ce dispositif pourrait ainsi servir de première base à un suivi au long cours de la biodiversité des forêts françaises.

Mots-clés : Biodiversité forestière ; Bois mort ; Structure de peuplement ; Degré de naturalité ; Mesure de la biodiversité ; Indicateur de biodiversité ; Modèles statistiques bayésiens.

ABSTRACT

Extending the network of strict forest reserves is one of the conservation measures promoted by the French National Strategy for Biodiversity improvement. According to the scientific literature, strict forest reserves may help preserving a part of the biodiversity that is threatened by forest management. However, this management choice is based on poor knowledge in the French context and the studies concerned may suffer from methodological shortcomings.

The national-scale project named "Forest management, Naturalness and Biodiversity" aims at quantifying the effects on forest structure and biodiversity of management abandonment in the strict reserves.

Based on a worldwide meta-analysis and 213 study plots set up in 15 forest sites throughout France, we analysed the response of 7 taxonomic groups to management abandonment. On the one hand, we show that forest management affects total richness of saproxylic taxa worldwide, in particular bryophytes and saproxylic fungi. On the other hand, this trend is verified on our dataset. However, management abandonment per se is not always the best explanation of the differences between managed and unmanaged forests, but other variables, notably linked to deadwood, better explain the observed patterns for these groups. For the other taxa, the response is weakest but depends more on structural features than on management abandonment.

In terms of policy, our project has allowed methodological advances thanks to the development of inventory and remote sensing protocols, as well as statistical methods. The dataset we have gathered is also a first comparison of structure and biodiversity between strict forest reserves and managed forest for France. This network may therefore constitute a first basis for long term biodiversity monitoring in French forests.

Keywords: Forest biodiversity; Deadwood; Stand structure; Degree of naturalness; Biodiversity measurement; Biodiversity indicator; Bayesian statistical models.

RESUME LONG

L'extension raisonnée du réseau de réserves forestières intégrales fait partie des mesures adoptées par la Stratégie Nationale pour la Biodiversité pour améliorer la biodiversité forestière métropolitaine française. Au regard de la littérature scientifique, la non-exploitation favoriserait une partie de la biodiversité forestière menacée par la gestion forestière traditionnelle, mais les connaissances qui sous-tendent ce choix se révèlent très partielles et souffrent de problèmes méthodologiques. En particulier, très peu d'études concernent les forêts tempérées européennes, notamment la France, et les groupes qui sont étudiés dans ce contexte ne sont a priori pas les plus sensibles à l'exploitation. D'autre part, les facteurs qui expliquent les différences de biodiversité sont rarement analysés de manière systémique et certaines études peuvent manquer de robustesse (pseudo-réplication, inadéquation stationnelle...)

D'envergure nationale, le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » (GNB ; <http://gnb.irstea.fr>) a pour objectif principal d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière dans le réseau des réserves forestières intégrales sur la structure des peuplements et sur la biodiversité au travers d'une double approche par méta-analyse de données mondiales et d'analyses du jeu de données avec un accent fort sur leur magnitude plutôt que sur les significativité statistique. Ce projet vise ainsi à identifier statistiquement quels facteurs expliquent le mieux les variations de différentes parties de la biodiversité des espèces entre des zones exploitées et non exploitées.

Nous avons tout d'abord confirmé, grâce à une méta-analyse mondiale pour les forêts tempérées, boréales et méditerranéennes, que l'exploitation forestière a tendance à réduire la richesse totale de certains groupes taxonomiques (champignons, bryophytes et oiseaux) alors que les plantes vasculaires sont favorisées. Ces résultats sont en général plus marqués pour les forêts boréales, mais pas systématiquement.

Ensuite, par le biais de 213 placettes installées dans 15 massifs forestiers français, nous avons analysé les effets de l'abandon d'exploitation sur la structure forestière ainsi réponse de 7 groupes taxonomiques. Nous montrons d'une part qu'en absence d'exploitation, les éléments caractéristiques des vieilles forêts (gros arbres, bois morts) sont ceux dont l'augmentation est la plus significative. Inversement, des éléments fortement liés à l'exploitation ont tendance à disparaître (souches). D'autres part, les résultats des analyses de biodiversité confirment dans une certaine mesure les résultats mondiaux, notamment pour les bryophytes et champignons lignicoles. Cependant, la mise en réserve en tant que telle n'est la plupart du temps pas la meilleure explication des différences entre peuplements exploités et non exploités, mais que d'autres variables, liées au bois mort notamment, expliquent mieux les patrons pour ces groupes, et également pour des groupes écologiques plus fins (notamment bryophytes spécialistes forestières). Pour les autres taxons, la réponse est plus faible et dépend plus de la structure du peuplement que de la mise en réserve.

En termes d'appui aux politiques publiques, le projet a permis des avancées méthodologiques notamment grâce au développement de protocoles d'inventaires, de méthodes d'analyse d'image en télédétection et de méthodes statistiques. Nous avons notamment pu montrer l'intérêt d'une approche multitaxonomique d'une problématique de recherche-action. Le jeu de données acquis constitue par ailleurs un premier état des lieux de la structure forestière et de la biodiversité des réserves forestières intégrales en France, en comparaison avec des forêts exploitées et à une échelle nationale. Ce travail contribue également à l'amélioration continue des indicateurs de biodiversité et de gestion durable des forêts françaises en fournissant pour la première fois une analyse pour le territoire. Ce dispositif pourrait enfin servir de première base à un suivi au long cours de la biodiversité des forêts françaises intégrant clairement les forêts non exploitées comme référence.

Mots-clés : Biodiversité forestière ; Structure de peuplement ; perturbations ; Degré de naturalité ; Mesure de la biodiversité ; Indicateur de biodiversité ; Modèles statistiques bayésiens.

SOMMAIRE :

Table des matières

Resume Court	4
Abstract	4
Resume Long	5
Sommaire :	6
1. Introduction.....	13
2. Etat de l'art	14
3. Problématique du projet GNB et plan du rapport	16
4. Résultats méthodologiques	19
4.1. Développement de protocoles.....	19
4.1.1. Relevés bryologiques	19
4.1.2. Relevés mycologiques.....	20
4.1.3. Relevés de microhabitats	20
4.1.4. Relevés dendrométriques.....	20
4.2. IBP: influence de l'échelle du relevé.....	20
4.2.1. Matériel et méthodes	21
4.2.2. Principaux résultats	21
4.2.3. Conclusion.....	22
4.3. Effets observateurs.....	23
4.3.1. Effet observateur sur les relevés de microhabitats	23
4.3.2. Effet observateur sur l'IBP.....	23
4.3.3. Effet observateur sur les relevés bryologiques.....	23
4.4. Mise au point d'un protocole de suivi des perturbations de la canopée forestière par analyse diachronique de photos aériennes.....	25
4.4.1. Identification d'une approche de suivi temporel par télédétection adaptée au projet	25
4.4.2. Caractérisation des trouées par analyse de l'évolution des MNS	26
4.4.3. Mise en place d'une chaîne de production et application à plusieurs sites GNB	29
4.4.4. Bilan de l'analyse des photographies aériennes	30
4.5. Méthodes statistiques.....	30
5. Synthétiser les connaissances sur le sujet dans le cadre d'une approche quantitative : méta-analyse :	34
5.1. Pourquoi une approche par méta-analyse ? Principe et hypothèses de travail.....	34
5.2. Méthodes mises en œuvre	34
5.2.1. Recherche bibliographique systématique.....	34
5.2.2. Effet standardisé.....	35
5.3. Résultats.....	36
5.3.1. Structure de l'échantillon	36
5.3.2. Effets global et différences taxonomiques.....	37
5.3.3. Effets du biome.....	37
5.3.4. Effets de la date d'abandon dans les forêts non exploitées	38
5.4. Eléments de discussion.....	39
6. Lien entre biodiversité et différents indicateurs liés à la gestion : une proposition d'approche multi-taxonomique	40
6.1. Réponse des paramètres écologiques a l'arrêt de l'exploitation	40
6.1.1. Variables dendrologiques / dendrométriques	40
6.1.2. Indice d'abrutissement.....	46
6.2. Résumé des gradients écologiques et définition des modèles explicatifs.....	47
6.2.1. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité anthropique ».....	49
6.2.1. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité biologique »	50
6.2.1. Les modèles explicatifs « orthogonaux » à la naturalité.....	50
6.3. Méthode d'analyse statistique	54
6.4. Comparaisons de modèles sur les groupes taxonomiques	58
6.1. Estimation des effets	59
6.1.1. Effet de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité.....	59
6.1.2. Aspects spatiaux : Effets sur la biodiversité de la distance à la lisière de la réserve et de la Surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m	60
6.1.3. Effets de la durée depuis la dernière exploitation sur la biodiversité.....	63
6.1.4. Effets des métriques liées au bois mort sur la biodiversité	64

6.1.5.	Effets des autres métriques de naturalité biologique sur la biodiversité : très gros bois vivants, microhabitats et IBP	68
6.1.6.	Effets des autres métriques liés aux arbres vivants sur la biodiversité : surfaces terrière, richesse en essences, diamètre quadratique moyen	70
6.2.	Discussion des résultats multitaxonomiques.....	70
7.	Résultats des analyses par groupe taxonomique	71
7.1.	Coléoptères carabiques.....	71
7.2.	Coléoptères saproxyliques	72
7.3.	Oiseaux et chiroptères.....	73
7.4.	Flore vasculaire	73
7.5.	Lien entre biodiversité floristique et abrutissement	74
8.	Discussions et perspectives	75

Index des Tableaux

Tableau 1. Répartition des placettes entre les massifs forestiers étudiés.	17
Tableau 2. Répartition des relevés selon la différence de score entre placettes de 1 ha et de 1/3 ha.....	22
Tableau 3 : Distribution des études sélectionnées par groupe taxonomique et biome	36
Tableau 4 : Comparaison des richesses spécifiques (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités	37
Tableau 5 : Comparaison des abondances (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités	37
Tableau 6 : Comparaison des richesses en fonction du biome	38
Tableau 7 : Comparaison des richesses en fonction de la date de dernière exploitation dans le non exploité	39
Tableau 8 : Comparaisons de densités de bois vivants (n/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.	41
Tableau 9 : Comparaison de surface terrière des bois vivants (m ² /ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.....	42
Tableau 10 : Comparaison des volumes de bois mort (m ³ /ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par type de bois mort, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne	43
Tableau 11. Description littérale des 18 modèles explicatifs de la biodiversité considérés dans ce rapport.	52
Tableau 12. Résumé des variations des variables incorporées dans les modèles étudiés dans cette partie. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux. Les « variations caractéristiques » sont des niveaux de variation de chaque variable utilisé pour jauger la magnitude de l'effet de la variable sur chaque variable de biodiversité (cf. infra).	53
Tableau 13. Résumé des variables de biodiversité analysées. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux.	57
Tableau 14. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 17 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Les règles admises d'interprétation des différences de DIC sont : une différence de moins de 2 indique une différence négligeable entre les deux modèles comparés ; une différence entre 2 et 6 indique une préférence pour le modèle au DIC le plus faible ; et une différence de plus de 6 indique une préférence nette pour le modèle au plus faible DIC (Spiegelhalter et al., 2002a). <u>Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras.</u>	58
Tableau 15. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 18 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras.....	59

Tableau 16. Effet multiplicatif du passage d'un peuplement exploité à un peuplement non-exploité dans l'échantillon GNB sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Pour chaque groupe, nous indiquons l'effet tel qu'estimé dans le meilleur modèle (modèle linéaire ; modèle à effet seuil ; modèle sigmoïde ; modèle quadratique ; modèle linéaire variant par massif). En cas de modèle à seuil ou de modèle sigmoïde, la position du point d'inflexion est indiquée après l'effet multiplicatif. En cas de modèles quadratique, nous indiquons l'effet multiplicatif pour trois valeurs de la variable écologique : son premier quartile (Q1) ; sa médiane (Q2) et son troisième quartile (Q3). Dans certains modèles, un effet différent a été estimé en plaine (précédé de l'expression PLA) et en montagne (précédé de l'expression MON). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable : + (respectivement ++) si 95% des valeurs sont supérieures à $\exp(0.1)$ (respectivement $\exp(0.2)$) ; - (resp. --) si 95% des valeurs sont inférieures à $\exp(-0.1)$ (resp. $\exp(-0.2)$) ; 0 (resp. 00) si 95% des valeurs sont dans l'intervalle [$\exp(-0.2)$; $\exp(0.2)$] (resp. [$\exp(-0.1)$; $\exp(0.1)$]). 60

Tableau 17. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 61

Tableau 18. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie non-exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 62

Tableau 19. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m autour de la placette sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle surface de réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 63

Tableau 20. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine durée depuis la dernière exploitation sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle durée d'exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 64

Tableau 21. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de bois mort total sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle volume total de bois mort est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 65

Tableau 22. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de gros et très gros bois mort sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 66

Tableau 23. Effet multiplicatif d'une augmentation du ratio entre volume de bois mort et volume total du peuplement (vivant+mort) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 67

Tableau 24. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de la richesse du types de bois morts (variables R.BM) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. 68

Tableau 25. Effet multiplicatif d'une augmentation de l'IBP (Indice de Biodiversité Potentielle ; Larrieu & Gonin, 2008) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). 69

Index des figures

Figure 1. Carte de répartition des massifs forestiers étudiés dans ce rapport.....	17
Figure 2 : Comparaison des MNS produits avec le module LPS d'Erdas Imagine et avec le logiciel MicMac.	27
Figure 3 : Exemple de différence d'histogramme avant et après regroupement. Sur cet exemple on voit qu'il y a eu une ouverture de trouée entre 1961 et 1969 puis une croissance en hauteur du peuplement entre 1969 et 1981 avec plus de 80% de la surface passée de la classe H_{inf} à la classe H_{moy} . Cette croissance s'est poursuivie jusqu'en 2000 avec près de 60% de la surface qui est passée de la classe H_{moy} à la classe H_{sup}	28
Figure 4 : Présentation synthétique de la méthode de caractérisation du régime des perturbations autour des points d'étude	29
Figure 5. Différentes formes de relations estimées dans le cadre de ce rapport, reliant les variables explicatives (en abscisse) et le logarithme de la moyenne de la variable à expliquer en ordonnée. La relation linéaire nécessite l'estimation de deux paramètres (ordonnée à l'origine et pente), la relation quadratique trois paramètres (ordonnée à l'origine, pente de la variable et pente de son carré), la relation sigmoïde quatre (position du point d'inflexion, pente au point d'inflexion, et deux paramètres d'ordonnée) et enfin la relation seuil trois paramètres (les mêmes que la sigmoïde sauf la pente au point d'inflexion).....	31
Figure 6. illustration de la relation linéaire variant d'un massif à l'autre, avec une ordonnée à l'origine ici constante pour plus de lisibilité. Chaque droite illustre la relation pour un massif donné. Pour chaque massif, deux paramètres sont estimés (ordonnée à l'origine et pente). Au niveau de la « population » de massifs, deux paramètres sont estimés : la pente moyenne et la variabilité inter-massifs de la pente.	32
Figure 7. Erreur de type 1 au niveau de 5% des différentes méthodes statistiques testées dans , (2014). La valeur attendue est de 5% (droite horizontale en bas du graphe). Cas de figure avec disposition irrégulière des placettes, et une autocorrélation spatiale forte et à large échelle. La méthode Bayésienne MCMCLH donnait les meilleurs résultats, proches des propriétés attendues statistiquement.....	33
Figure 8 : Densités de très gros bois vivants à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %	44
Figure 9 : Densités de souches à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %	45
Figure 10. La masse abroutie, CON_j , en fonction de la disponibilité alimentaire, $REC_{j,i}$. Peuplement exploité = symbole/ligne plein(e) ; Peuplement non-exploité = symbole ouvert et ligne en tiret.	47
Figure 11. Arbre de corrélations (coefficient r^2 de Pearson) des variables explicatives. Méthode d'agglomération : average (cf. texte).	48
Figure 12. Analyse de la magnitude des effets par la définition de la négligeabilité et non-négligeabilité des effets. Les intervalles de confiance à 95% sont illustrés ainsi que leur position par rapport à des lignes délimitant des zones de négligeabilité ou non-négligeabilité des effets. Si 95% des valeurs estimées d'un effet d'une variation caractéristique d'un paramètre écologique sur le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique sont : (i) supérieures à un seuil de non-négligeabilité positive (ici 0.1 et 0.2) : l'effet est dit non-négligeable positif (et noté + et ++ respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé) (cas 1, correspondant à ++) (ii) inférieures à un seuil de non-négligeabilité négative (ici -0.1 et -0.2) : l'effet est dit non-négligeable négatif (et noté - et -- respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé) ; (iii) contenues entre ces deux seuils (nous avons ici considéré deux intervalles : [-0.2 ; 0.2] – notation 0 – et [-0.1 ; 0.1] – notation 00 ; cf. Barbier et al., 2009b) : 'effet est dit négligeable. C'est le cas 3 sur la figure ci-dessus, correspondant à 00. Dans le cas où les valeurs estimées ne vérifient aucune de ces conditions, on ne peut conclure quant à la négligibilité de l'effet (cas 2 et 4 dans la figure).	56

Figure 13. Relation entre la richesse spécifique totale à l'échelle du piège en coléoptères carabiques et la surface terrière totale du peuplement, dans 6 massifs de GNB (Ventron, Ballons Comtois, Auberive, Combe Lavaux, Citeaux, Chizé). Les données ont été résumées (moyenne et intervalle de confiance à 95%) par groupes de 40 observations selon la proximité des valeurs de surface terrière (Harrell, 2001)..... 72

Figure 14. Relation entre nombre d'espèces de chauve-souris dans les placettes et volume total de bois mort. Les points représentent les données brutes – ventilées entre forêt non exploitée et exploitée – tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés). 73

Figure 15. Relation entre nombre d'espèces de la flore vasculaire et la surface terrière totale, en plaine et en montagne. Les points représentent les données brutes tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés). 74

Figure 16. Le recouvrement, $REC_{.j}$, en fonction du taux d'abrouissement moyen, $ABR_{.j}$ et du groupe fonctionnel. Herbacées = symbole ouvert et ligne en tiret ; lignifiées = symbole/ligne plein(e)..... 75

Figure 17. La richesse spécifique, $RS_{.j}$, en fonction de la guildes des grands herbivores présents. 1 = site de plaine avec chevreuil ; 2 = site de plaine avec chevreuil et cerf élaphe ; 3 = site de montagne avec chevreuil, cerf élaphe et chamois. 75

1. INTRODUCTION

La convention sur la diversité biologique, mise en place après la conférence de Rio en 1992, fait de la prise en compte de la biodiversité dans les politiques et gestions sectorielles (agriculture, forêt, transports...) une de ses priorités ([Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2006](#)). Pourtant, les outils et données permettant de mesurer de manière quantitative l'impact des pressions sectorielles sur les différentes composantes de la biodiversité – ou des mesures sectorielles prises pour protéger cette biodiversité – ont peu été développés au regard des enjeux. Les choix de gestion ou de politiques sont ainsi plus souvent faits sur la base de concepts à la mode ou consensuels qu'à partir de l'évaluation des éléments justifiant ce choix ([Sutherland et al., 2004](#)). Les indicateurs de gestion forestière durable n'échappent pas à cette règle : le mode d'emploi pour interpréter le lien entre ces indicateurs et la biodiversité est souvent réduit voire inexistant ([Gosselin & Gosselin, 2008](#)) : quels compartiments de biodiversité l'indicateur indique-t-il ? Dans quelles conditions ? Dans quel sens et avec quelle magnitude ? On se retrouve ainsi souvent à bâtir des systèmes d'évaluation en utilisant par exemple le diagramme conceptuel DPSIR (Déterminants – Pressions – Etat – Impact et Réponses), et en le remplissant avec les indicateurs à notre disposition, mais sans relier fortement les indicateurs de ces différentes catégories.

Ainsi, l'extension raisonnée des Réserves intégrales forestières au sein du Réseau d'Espaces Protégés Français – une forme de Réponse à l'érosion de la biodiversité dans le système DPSIR – promue suite au Grenelle de l'Environnement – a une base empirique française faible quant à son impact sur l'érosion de la biodiversité : très peu d'études ont été effectuées sur le sujet en France ([Gosselin, 2004](#) ; [Paillet et al., 2010](#)). Il a par ailleurs été reconnu par le GIP Ecofor que les milieux non-exploités ont été trop peu intégrés dans les projets de recherche du programme Biodiversité et Gestion Forestière ([Millier et al., 2004](#)). Enfin, les études internationales sur le sujet souffrent souvent de problèmes de méthode qui limitent la portée des résultats obtenus. Cette mesure de conservation possède des fondements écologiques multiples ([Gilg, 2004](#), [Gosselin, 2004](#)), et c'est une des premières proposées par l'écologie appliquée et mise en place de diverses manières à travers le monde ([Jordan, III & Lubick, 2011](#)).

De fait, la majorité des forêts européennes a été façonnée par la sylviculture ([Cinotti, 1996](#)). De nos jours, les forêts à caractère naturel, considérées comme une référence pour la conservation de la biodiversité ([Gilg, 2004](#)), se situent majoritairement au Nord et à l'Est de l'Europe, et représentaient environ 3 millions d'hectares en 2000, soit 1,7 % du territoire boisé européen ([Parviainen et al., 2000](#)). En France, ce taux est estimé à 0,2 % tandis que 91 % de la forêt française recensable est considérée comme forêt multifonctionnelle apte à la production de bois ([Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011](#)). Il en résulte un gradient de gestion relativement court et centré sur des forêts exploitées où une large part du cycle sylvigénétique se trouve tronquée ([Gosselin, 2004](#)). En particulier, les forts volumes de bois mort ou les arbres vivants de grandes dimensions, typiques des peuplements à caractère naturel, sont généralement absents des forêts exploitées ([Gilg, 2004](#)). Or ces éléments de structure forestière sont particulièrement importants pour la biodiversité. La stratégie de préservation de la biodiversité repose donc à la fois sur l'intégration de mesures en faveur de la biodiversité dans la gestion courante ([Gosselin et al., 2006](#) ; [Gosselin & Paillet, 2010](#)), et sur la mise en réserve intégrale de grandes zones (dizaines voire centaines d'hectares). La mise en place de réserves intégrales devrait ainsi favoriser une partie de la biodiversité vivant en forêt, celle qui est menacée par la gestion forestière traditionnelle (notamment la biodiversité inféodée aux gros arbres morts et sénescents et aux stades âgés).

Ainsi, un réseau d'espaces sans exploitation forestière a été mis en place depuis près de 30 ans et vise à la fois à protéger certains habitats et certaines espèces, mais aussi à permettre l'expression de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers. En France, il inclut des Réserves Naturelles forestières dotées d'une zone intégrale (coordonnées par Réserves Naturelles de France [RNF]) et des Réserves Biologiques Intégrales (gérées par l'Office National des Forêts [ONF]). Ce réseau est précieux pour fournir des éléments d'appréciation des différences de structures, composition et dynamique entre forêts exploitées et non-exploitées, mais est resté jusqu'à présent peu étudié ([Christensen et al., 2005](#) ; [Paillet et al., 2010](#)). En 2008, l'Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea, ex-Cemagref), l'ONF et RNF se sont appuyés sur ce réseau pour démarrer le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité »

(<https://gnb.irstea.fr>). D'envergure nationale, son objectif principal est d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure des peuplements et sur la biodiversité.

Le projet "Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité" (GNB) a pour but d'accroître les connaissances sur l'efficacité empirique de la mise en réserve d'espaces forestiers et sur les mécanismes qui pourraient expliquer les variations de biodiversité dans et à proximité de réserves intégrales. A cet effet, le projet met en œuvre une approche multi-taxonomique déployée sur un plan d'échantillonnage multi-sites et des méthodes d'analyse statistiques permettant de mieux prendre en compte les spécificités des données de biodiversité. Le déploiement du projet GNB n'a été possible que grâce à l'investissement sur le long terme des trois entités à son origine (l'Office National des Forêts – ONF, Réserves Naturelles de France – RNF et Irstea). Il a nécessité un travail de gestion du dispositif qui a été très important et gage de la réussite du projet. Les partenaires qui sont venus rejoindre le projet pour cet appel d'offre BGF ont permis d'enrichir les points de vue (IBP, analyses de photos aériennes,...).

2. ETAT DE L'ART

L'étude de l'influence de l'exploitation forestière sur la biodiversité n'est pas nouvelle, et a contribué au développement conceptuel de l'écologie des communautés (e.g. [McArthur & McArthur, 1961](#)). Par contre, la recherche récente s'est intéressée à des aspects plus appliqués en termes de gestion, et à des aspects quantitatifs. Ainsi, de nombreuses revues bibliographiques sur le lien entre gestion forestière et biodiversité ont été publiées depuis vingt ans, dans des contextes biogéographiques et pour des pratiques de gestion variés :

- [Hunter, 1999](#) (1999), [Peterken](#) (1996), [Lindenmayer & Franklin, 2002](#) (2002), [Gosselin et al.](#) (2004), [Paillet et al.](#) (2010), [Nascimbene et al.](#) (2013) avec un accent sur les forêts non-exploitées ;
- [Gustafsson et al.](#) (2012), [Gustafsson et al., 2010](#) (2010), [Timonen et al., 2010](#) (2010) sur des pratiques liées majoritairement aux forêts boréales (« green tree retention », « woodland key habitats ») ;
- [McIver & Starr](#) (2001), [Lindenmayer & Noss](#) (2006) sur la récolte après feu (« salvage logging ») ;
- [Hartley](#) (2002), [Stephens & Wagner](#) (2007), [Nagaike](#) (2012) sur les plantations ;
- [Johansson et al.](#) (2013) sur la certification ;
- [Riffell et al.a](#) (2011), [Riffell et al.b](#) (2011), [Verschuyl et al.](#) (2011), [Bouget et al.](#) (2012) sur la récolte de bois énergie.

Ces synthèses proposent des stratégies de gestion adaptées aux contextes traités et nombreuses sont celles, notamment dans le premier groupe mentionné ci-dessus, qui orientent leurs raisonnements en prenant les forêts non exploitées comme référence à "imiter" dans la gestion – aussi bien la gestion courante que la gestion conservatoire.

Les forêts mises en réserve – ou non exploitées de fait – correspondent à une première forme de naturalité. Nous définirons ici la naturalité comme une qualité d'un milieu naturel, qui décrit le caractère naturel de ce milieu. Les réserves forestières intégrales ont la qualité – dans une certaine mesure au moins – de fonctionner sans « entrave » humaine, i.e. de fonctionner « naturellement ». Cela rejoint la notion de naturalité du « Wilderness Act » Américain et peut-être précisé en parlant de naturalité de fonctionnement ou – pour reprendre un terme souvent utilisé – de **naturalité anthropique** ([Gillg, 2004](#)). En termes de biodiversité, l'état de la recherche sur l'impact de l'arrêt d'exploitation – ou de la naturalité anthropique – nous indique en premier lieu que certains groupes taxonomiques sont plus sensibles à l'exploitation forestière que d'autres ([Gosselin et al., 2004](#); [Paillet et al., 2010](#)) :

– les bryophytes, les lichens, les champignons et les insectes saproxyliques, et les insectes vivant dans le houppier ont en général une diversité plus forte en forêts non exploitées, avec un fort pourcentage d'espèces inféodées à ces types de forêts ou dépendantes d'éléments typiques des forêts non exploitées (e.g. forts volumes de bois mort, très gros arbres) ;

– à l'inverse, la diversité de certains invertébrés du sol, des plantes vasculaires et des oiseaux n'est pas systématiquement plus forte en forêt non exploitée que dans les peuplements adultes de forêt exploitée ; dans ces groupes taxonomiques, peu d'espèces bénéficient de la non exploitation forestière (e.g. cavicoles), et certaines ont même tendance à être favorisées par l'exploitation ;

– de manière plus générale, les espèces inféodées aux forêts non exploitées se caractérisent par des facultés de reproduction et de dispersion très limitées (e.g. les carabes forestiers), et/ou par une adaptation à des microhabitats stables (cavités, gros bois morts..., [Gosselin et al., 2004](#)). Ces caractéristiques peuvent rendre très vulnérables certaines espèces dépourvues de formes de persistance (banque de graines par exemple) – vulnérabilité aux conditions microclimatiques après coupe (extinction locale) sans possibilité de compenser par des capacités de recolonisation. Ces espèces peu mobiles ont besoin de la continuité spatiale et temporelle de leur habitat.

En plus de ces résultats très généraux, en particulier sur la richesse totale, certaines analyses apportent des arguments en faveur de la complémentarité entre forêts exploitées et forêts en évolution naturelle. Ainsi, plusieurs groupes taxinomiques ont des compositions (en espèces et en groupes écologiques) différentes entre forêts exploitées et forêts en évolution naturelle ([Gosselin et al., 2004](#)). En outre, les différences de diversité locale et de composition entre forêts exploitées et non exploitées peuvent dépendre du contexte biogéographique (plaine vs. montagne, boréal vs. tempéré, type de station), tant pour l'identité que pour le nombre des espèces liées à chacun des deux types. Ces nuances n'occulent pas bien sûr la forte contribution des forêts en évolution naturelle, pour des espèces rares ou typiquement forestières (e.g. [Lachat et al., 2012](#)).

En termes de variables explicatives, rares sont les synthèses qui sont allées au-delà de la comparaison exploité / non exploité en termes quantitatifs. En particulier, la date d'abandon de l'exploitation (ou date depuis la dernière coupe, indépendamment du caractère exploité ou non) semble un facteur d'importance plus ou moins négligé jusqu'à présent. [Paillet et al. \(2010\)](#) montrent que la différence de richesse totale (tous groupes confondus) entre peuplement exploité et non exploité augmente significativement au profit des forêts non exploitées avec la date d'arrêt d'exploitation. Ce résultat concerne également les coléoptères carabiques et saproxyliques, ainsi que les champignons mais se fonde sur un nombre très réduit d'études. Or cette problématique de date d'abandon est importante car, pour l'Europe en tous cas, la plupart des réserves intégrales sont relativement récentes, et la question de durée de restauration de la biodiversité dans ces réserves se pose clairement. De même, l'état initial des réserves peut avoir une influence d'autant plus importante sur la biodiversité que les réserves sont jeunes.

Plus généralement, les mécanismes écologiques qui expliquent la différence de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées restent la plupart du temps à l'état de discussion. En particulier, peu d'études ont tenté de démêler les effets de composantes forestières ou indicateurs de biodiversité (composition en essences, quantité de bois mort) de ceux de l'abandon d'exploitation. Ainsi, il est à ce jour difficile de savoir si certains taxons sont plus sensibles à des indicateurs dendrométriques – soit généraux, soit discriminant les forêts exploitées et les peuplements non-exploités –, ou, avant tout et irréductiblement, à la différence entre forêts exploitées et non exploitées ([Hansen et al., 1991](#) / [Gosselin et al., 2004](#)). En termes plus conceptuels, cela signifie qu'on a peu cherché à savoir si les variations de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées étaient davantage liées à la naturalité anthropique (ou naturalité de fonctionnement ; cf. ci-dessus), à des variables indépendantes de la naturalité ou à une autre forme de naturalité, la naturalité biologique ou naturalité d'état. Cette seconde forme de naturalité qualifie un milieu naturel suivant que son état est proche ou non de son état naturel supposé. Ainsi, si l'on souhaite pouvoir privilégier les pans de biodiversité associés à la non-exploitation en dehors des réserves, il est crucial de mieux comprendre les facteurs qui influencent de manière privilégiée cette biodiversité – et notamment si cette biodiversité est liée à des formes de naturalité anthropique ou au contraire de naturalité biologique. Il est aussi crucial de mieux qualifier la force de cette relation ainsi que sa forme : par exemple, si la relation est très forte uniquement pour des niveaux très élevés de très gros bois, il n'est pas sûr que cette relation puisse être prise en compte facilement dans la gestion courante à visée productive – elle pourra par contre l'être dans une visée de gestion conservatoire.

De plus, certains groupes d'espèces demeurent peu traités par ces synthèses, ou analysés uniquement dans un contexte biogéographique donné : par exemple, pour les forêts européennes, [Paillet et al. \(2010\)](#) n'identifient aucune étude traitant des micromammifères, en particulier des chauves-souris, ou des organismes du sol (insectes, vers de terre) ; les champignons, les lichens et les insectes saproxyliques, trois groupes sensibles à l'exploitation

forestière, ne sont étudiés que dans les forêts boréales ; enfin, la France – mais aussi la Pologne ou la Russie – ne sont pas du tout représentées dans le panel d'études traitées par ces auteurs. Il en résulte que les études permettant de construire les hypothèses de travail et d'analyser les mécanismes ont très souvent été conduites dans les zones boréales, alors que certains taxons a priori sensibles à l'exploitation forestière n'ont à notre connaissance jamais ou très rarement été étudiés dans les zones tempérées, a fortiori en France ([Gosselin et al., 2004](#) / [Paillet et al., 2010](#)).

Enfin, certaines études souffrent de problèmes méthodologiques liés à la pseudo-réplication ([Hurlbert, 1984](#)) ou à une absence de contrôle du type de milieu entre forêts exploitées et non exploitées.

3. PROBLÉMATIQUE DU PROJET GNB ET PLAN DU RAPPORT

L'extension raisonnée du réseau de réserves forestières fait partie des mesures adoptées par la Stratégie Nationale pour la Biodiversité pour améliorer la biodiversité forestière métropolitaine française (partie 1). L'arrêt de l'exploitation forestière laisse les peuplements forestiers en libre évolution, ce qui, d'après la littérature, contribue à restaurer des compartiments usuellement tronqués ou fortement modelés par la gestion forestière (partie 2). Or, en France, peu d'éléments attestent d'un tel effet (cf. partie 2) :

(i) peu de publications scientifiques concernent les forêts tempérées d'Europe de l'Ouest, et il n'existe pas d'études publiées concernant les forêts françaises. Or, les connaissances sur la biodiversité acquises dans un biome (boréal en l'occurrence) ne sont pas forcément directement applicables à un autre biome, comme en atteste l'exemple du bois mort ([Lassauce et al., 2011](#)) ;

(ii) la revue de littérature fait ressortir que la différence de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées dépend fortement du groupe taxonomique considéré ; or les groupes a priori les plus sensibles à l'exploitation forestière ont été peu étudiés en Europe tempérée ;

(iii) les facteurs qui expliquent l'écart de biodiversité entre forêts exploitées et forêts non exploitées restent la plupart du temps à l'état de discussion. Or, la connaissance de ces mécanismes est primordiale afin de donner des pistes aux gestionnaires pour une meilleure préservation de la biodiversité. L'effet de l'arrêt de l'exploitation est-il un effet irréductible lié à la naturalité anthropique ou s'explique-t-il par des variables explicatives liées à la naturalité biologique ?

(iv) de nombreuses études souffrent de problèmes méthodologiques : pseudo-réplication (Hurlbert 1984) ; non contrôle du type de milieu entre forêts exploitées et non exploitées...

L'extension du réseau de réserves forestière rejoint ainsi les nombreuses politiques concernant la biodiversité qui sont mises en œuvre sur la base de concepts ou d'idées consensuelles, mais dont le fondement empirique est mince et l'efficacité pratique peu connue (

(ii) tester plus largement et plus quantitativement les facteurs sur lesquels le gestionnaire d'espaces naturels peut avoir une action et qui peuvent expliquer les variations de biodiversité dans les forêts exploitées et non-exploitées. Nous regrouperons ces facteurs suivant qu'ils décrivent une des deux formes de naturalité introduites ci-dessus – anthropique et biologique – ou des caractéristiques non directement liées à la notion de naturalité.

Le premier objectif du projet est ainsi de quantifier et de mieux comprendre la réponse de 7 groupes taxinomiques (bryophytes, champignons lignicoles, plantes vasculaires, coléoptères saproxyliques et carabiques, oiseaux et chauves-souris) à l'arrêt de l'exploitation forestière dans plusieurs massifs forestiers en France métropolitaine contenant des réserves forestières en évolution naturelle, et de la confronter à une méta-analyse de la littérature scientifique mondiale. Cette méta-analyse (cf. partie 5) nous a permis de préciser, notamment sur le plan quantitatif, les premiers résultats dans le contexte Européen publiés par [Paillet et al. \(2010\)](#).

Nous avons confronté à cette méta-analyse les données collectées sur les sites français. Notre plan d'échantillonnage comprend 213 placettes (Tableau I) réparties sur 15 massifs forestiers dont 9 en hêtraies-chênaies-charmaies de plaine et 6 en hêtraies-sapinières-pessières de montagne (cf. Figure 1).

Massifs	Exploité	Non exploité
Auberive	12	12
Bois du Parc	5	5
Chizé	12	12
Citeaux	6	6
Combe-Lavaux	4	4
Fontainebleau	16	13
Haut-Tuilleau	7	7
Rambouillet	8	8
Verrières	4	4
Total plaine	74	71
Ballons Comtois	8	8
Engins	5	5
Haute Chaîne Jura	8	8
Lure	4	4
Ventron	4	4
Ventoux	5	5
Total montagne	34	34
Total	108	105

Tableau 1. Répartition des placettes entre les massifs forestiers étudiés.

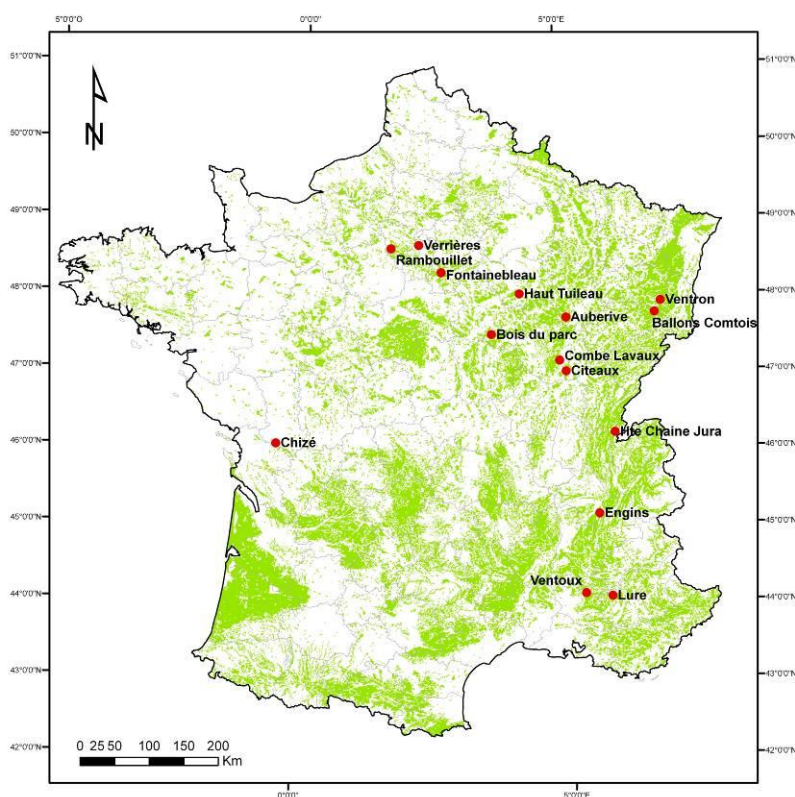


Figure 1. Carte de répartition des massifs forestiers étudiés dans ce rapport.

La pré-sélection des massifs reposait sur plusieurs critères :

- arrêt d'exploitation forestière supérieur à 20 ans dans la réserve forestière ;

- types de stations similaires entre les peuplements exploités et non-exploités ;
- essences autochtones dominantes dans les peuplements étudiés.

Au sein de chaque massif, les placettes ont été tirées au sort sur un maillage carré de 100x100 m. Les placettes sont appariées entre zone exploitée et non-exploitée en fonction de la station : altitude, exposition et description rapide du type de sol. Chaque fois qu'une placette au stade jeune était tirée au sort en peuplement non-exploité, une placette supplémentaire similaire était installée en zone exploitée du même massif. Au total, l'ensemble du jeu de données compte 12 placettes en stade jeune. Dans ce plan d'échantillonnage, la plupart des futaies irrégulières sont situées en montagne alors que toutes les futaies régulières sont en plaine. De ce fait, le type de gestion n'a pas pu être analysé de manière robuste. De même, l'opposition plaine/montagne étant le fruit d'une interaction entre de multiples facteurs (climat, formation végétale, biogéographie, gestion...) elle ne sera pas appréhendée comme une variable explicative mais comme une variable de contextualisation des résultats (« les mêmes tendances sont-elles observées en plaine ou en montagne ? »).

La date de dernière exploitation forestière a été obtenue pour 199 placettes (94 en peuplements exploités et 105 en peuplements non-exploités). Les variables dendrométriques ont quant à elles été estimées à partir d'un relevé dendrométrique suivant un protocole modifié de [Bruciamacchie](#) (2005) (cf. Annexe 1.1). L'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP ; Annexe 1.2) a été mesuré par l'équipe de l'INRA de Toulouse sur les placettes de sept massifs (Fontainebleau, Auberive, Chizé, Ballons Comtois, Citeaux, Ventron, Combe Lavaux), à deux échelles (1/3 ha et 1 ha ; cf. partie 4.2). Enfin, des analyses SIG menées dans le cadre du stage de master d'Auréliou Bouvet ont permis la quantification de diverses variables paysagères.

Le choix des groupes taxonomiques étudiés, le plan d'échantillonnage ainsi que les analyses statistiques (cf. infra) répondent à une grande partie des limites des connaissances actuelles rappelées dans la partie 2 sur l'état de l'art. La principale limite de notre étude est l'aspect synchronique de la mesure de biodiversité, ne permettant qu'une approche corrélative de la réponse de la biodiversité à l'arrêt de l'exploitation – comme la plupart des études sélectionnées par la méta-analyse (partie 5).

Notre second objectif était de comparer le pouvoir explicatif de la mise en réserve en tant que telle à celui de plusieurs autres facteurs sur lequel le gestionnaire peut avoir une influence. C'est une approche que nous avons menée à travers tout le projet GNB, que ce soit dans les analyses par taxon (cf. partie 7) ou le début d'analyse multi-taxonomique mise en place pour ce rapport (partie 6). Dans cette seconde approche, nous avons classé les facteurs explicatifs dans trois grandes catégories :

- naturalité anthropique ;
- naturalité biologique ;
- gestion hors naturalité (cf. parties 2 et 6.2).

Nous avons ensuite analysé avec la même méthode la réponse à ces facteurs des métriques de biodiversité des sept groupes taxonomiques étudiés. L'analyse était fondée sur la comparaison de modèles statistiques modélisant de différentes façons la forme du lien entre biodiversité et variable explicative, et sur la magnitude des relations entre variables écologiques et biodiversité (cf. partie 6). Nous verrons que l'approche proposée permet une comparaison quantitative avec les résultats de la méta-analyse en même temps qu'un début de dialogue que nous espérons riche entre point de vue de gestion courante (« quelle est la magnitude des effets de variations des variables écologiques « envisageables » en gestion courante ? ») et de gestion ayant comme objectif la « naturalité » (« quelle est la magnitude des effets de variations des variables écologiques plus fortes ? »)). En outre, notre travail permet de tester quantitativement des indicateurs indirects de biodiversité sur un gradient étendu d'intensité de gestion : il est par exemple probable que les relations entre biodiversité et volume de bois mort¹ ne donneront pas les mêmes résultats suivant qu'on inclut uniquement des peuplements exploités avec peu de bois mort de grosses dimensions ou des peuplements exploités et des forêts inexploitées (pour des exemples de résultats dépendant de la largeur du gradient étudié, cf. Le troisième objectif du projet est d'ordre méthodologique : nous avons effectué des tests de protocoles répondant à des demandes de gestionnaires et des développements statistiques utiles non seulement pour ce projet mais de manière plus générale pour l'analyse de ce type de données en écologie. Nous avons ainsi développé certains protocoles pour notre projet (partie 4.1) et estimé la magnitude de l'effet observateur sur les protocoles de relevés bryologiques et sur le relevé

¹ Indicateur actuellement utilisé en Europe et en France pour évaluer le critère Biodiversité pour jauger la durabilité de la gestion forestière ([Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 2011](#), [Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011](#)).

d'Indice de Biodiversité Potentielle (REF_Ref386304743 \r \h * MERGEFORMAT 4.3). Nous avons développé un protocole de caractérisation des perturbations de la canopée forestière permettant de quantifier le régime passé de perturbations de la canopée (partie 4.4). Enfin, nous avons amélioré les méthodes statistiques d'analyses de données de biodiversité (données de comptage potentiellement sur ou sous-dispersées) en modélisant l'autocorrélation spatiale dans des modèles statistiques Bayésiens (partie 4.5). Ces méthodes devraient permettre de mieux prendre en compte le problème de pseudo-réplication (

Nos résultats fournissent non seulement des éléments de réponse supplémentaires sur une question peu abordée en Europe tempérée occidentale, mais sont aussi parmi les seuls abordant la question (i) sur plusieurs massifs, avec un contrôle stationnel et des modèles statistiques quantitatifs adaptés aux types de données recueillies et (ii) cherchant à expliquer les origines des variations de biodiversité en peuplements exploités et non exploités.

4. RÉSULTATS MÉTHODOLOGIQUES

Plusieurs problèmes méthodologiques se posaient pour l'acquisition des données ou pour leur traitement statistique.

En ce qui concerne l'acquisition des données de biodiversité, des protocoles déjà existants ont pu être utilisés ou adaptés pour certains taxons : points d'écoute de 2x 5min pour les oiseaux (protocole STOC-EPS [Jiguet et al., 2012](#)) et de 3x30min pour les chauves-souris (protocole MCD30), relevés des carabes par pièges à fosse (Barber), relevés de coléoptères saproxyliques par pièges à interception, relevés de flore vasculaire en abondance-dominance. Pour d'autres taxons, des protocoles originaux ont été développés et testés (notamment avec une étude de l'effet opérateur sur le protocole de relevés bryologiques). L'effet opérateur mis en évidence sur les relevés bryologiques n'a pu être intégré aux analyses de données, pour des raisons de calendrier. La construction des protocoles scientifiques pour l'inventaire des bryophytes et des champignons lignicoles constituait une forte demande de la part des gestionnaires. Ces protocoles, basés sur le protocole de suivi des espaces forestiers (PSDRF, [Bruciamacchie, 2005](#)) ont ainsi permis de valoriser l'important travail de mise en place des relevés dendrométriques. Les protocoles sont présentés aux annexes 1.

Par ailleurs, nous avons développé une méthode pour retracer l'historique des perturbations du couvert forestier sur chaque placette à partir de données de télédétection. Enfin, le protocole de caractérisation de l'IBP a été testé d'une part du point de vue de l'effet opérateur, d'autre part du point de vue de l'échelle de relevé.

En ce qui concerne les analyses statistiques des données de biodiversité, nous avons développé des outils permettant de tenir compte des particularités de nos données et des potentielles applications pratiques pour la gestion :

Par rapport à nos données, il s'agissait de développer une distribution de probabilité adaptée aux données du projet, qui sont pour beaucoup des données de comptage potentiellement sur-ou sous-dispersées (l'habituelle loi de Poisson est inadaptée dans ce cas), et d'intégrer l'autocorrélation spatiale des placettes dans les modélisations.

Par rapport à la gestion, nous avons tenu à interpréter les résultats en magnitude, et non du simple point de vue de la significativité. Nous avons testé d'autres formes de relations que le seul modèle linéaire, en utilisant des relations qui aient un sens du point de vue biologique (relations sigmoïdales ou quadratiques, permettant de ne pas modéliser une augmentation à l'infini de la richesse spécifique par exemple), ou dont les résultats soient facilement applicables en termes de gestion (valeurs seuils par exemple).

4.1. Développement de protocoles

4.1.1. Relevés bryologiques

Le protocole de relevés bryologiques (Annexe 1.5.) mis au point et testé dans le cadre du projet consiste, sur chaque placette, à inventorier les bryophytes sur une trentaine de supports préalablement tirés au sort (5 gros bois vivants, 3 petits bois vivants, 5 souches, 5 chandelles, 5 gros bois morts au sol), ainsi que sur 5 petits bois morts au sol (de diamètre inférieur à 20 cm), 3 placettes au sol de rayon 2m, et une assiette de chablis. Le relevé est systématiquement complété par un inventaire complémentaire de 30 min sur l'ensemble de la placette, afin d'évaluer la part d'espèces non détectées par le protocole de relevés par supports prédéfinis, d'une part, et de rendre comparables les résultats à l'échelle de la placette, d'autre part (au final,

le relevé a lieu sur toute la surface de la placette, quel que soit le nombre et la diversité des supports prédéfinis présents sur la placette).

En avril 2014, les données complètes (supports et inventaire complémentaire) sont disponibles pour 5 massifs (Auberive, Ballons-Comtois, Citeaux, Combe-Lavaux, Fontainebleau). Au bilan, 171 espèces ont été recensées sur ces premiers massifs, dont 41 recensées uniquement dans les inventaires complémentaires et 41 recensées uniquement dans les relevés par supports.

4.1.2. Relevés mycologiques

Le protocole de relevés des champignons lignicoles a été conçu dans le cadre du projet grâce à une collaboration ONF-Irstea (cf. Annexe 1.6 et 2.2) consiste en un relevé en plein sur l'ensemble des supports disponibles (bois morts et bois vivants) accompagné d'un relevé complémentaire sur l'ensemble de la placette circulaire de 20 m de rayon. Comme le relevé bryologique, il a été réfléchi pour permettre un couplage simple avec le relevé dendrométrique PSDRF. Un protocole de saisi a été défini en parallèle, ce qui permet notamment –comme pour les bryophytes – une analyse à la fois à l'échelle de la placette et du support.

4.1.3. Relevés de microhabitats

Un nouveau protocole de relevé des microhabitats des arbres a été testé sur la base de travaux de collègues allemands (Annexe 1.1) et a donné lieu à plusieurs travaux d'analyse des facteurs d'influence ([Vuidot et al., 2011](#)), et de l'effet opérateur ([Paillet et al., 2015](#)).

4.1.4. Relevés dendrométriques

Le protocole de relevés dendrométriques a été adapté sur la base du protocole dit « Protocole de Suivi des Réserves Forestières » (PSDRF, [Bruciamacchie, 2005](#)). La principale modification concerne la jauge d'angle utilisée pour relever les « gros » arbres vivants : elle a été portée à 2% en forêts plaine (au lieu des 3% utilisés habituellement), ce qui modifie le diamètre de pré-comptage de cette classe de bois (20cm au lieu de 30cm). Cette modification permet d'avoir une meilleure représentativité des très gros arbres, car ils sont échantillonnés sur une surface plus grande. La distance maximale a cependant été limitée à 40m pour des raisons pratiques. En montagne, la jauge d'angle et le diamètre de précomptage n'ont pas été modifiés, également pour des raisons pratiques.

Enfin, d'autres développements sont en cours, avec une étude approfondie des indices de structure forestière et de leur pertinence vis-à-vis de la biodiversité (Projet CONSPIIRE, Irstea Nogent, Grenoble, Aix).

4.2. IBP: influence de l'échelle du relevé

Le projet a parmi ses objectifs la mise à l'épreuve d'indicateurs ou descripteurs de biodiversité. Outre les nombreuses variables écologiques classiques qui ont été étudiées dans le cadre de ce projet, nous avons souhaité inclure dans notre approche l'IBP (Indice de Biodiversité Potentielle ; [Larrieu & Gonin, 2008](#), Annexe 1.2). Cet indice a l'avantage d'être un outil regroupant beaucoup des facteurs étudiés dans GNB (cf. partie 6.2) et en même temps un outil facile à utiliser sur le terrain – en tout cas bien plus aisé à mettre en œuvre dans le cadre de la gestion courante que notre relevé dendrométrique (cf. Annexe 1.1), dans l'hypothèse où ces variables (IBP, données dendrométriques) seraient de bons indicateurs des variations de biodiversité. L'IBP est ainsi devenu un outil reconnu de sensibilisation auprès des gestionnaires et propriétaires forestiers et, à ce titre notamment, a été promu par la Stratégie Nationale Biodiversité (SNB).

Cet outil a été développé sur des connaissances naturalistes nombreuses, en prenant aussi en compte les résultats de divers travaux de recherche. Il a par ailleurs profité de l'expérience de terrain de ses concepteurs. Pour autant, plusieurs questions demeurent à son égard, qui sont traitées pour partie dans ce projet, et pour partie dans le cadre de la thèse de L. Larrieu. Dans le projet GNB, nous avons traité des questions suivantes:

- (i) Quel est le niveau de la variation inter-observateurs dans le relevé IBP ? (cf. ci-dessous § 4.3.2)
- (ii) Quel lien empirique existe-t-il entre les différentes mesures de biodiversité taxonomique et l'IBP ? Nous traitons ce point dans la partie 6.5.5, mais sur un jeu de données relativement réduit. Cette question est abordée sur un plus

- grand jeu de données – y compris les données de GNB – dans la thèse de L. Larrieu.
- (iii) Quel est l'impact de l'échelle du relevé sur les résultats de l'IBP ? Cette question est traitée ci-dessous.

Le diagnostic IBP ([Larrieu & Gonin, 2008](#)) doit être réalisé à l'échelle du peuplement forestier avec trois méthodes possibles ([Gonin & Larrieu, 2013](#)) : (i) par parcours en plein : la totalité du peuplement est parcourue par une succession de virées régulières ; (ii) par parcours partiel : seule une fraction représentative du peuplement est parcourue (par ex. une virée sur deux ou une placette de grande taille), (iii) par échantillonnage : les relevés IBP sont réalisés sur des placettes de petite taille (de 0,20 à 0,33 ha) réparties selon un plan d'échantillonnage statistique. Dans le cas d'un parcours partiel sur une placette, la surface a été fixée à 1 ha parce qu'elle est (i) assez petite pour permettre une notation rapide, (ii) *a priori* assez grande pour prendre en compte de façon satisfaisante les éléments peu fréquents et non uniformément répartis. La question est posée de la pertinence de réduire cette surface pour réduire le temps du diagnostic. L'étude est donc destinée à mesurer le différentiel entre les résultats obtenus sur la référence de 1 ha et ceux obtenus sur une placette réduite à 1/3 d'ha. Est-ce que tous les facteurs IBP présentent les mêmes différences et dans quelles conditions (peuplement, domaine biogéographique, fertilité...) l'erreur de diagnostic est la plus faible ? La réduction de la surface entraîne-t-elle un biais dans l'estimation des scores IBP ?

4.2.1. Matériel et méthodes

Dispositif

- 151 placettes appartenant à 7 sites du réseau GNB (sites de Fontainebleau, Auberive, Chizé, Ballon comtois, Cîteaux, Ventron, Combe Lavaux) + 30 placettes du projet BGF – RESINE à Rambouillet ; plusieurs contextes et types de peuplement ; grande amplitude des scores ibp
- Placettes circulaires emboîtées, de rayons 33 m (1/3ha) et 56m (1ha), positionnées et réalisées à l'aide de GPS Garmin 42 st ; résultat 1ha=résultat 1/3ha intérieur + résultat 2/3 extérieurs (pas de score calculé pour cette surface)
- Mêmes observateurs pour toutes les parties internes d'une part (2 observateurs habitués à relever l'IBP, en alternance) et externes d'autre part (LL)
- Période de relevé : essences feuillues avec les feuilles
- Version IBP : v2.6 AC ; observations effectuées par parcours en plein selon la méthodologie habituelle ([Gonin & Larrieu, 2013](#)) ; relevés déplafonnés pour tous les facteurs, avec comptage au-delà des seuils permettant d'obtenir le score maximum ; comptage en nombre d'arbres entiers (=pas d'arbres limites comptés pour 1/2)

Caractéristiques de l'échantillon

- 2 domaines biogéographiques : atlantique (55 %) et continental
- 2 étages de végétation : collinéen dominant (84 %) et montagnard
- 7 types de sylvofaciès : chênaie, chênaie à charme, chênaie-hêtraie, chênaie-hêtraie à charme, hêtraie, hêtraie-chênaie, hêtraie-sapinière

Statistiques

- Boxplots (comparaison des médianes et de la variabilité) ; significativité des différences par les intervalles de confiance de la médiane
- Modèles linéaires généralisés mixtes (binomiaux) pour prendre en compte l'effet de la variance des variables environnementales qualitatives (site, domaine biogéographique, type de sylvofaciès et étage de végétation en effet aléatoire) sur les différences de scores entre les parties centrales et externes des plots, la surface de la placette étant en effet fixe
- Comparaison appariée par les différences de scores obtenus entre les observations 1/3ha et 1ha

4.2.2. Principaux résultats

Les distributions des relevés pour chaque variable ont renseigné la représentativité de l'échantillon vis-à-vis de la variable. Elles ont donné également des indications sur la pertinence des seuils IBP, même si l'échantillon n'a pas été construit dans cet objectif.

Les seuils IBP ayant été fixés pour une surface de 1 ha (Larrieu & Gonin, 2008), le passage à 1/3 ha entraîne automatiquement une modification des seuils pour les facteurs définis avec des densités/ha (C, D, E et F). Ainsi, les seuils ne correspondent plus à des valeurs entières, ce qui conduit à sous ou surestimer certains scores, le score 2 étant même impossible à obtenir pour les facteurs C et D.

Dans la majorité des relevés, la diminution de surface n'entraîne pas de changement de score (Tableau 1). Lorsqu'il est observé, le changement de score va en général dans le sens d'une sous-estimation avec les placettes de 1/3 ha. Dans l'échantillon, les différences de scores sont négligeables pour le facteur strate (facteur B). Elles sont assez rares avec les facteurs essences (A), milieux aquatiques (I) et milieux rocheux (J) (10 à 14 % des relevés). Les différences de scores sont plus fréquentes avec les facteurs basés sur une densité d'arbres (entre 19 et 35 % des relevés pour les facteurs bois mort (C & D), TGB (E), microhabitats (F)), surtout pour le bois mort dont les effectifs sont faibles et la dispersion des valeurs souvent plus forte (effet multiplicateur de 3 pour ramener en densité / ha dans les placettes de 1/3 ha). Les milieux ouverts (G) est le facteur le moins bien estimé avec les placettes de 1/3 ha (différence dans 44 % des relevés), l'implantation des placettes ayant notamment un effet sur la représentation des lisières. On constate ainsi une relation entre le score moyen obtenu pour le facteur et l'écart de notation lié à la surface, les différences étant plus fortes pour les scores moyens compris entre 2 et 3, plus faibles pour les scores moyens compris entre 4 et 5 ; en l'absence de scores moyens proches de 0, on ne peut pas conclure sur la nature de cette relation aux abords des valeurs minimales.

évolution du score entre 1 ha et 1/3 ha	score 1ha - score 1/3ha	Proportion de relevés selon la différence de score, par facteur (cf. texte pour le nom des facteurs)									
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
score 5→0	5	1%		6%	5%	1%	1%	15%		1%	1%
score 5→2	3	13%	3%	impossible	impossible	3%	17%	5%		3%	5%
score 2→0	2			21%	13%	13%	1%	14%		6%	6%
pas changement	0	86%	97%	65%	72%	81%	79%	56%	100%	90%	87%
score 0→2	-2			impossible	impossible						
score 2→5	-3			8%	10%	2%	2%	10%			
score 0→5	-5				1%						

Tableau 2. Répartition des relevés selon la différence de score entre placettes de 1 ha et de 1/3 ha.

Les modèles linéaires généralisés mixtes prenant en compte simultanément les variances de toutes les variables de regroupement montrent que la surface de la placette a un effet positif significatif ($p < 0.001$) sur le score IBP gestion (estimateur=0.33611 ; SE=0.04308) et IBP total (estimateur=0.26437 ; SE=0.03405), et significatif ($p < 0.01$) sur le score IBP contexte (estimateur=0.17859 ; SE=0.06246).

4.2.3. Conclusion

Dans le cadre d'un diagnostic IBP par parcours partiel, l'intérêt d'une surface de référence égale à 1 ha se confirme avec la comparaison des scores entre les placettes de 1 ha et 1/3 ha, ces dernières présentant des différences parfois non négligeables, plus ou moins fréquentes selon les facteurs et selon les scores obtenus. Il est donc conseillé de retenir 1ha comme surface minimale pour avoir une évaluation suffisamment précise. Le parcours partiel peut cependant être réduit à 1/3 d'ha dans le cadre d'un besoin d'estimation très rapide de l'IBP, avec un risque d'erreur qui est fonction des facteurs :

- pour le facteur essence (A), le nombre d'essences est réduit sur 1/3 ha et on sera attentif en limite de seuil ;
- pour les facteurs bois mort et TGB (C, D et E), l'estimation est assez bonne à proximité des scores maxi et mini. Par contre, on évitera de réduire la surface au voisinage du score intermédiaire 2, donc lorsque la densité est faible sans être nulle (< 3 à 5 tiges/ha) ;
- pour le nombre de microhabitats (F), la sous-estimation est difficile à prévoir mais concerne un nombre de cas non négligeable (20 % dans l'échantillon) ;

- pour le facteur milieux ouverts (G), les différences de score sont fréquentes et souvent liées à l'emplacement du relevé :
- parmi les facteurs de contexte, la continuité de l'état boisé (H) reste inchangée alors que les nombres de milieux aquatiques (I) et rocheux (J) diminuent avec la surface, mais dans une proportion relativement limitée de cas (< 10 % dans l'échantillon).

La difficulté principale du relevé IBP étant de couvrir la variabilité du peuplement vis-à-vis des facteurs, il est logique de constater que, lorsqu'on ne met en place qu'une placette d'observation, une placette de grande surface capte plus de variabilité qu'une placette de petite surface. Il serait utile de compléter ce résultat en comparant les scores obtenus dans des peuplements de plus de 1 ha : (i) par parcours partiel vs en plein, (ii) par parcours partiel vs échantillonnage, à surface constante (par ex. 1 placette de 1 ha vs 3 placettes de 1/3 ha). Ce travail pourrait stabiliser les premiers résultats que nous avons obtenus dans le cadre de comparaisons ponctuelles.

L'IBP utilisé par la suite dans les analyses est l'IBP mesuré sur 1 ha. Il a été documenté sur 7 massifs de GNB (Fontainebleau, Auberive, Chizé, Ballon comtois, Cîteaux, Ventron, Combe Lavaux).

4.3. Effets observateurs

La mise en œuvre des différents protocoles de recueil de données a nécessairement fait appel à des opérateurs présentant des degrés de compétences diverses (du stagiaire au forestier aguerris) et à une grande variabilité de profils (étudiants, techniciens, ingénieurs, chercheurs, etc.). Nous avons donc jugé important de quantifier la variation entre observateurs dans des relevés de variables écologiques (microhabitats, IBP) ou des relevés de biodiversité (bryophytes), faisant suite à des premiers travaux de l'équipe d'Irstea Nogent sur le sujet ([Archaux et al., 2006](#), [Archaux et al., 2009](#)).

4.3.1. Effet observateur sur les relevés de microhabitats

Avant même ce projet BGF – nous avons jaugé le niveau de variation inter-observateurs sur les relevés de microhabitats dans les arbres. Ce travail sera publié en 2015 (cf. Annexe 2.1, Paillet *et al.* 2015). Il montre une très forte variation entre observateurs sur les probabilités de détection et d'invention des microhabitats. De plus, cette variation est assez peu explicable par les qualités supposées des observateurs. Il y a donc un travail méthodologique à entreprendre sur cette mesure afin de mieux maîtriser cette variabilité de la mesure : c'est l'objet du projet de thèse de Yoan Paillet. À noter que dans GNB la plupart des microhabitats ont été relevés par la même personne (YP), ce qui limite fortement l'effet (inter)-opérateur.

4.3.2. Effet observateur sur l'IBP

Nous avons par ailleurs mené une campagne de terrain pour quantifier cette variation inter-observateurs sur l'IBP. 40 observateurs ont été mobilisés sur 14 parcelles du domaine des Barres (Nogent-sur-Vernisson, Loiret), en été et en hiver. Outre la variabilité inter-observateurs, nous avons souhaité savoir si nous pouvions expliquer les origines de cette variabilité par les qualités supposées des observateurs ou par les conditions de mesure (peuplement avec ou sans feuille notamment). Les analyses sont en cours avec des méthodes Bayésiennes différentes de celles utilisées pour les microhabitats et adaptées aux notes IBP (notes : 0/2/5). Un manuscrit est prévu sur le sujet.

4.3.3. Effet observateur sur les relevés bryologiques

Enfin, l'effet opérateur a aussi été étudié sur les relevés de bryophytes. En avril 2013, en Forêt de Haye (54), 25 supports (3 assiettes de chablis, 3 relevés au sol, 3 souches, 3 bois morts au sol de plus de 30 cm de diamètre, 3 chandelles, 3 gros bois vivants de plus de 30 cm de diamètre, 4 petits bois vivants de moins de 30 cm de diamètre, 3 petits bois morts au sol de moins de 20 cm de diamètre) ont été inventoriés, chacun, par 5 bryologues (3 ONF, 2 Irstea + 1 modérateur ONF) du projet GNB.

Chaque opérateur notait à la fois la liste des espèces présentes (soit identifiées in situ, soit notées comme « à prélever pour détermination ») et leur recouvrement (valeur du recouvrement

en cm² jusqu'à 25cm², note « 25 » pour les recouvrements supérieurs). Les 5 opérateurs sont ensuite repassés ensemble sur les supports pour établir de façon consensuelle la liste et le recouvrement des espèces présentes sur chaque support, et prélever les échantillons à déterminer au laboratoire. Chaque opérateur devait alors identifier les échantillons correspondants aux espèces détectées mais non identifiées in situ par lui-même ou par le consensus. Après détermination au laboratoire, un des opérateurs les plus expérimentés a réexaminé les échantillons sur lesquels il n'y avait pas consensus de détermination, et a arbitré pour aboutir à la liste consensuelle finale.

Sur 970 observations (triplet espèces/opérateur/support de la liste consensuelle), cinq fois seulement une espèce nommée in situ par un opérateur mais non retenue par le relevé consensuel n'a pas pu être attribuée à une autre espèce en tant qu'erreur d'identification. Ces cas peuvent correspondre soit à des espèces que l'observateur et le consensus ne sont pas parvenus à retrouver, soit à des erreurs de détermination mais pour lesquelles il n'a pas été possible de retracer la confusion. Faute de pouvoir statuer, ces lignes ont été enlevées du jeu de données.

Pour chaque triplet « espèce (de la liste consensuelle)/opérateur/support », les observations sont la détection, l'identification de l'espèce au niveau espèce, l'identification de l'espèce au niveau genre. Ces variables binaires prennent les valeurs 1 ou 0 selon que l'espèce est détectée (*resp.* identifiée au niveau espèce et identifiée au niveau genre) ou non par l'opérateur.

Pour expliquer ces variables, nous avons appliqué un modèle linéaire généralisé à effets mixtes, avec une fonction de lien logit (fonction glmer, package lme4 du logiciel R, version 2.15), avec une analyse similaire à celle de [Archaux et al., 2009](#). Trois variables ont été déclarées en effets aléatoires – espèce, support et observateur – ce qui permet de déclarer en effets fixes des sous-variables plus précises qui leur sont corrélées, telles que la forme biologique de l'espèce (port dendroïde, en tapis, en coussinets, etc.), son embranchement (mousse ou hépatique), ou encore l'expérience globale de l'observateur ou sa familiarité avec l'espèce considérée.

La qualité du relevé dépend avant tout du taux de détection des espèces. En effet, les taux de détection par support et par opérateur varient de 0.33 à 1 (avec une moyenne de 0.7). Ce taux est proche de celui reporté dans des études antérieures sur l'effet opérateur incluant les mousses [Scott & Hallam, 2002](#) [Archaux et al., 2009](#). Ces deux études ont été basées sur des relevés de placettes plutôt que de supports, ce qui suggère que le fait de focaliser l'attention sur des supports plutôt que sur un relevé ne diminuerait pas nécessairement la proportion d'espèces non détectées. Cette proportion est en moyenne un peu supérieure à celle estimée pour la flore vasculaire – autour de 20% dans [Archaux et al., 2009](#).

Une fois que l'espèce est détectée en revanche, elle est correctement identifiée aux niveaux genre et espèce dans 98 et 95 % des cas, respectivement. De ce fait, la modélisation du taux d'identification par glmm ne fait ressortir aucun effet des variables explicatives sélectionnées, avec des résultats très bruités (cf. Annexe 3 : erreurs-types très fortes, ce qui est souvent dans les analyses fréquentistes en binomial, lorsque la variable à expliquer contient une très forte proportion de 1 (ou de 0).

En revanche, la probabilité de détection d'une espèce dépend (cf. Annexe 3):

- du recouvrement de l'espèce et de la familiarité de l'observateur avec l'espèce (effet positif fort et significatif) : par exemple, partant d'un cas où la probabilité de détection d'une espèce est de 0.58, le passage du niveau de familiarité 0 au niveau de familiarité 1, toutes choses restant égales par ailleurs, multiplie le taux de détection de l'espèce par plus de 1.20 ; le passage d'un recouvrement de 25 cm² ou plus à un recouvrement de 20 cm² diminue la probabilité de détection de 28%, et le passage d'un recouvrement de 20 cm² à un recouvrement de 15 cm² diminue encore la probabilité de détection de 50%.
- de l'effet aléatoire opérateur : la calcul reste à affiner car le modèle linéaire généralisé à effets mixtes ne donne pas d'indication pour la précision de l'estimateur des effets aléatoires ; en première approche, toujours dans un cas où la probabilité de détection d'une espèce est de 0.58, le passage d'un opérateur situé dans le premier quartile de la distribution de l'effet aléatoire à un opérateur situé dans le troisième quartile fait passer la probabilité de détection de 0.48 à 0.68, ce qui est non négligeable.
- du type de support : effet négatif et non négligeable des types "galette de chablis" et "gros bois mort au sol", qui font diminuer la probabilité de détection des espèces.
- de la période de relevé (pouvant traduire un effet "fatigue" de l'opérateur).

L'expérience globale de l'observateur a un effet négligeable (82% de chances d'être dans l'intervalle de négligeabilité) et non significatif. Il est difficile de conclure quant à l'effet des formes biologiques des espèces sur la détectabilité, l'effet étant très bruité et non significatif. La richesse spécifique du support quant à elle n'a pas d'effet sur le taux de détection des espèces (effet non significatif et négligeable dans respectivement 99 %, 80% et 66 % des cas lorsqu'on passe d'une richesse de 5 espèces à une richesse de respectivement 3, 10 et 14 espèces). Il est possible que, la richesse variant fortement d'un type de support à l'autre, l'effet richesse soit masqué dans le modèle par l'effet support.

4.4. Mise au point d'un protocole de suivi des perturbations de la canopée forestière par analyse diachronique de photos aériennes

Mieux comprendre comment le régime des perturbations passées peut impacter l'état actuel de la biodiversité est une étape clé pour définir des pratiques de gestion favorables au maintien ou au développement de la biodiversité forestière. Cela nécessite de caractériser ce régime des perturbations passées. Cette partie du projet avait donc pour objectif la mise en place d'un protocole permettant de reconstituer l'historique des perturbations sur les sites du projet GNB. Pour cela nous avons choisi d'utiliser la télédétection qui a déjà été utilisée avec succès pour caractériser la dynamique forestière. Le travail a été réalisé en trois phases :

- une phase exploratoire pour sélectionner une approche adaptée au projet GNB parmi plusieurs approches possibles d'analyse de séries temporelles de données de photographies aériennes (Stage M2 d'I. Piney) ;
- puis, sur la base de l'étude précédente, la mise en place d'une méthode originale de caractérisation de la dynamique des perturbations du couvert forestier sur le massif de Fontainebleau (stage M2 de C. Madiou) ; certaines étapes de cette méthode ont été ensuite améliorées et le niveau d'automatisation a été augmenté (travail de Xavier Lucie, ingénieur d'étude en CDD)
- la méthodologie sera appliquée à trois sites GNB (Fontainebleau, Auberive, Chizé) ; les premières cartes obtenues seront utilisées pour extraire des indicateurs qui pourront être testés comme variables explicatives dans les modèles de biodiversité afin de commencer à étudier le lien entre biodiversité et régime des perturbations.

Les principaux résultats sont présentés ci-dessous.

4.4.1. Identification d'une approche de suivi temporel par télédétection adaptée au projet

Pour identifier automatiquement les trouées à partir de données de télédétection certaines études font appel à des méthodes traditionnelles de classification par pixel appliquées à des images multispectrales ([Jackson et al., 2000](#) ; [Garbarino et al., 2012](#)). D'autres études se basent sur l'analyse de l'évolution de la hauteur de la végétation. Pour obtenir ces hauteurs, des modèles numériques de surface sont calculés par photogrammétrie numérique à partir d'images prises en mode stéréoscopique ([Tanaka & Nakashizuka, 1997](#) ; [Fujita et al., 2003](#)) ou par traitement de données acquises par des systèmes Lidar (Light detection and ranging) aéroportés ([Vepakomma et al., 2008](#), [Kellner et al., 2009](#)). Cependant, bien qu'extrêmement performante pour la caractérisation de la structure en 3 dimensions de la végétation, la technologie Lidar est relativement récente ([Durrieu, 2007](#)) et il n'existe pas de données d'archive permettant d'analyser l'historique de la dynamique forestière sur plusieurs dizaines d'années. Au niveau des données notre choix s'est donc porté sur l'utilisation de séries temporelles de photographies aériennes. Ces données sont disponibles à grande échelle sur l'ensemble du territoire national et sur de longues périodes via les archives de l'IGN, dont une partie est accessible gratuitement. Ces clichés ayant été acquis avec un recouvrement permettant de faire de la photogrammétrie, il est possible de produire des modèles numériques de surface (MNS) et d'utiliser les ortho-images (images rectifiées géométriquement et géoréférencées à l'aide du MNS) ou d'analyser directement l'évolution des hauteurs pour identifier les trouées.

Plusieurs familles d'approches peuvent être appliquées pour analyser orthoimages ou MNS. Pour extraire des informations sur des données à très haute résolution spatiale (THRS : pixel, i.e. élément de base, < 5m) les approches orientées objets sont aujourd'hui de plus en plus utilisées. Elles sont en effet plus adaptées que les approches par pixel pour gérer la texture qui est plus importante sur les images à THRS ([Hay et al., 2005](#)). Ces approches combinent segmentation et classification des objets résultants de la segmentation. La classification est faite

sur la base de critères de radiométrie (« couleur » de l'image), de texture, de forme et parfois de voisinage. Elles ont été utilisées avec succès pour l'extraction d'arbres individuels ([Hirschmugl et al., 2007](#)) ou l'identification de trouées de tailles variables ([Vepakomma et al., 2008](#), [De Chant & Kelly, 2009](#), [Kellner et al., 2009](#)). Il apparaît donc intéressant de faire appel à ces approches, et d'en évaluer l'intérêt par rapport à la méthode d'analyse du profil temporel de hauteur de végétation utilisée par [Fujita et al. \(2003\)](#) ou [Tanaka & Nakashizuka \(1997\)](#).

Nous avons donc dans un premier temps évalué le potentiel de différentes approches pour la caractérisation du régime des perturbations ou trouées. Les trouées ont été définies ici comme des ouvertures temporaires de la végétation caractérisées par la hauteur de la végétation relativement à la hauteur des peuplements adultes (par exemple un peuplement jeune de hêtres de moins de 15 m de haut et entouré de peuplements adultes est considéré comme une trouée peu profonde) et par des critères de forme et de taille.

Sur le site de Fontainebleau les photographies aériennes scannées des années 1949, 1961, 1987, 2000 (hiver et été) ont été acquises dans un premier temps. Des modèles numériques de surface (MNS) ont été produits en utilisant la suite photogrammétrique LPS d'Erda Imagine et les photographies d'hiver ont été utilisées pour créer un modèle numérique de terrain (MNT), méthode déjà utilisée avec succès en forêt de feuillus ([Tanaka & Nakashizuka, 1997](#)). Par différence entre les MNS et le MNT des modèles numériques de canopée (MNC), donnant la hauteur du couvert végétal, ont été obtenus pour les années 4 années étudiées.

Dans cette première phase de l'étude les approches suivantes ont été comparées ([Piney, 2010](#)):

1- Cartographie des trouées potentielles pour chaque année puis combinaison des cartes annuelles pour confirmer la présence ou non de la trouée en intégrant la dimension temporelle (une clairière permanente n'est pas considérée comme une trouée). Pour la cartographie annuelle trois méthodes ont été comparées (pour l'année 1961) : cartographie par seuillage des hauteurs sur le MNC, cartographie par classification orientée objet des orthophotographies, et enfin classification orientée objet à partir des orthophotographies (information radiométrique et texturale) et du MNC (information sur les hauteurs de végétation)

2- Cartographie par analyse directe de l'évolution des hauteurs par pixels sur la série temporelle des MNC.

Pour la cartographie de certaines catégories de trouées (par exemple trouées peu profondes) l'apport de l'information sur les hauteurs est incontestable. Par ailleurs les approches orientées objet demandent un niveau élevé d'expertise pour leur mise en œuvre et la qualité des résultats est très sensible au choix des paramètres. De plus les règles de décision pour classer les objets issus de la segmentation se sont révélées complexes à établir et ne sont pas transférables d'un jeu de données à l'autre. Les photographies peuvent en effet être très différentes d'une année sur l'autre que ce soit en termes de résolution (échelle ou taille de pixel) ou d'information radiométrique (photographies analogiques en noir et blanc pour les anciens clichés, en couleur naturelle, en infra-rouge fausses couleurs, ou images numériques multispectrales pour les acquisitions récentes). Enfin, et même si le test réalisé a confirmé la possibilité de générer un MNT à partir de photographies d'hiver sur les forêts de feuillus, cette approche ne sera pas généralisable à l'ensemble des sites du projet, en particulier en présence de résineux. La qualité du MNT à 50 m de l'IGN s'est révélée par ailleurs insuffisante. Aussi, dans le cadre du projet GNB, qui demande de développer une méthode facilement transposable d'un site à l'autre nous avons choisi de développer une approche basée sur le suivi temporel des modèles numériques de surface, présentée dans ce qui suit.

4.4.2. Caractérisation des trouées par analyse de l'évolution des MNS

Une des particularités de l'étude est que l'on s'intéresse à l'analyse de séries temporelles sur plusieurs sites et sur des périodes de plus de 50 ans, plus longues que celles mentionnées dans la plupart des autres études (e.g. 15 ans pour [Tanaka & Nakashizuka, 1997](#) ou 20 ans pour [Miller et al., 2000](#)). La qualité des images d'archive à traiter est de ce fait extrêmement hétérogène et entraîne des différences de qualité importantes pour les MNS produits. Or ces différences de qualité, auxquelles s'ajoutent des petits décalages géométriques résiduels entre dates, perturbent l'analyse de l'évolution temporelle des élévations à l'échelle du pixel. Aussi une nouvelle approche a-t-elle été proposée pour contourner cette difficulté. Dans cette approche, au lieu de travailler à l'échelle du pixel, on définit une unité spatiale de la taille d'une placette forestière sur laquelle on compare les distributions d'élévations entre dates ([Madiou, 2012](#)). Cette méthode comprend les étapes suivantes (Figure 4) :

1. Tout d'abord des MNS sont calculés par photogrammétrie : cette étape a été améliorée en cours du projet en utilisant, à la place de la suite LPS, le logiciel MicMac (Multi-Images Correspondances, Méthodes Automatiques de Corrélation), qui combine des approches photogrammétriques traditionnelles et des algorithmes récents de type « structure from motion » issus de la vision par ordinateur. En photogrammétrie numérique, une étape fondamentale, mais très difficile sur des images de forêt, est l'identification automatique de points homologues entre images. La qualité des MNS produits dépend en grande partie de la densité des points homologues qui auront été identifiés. Or de ce point de vue les algorithmes implémentés dans MicMac sont beaucoup plus performants que ceux utilisés dans LPS pour traiter des images de forêt à THRS (cf. Figure 2). Une note technique pour la production de MNS en forêt à l'aide du logiciel MicMac a été rédigée. Elle explique la procédure à suivre et les valeurs de paramètres adaptées au contexte forestier (Cf. Annexe 4).

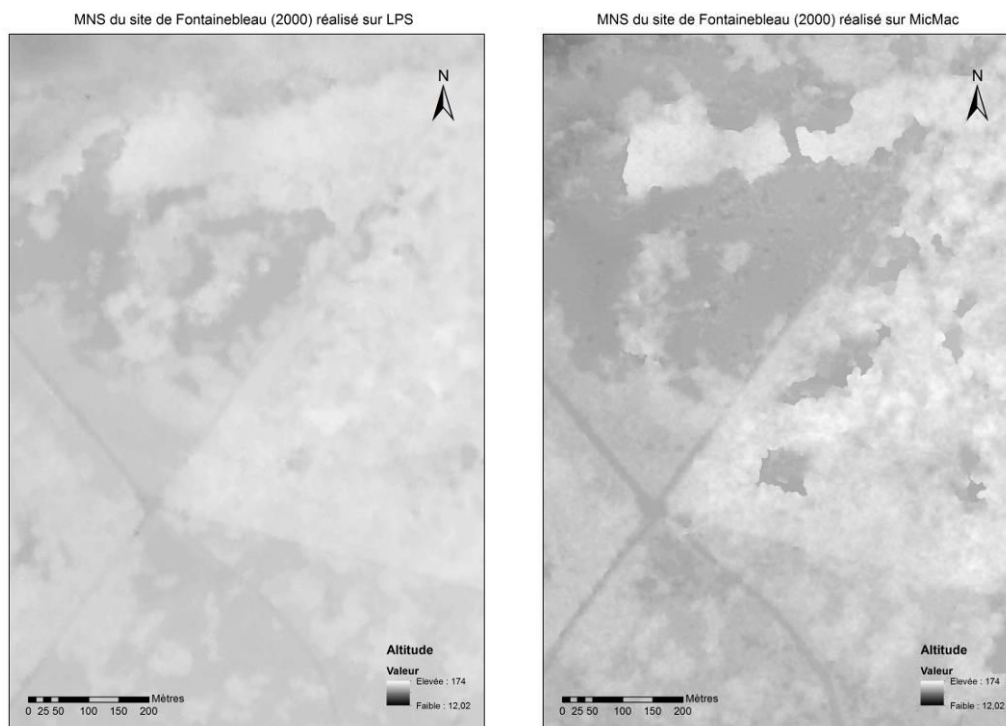


Figure 2 : Comparaison des MNS produits avec le module LPS d'Erdas Imagine et avec le logiciel MicMac.

2. Une grille avec des mailles d'environ 0,2 ha (fenêtre carrée de 44 m x 44 m) est superposée aux MNS et la distribution des élévations (histogrammes en fréquences par pas de 2,5 m) est calculée par maille, pour chaque année.

3. Les différences entre histogrammes de chaque couple d'années consécutives sont ensuite calculées, toujours au niveau de chacune des mailles. Ces différences d'histogrammes sont simplifiées en agrégeant les résultats selon trois classes de hauteurs :

- Hinf = [Hmin ; Hmin + 5 m]
- Hmoy = [Hmin + 7,5 m ; Hmin + 17,5 m]
- Hsup = [Hmin + 20 m ; Hmax]

La hauteur minimale H_{\min} a été obtenue en choisissant la hauteur minimale observée en chacun des points du MNS toutes années confondues. Nous faisons l'hypothèse que H_{\min} correspond à l'altitude topographique du sol.

Les valeurs par tranches de hauteurs traduisent la façon dont le peuplement a évolué sur une maille entre les deux dates à partir des courbes de croissance en hauteur des espèces d'arbres présents sur le site. Pour la forêt de Fontainebleau, la littérature relative à la croissance en hauteur des chênes sessiles a permis d'identifier trois classes de hauteurs qui marquent des ruptures significatives de la canopée (Figure 3).

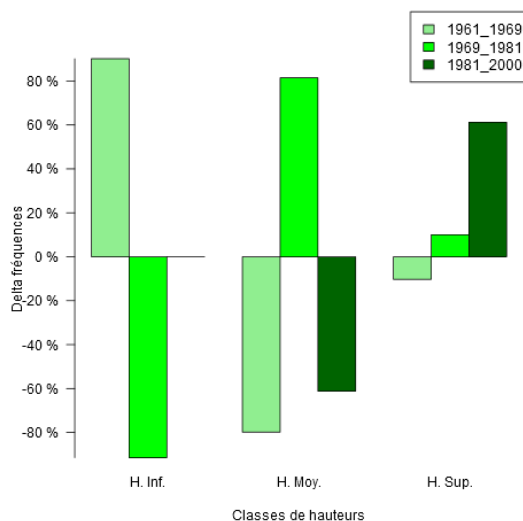


Figure 3 : Exemple de différence d'histogramme avant et après regroupement. Sur cet exemple on voit qu'il y a eu une ouverture de trouée entre 1961 et 1969 puis une croissance en hauteur du peuplement entre 1969 et 1981 avec plus de 80% de la surface passée de la classe H_{inf} à la classe H_{moy} . Cette croissance s'est poursuivie jusqu'en 2000 avec près de 60% de la surface qui est passée de la classe H_{moy} à la classe H_{sup} .

4. Des règles sont alors établies par expertise pour identifier quelques grands types d'évolution par analyse des séries de différences d'histogrammes. Les types d'évolution que nous avons choisis de cartographier sont :

- Ouverture de trouée atteignant le sol ;
- Ouverture de trouée (atteignant le sol ou peu profonde) ; cette classe englobe la précédente ;
- Pas de perturbation (3 sous-classes : peuplement hétérogène; homogène en hauteur; trouée permanente).

Une carte est ainsi produite pour chaque type d'évolution avec une résolution de 44 m.

5. Enfin des indicateurs de synthèse sont calculés à partir des cartes obtenues autour des points GNB, points sur lesquels la biodiversité a été mesurée sur le terrain. Les indicateurs sont calculés en considérant des zones plus ou moins grandes autour des relevés (buffer circulaires de 250, 500 et 1000 m de rayon). Les indicateurs extraits dans un premier temps sont, pour chacune des classes :

- Surface totale ;
- Surface cumulée des patchs supérieurs à 2 ha ;
- Surface cumulée des patchs supérieurs à 5 ha ;
- Surface cumulée des patchs d'une surface < 0,5 ha ;
- Surface cumulée des patchs de taille comprise entre 0,5 et 2 ha.

La méthode proposée produit donc 15 indicateurs du régime des perturbations passées dont le potentiel pour expliquer le niveau actuel de biodiversité reste à évaluer. La Figure 4 récapitule les différentes étapes.

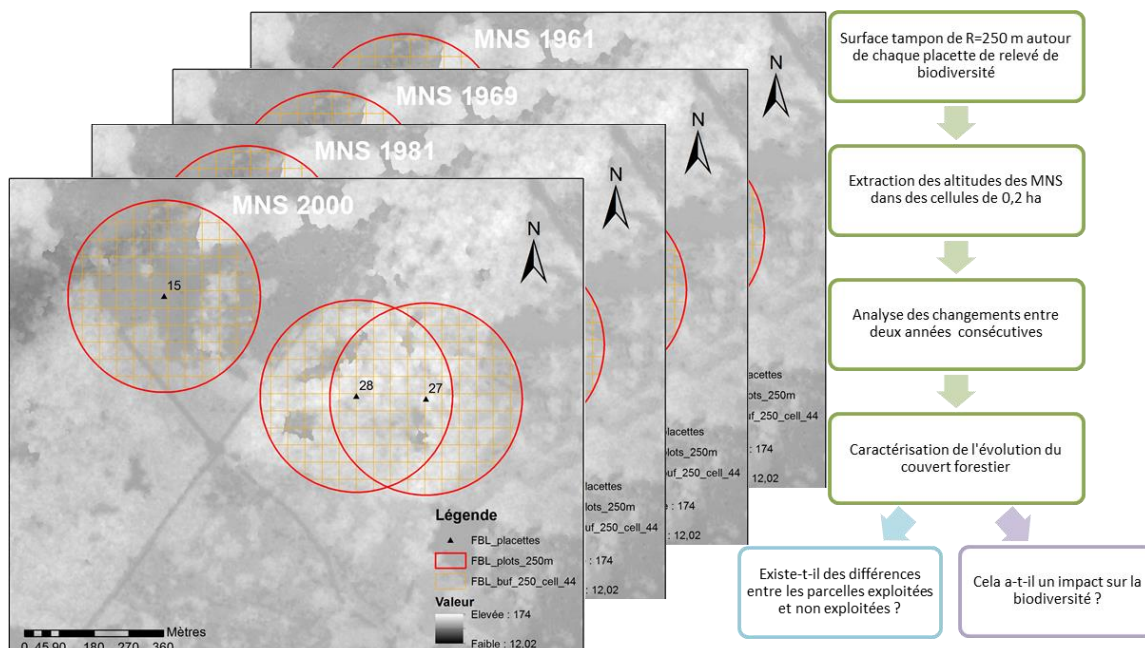


Figure 4 : Présentation synthétique de la méthode de caractérisation du régime des perturbations autour des points d'étude

Sur la base des cartes obtenues d'autres indicateurs plus complexes pourront aussi être dérivés ultérieurement. Par exemple, en plus de la présence d'une perturbation ou de perturbations autour des placettes, leur ancienneté pourrait être prise en compte.

4.4.3. Mise en place d'une chaîne de production et application à plusieurs sites GNB

Afin de pouvoir appliquer la méthodologie à d'autres sites du projet GNB une chaîne de production des cartes des perturbations et des indicateurs du régime des perturbations a été mise en place. Le protocole à suivre pour faire fonctionner cette chaîne de production est décrit dans l'Annexe 4.

Dans le cadre du projet GNB les données sur les sites suivants ont été acquises et seront traitées d'ici le mois de juin 2014 :

ID	Site	Années
FBL	Fontainebleau	1949 – 1961 – 1969 – 1981 – 2000 – 2003
AUB	Auberives	1956 – 1974 – 1984 – 1995 – 2006
CHZ	Chizé	1950 – 1958 – 1969 – 1978 – 1990 – 2002

Le traitement d'autres sites n'est pas envisageable à la fois pour des contraintes de temps et de budget (toutes les données d'archive ne sont pas mises à disposition gratuitement par l'IGN).

4.4.4. Bilan de l'analyse des photographies aériennes

Sur ce volet du projet, les objectifs initiaux ont dû être revus à la baisse en raison des difficultés techniques auxquelles nous avons été confrontés pour produire les données de base, à savoir des modèles numériques de surface de qualité satisfaisante. Le logiciel choisi en début d'étude n'a pas donné de bons résultats et cette étape a demandé beaucoup d'efforts. Le développement d'une méthodologie de caractérisation des perturbations passées a été réalisé à partir des premiers MNS obtenus mais n'a pu être appliqué sur des MNS de qualité satisfaisante qu'en avril 2014. La chaîne de production de MNS de bonne qualité n'a en effet été finalisée que très récemment et sa mise en place n'a été possible qu'en faisant appel à un logiciel assez complexe à maîtriser (MicMac). Il a fallu ensuite adapter et automatiser la méthodologie de caractérisation des trouées.

Le calcul des indicateurs du régime des perturbations passées n'aura été réalisé que sur quelques massifs de forêts de plaine d'ici la fin du projet. L'analyse sur l'ensemble des sites de plaine n'aura pas été possible. L'évaluation et l'adaptation éventuelle de la méthode développée aux forêts de montagne n'aura pas non plus pu être faite dans le cadre du projet.

Les premiers indicateurs produits sur les trois sites seront testés comme variables explicatives de biodiversité, en termes de magnitude de l'effet et de comparaison avec les autres modèles explicatifs (cf. partie 6).

4.5. Méthodes statistiques

Nous avons souhaité analyser nos données avec des modèles statistiques paramétriques. En effet, ces méthodes permettent à la fois d'estimer la magnitude d'une relation entre des variables explicatives et une variable à expliquer, tout en pouvant prendre en compte les multiples sources de nuisance dans la mise en évidence de cette relation. Nous avons ainsi basé nos analyses multitaxonomiques (voir partie 6.3) sur :

- des méthodes statistiques utilisant des distributions de probabilité de comptage nouvelles (cf. [Barbier et al., 2009b](#) et [Gosselin, 2011](#)), permettant à la fois de prendre en compte de la sur- et de la sous-dispersion par rapport à la loi de Poisson ;
- une fonction de lien logarithme – comme souvent pour ce type de données, permettant de relier une combinaison linéaire des variables explicatives à la moyenne – nécessairement positive, de la variable à expliquer.

L'approche quantitative proposée s'appuie par ailleurs sur une méthode d'analyse visant à mieux appréhender la magnitude de la relation entre variables explicatives et variable à expliquer ([Barbier et al., 2009b](#)), dépassant en cela l'approche par la significativité statistique.

Trois points nécessitaient néanmoins d'être développés pour une analyse encore plus rigoureuse des données.

Le premier concernait la forme de la relation entre les variables. Les décideurs et gestionnaires raisonnent souvent en termes de valeur seuil alors qu'en écologie les relations continues sont plus fréquentes. Par ailleurs, il est fréquent en écologie d'envisager différentes formes de relation continues entre les variables explicatives et la variable à expliquer. Les deux formes les plus classiques sont la relation linéaire et la relation quadratique. De nombreux outils d'analyse sont développés en écologie autour de ces deux formes classiques. Il arrive aussi que les écologues proposent des relations monotones qui traduisent des effets forts pour des valeurs moyennes des variables explicatives, et des effets plus faibles pour des valeurs fortes ou faibles – par exemple des relations de forme sigmoïdale (Figure 5). Cette dernière forme peut être vue comme une relation continue qui a comme limite la relation seuil. Dans ce projet, nous avons testé ces quatre types de relations entre variables explicatives et variables de biodiversité (cf. Figure 5).

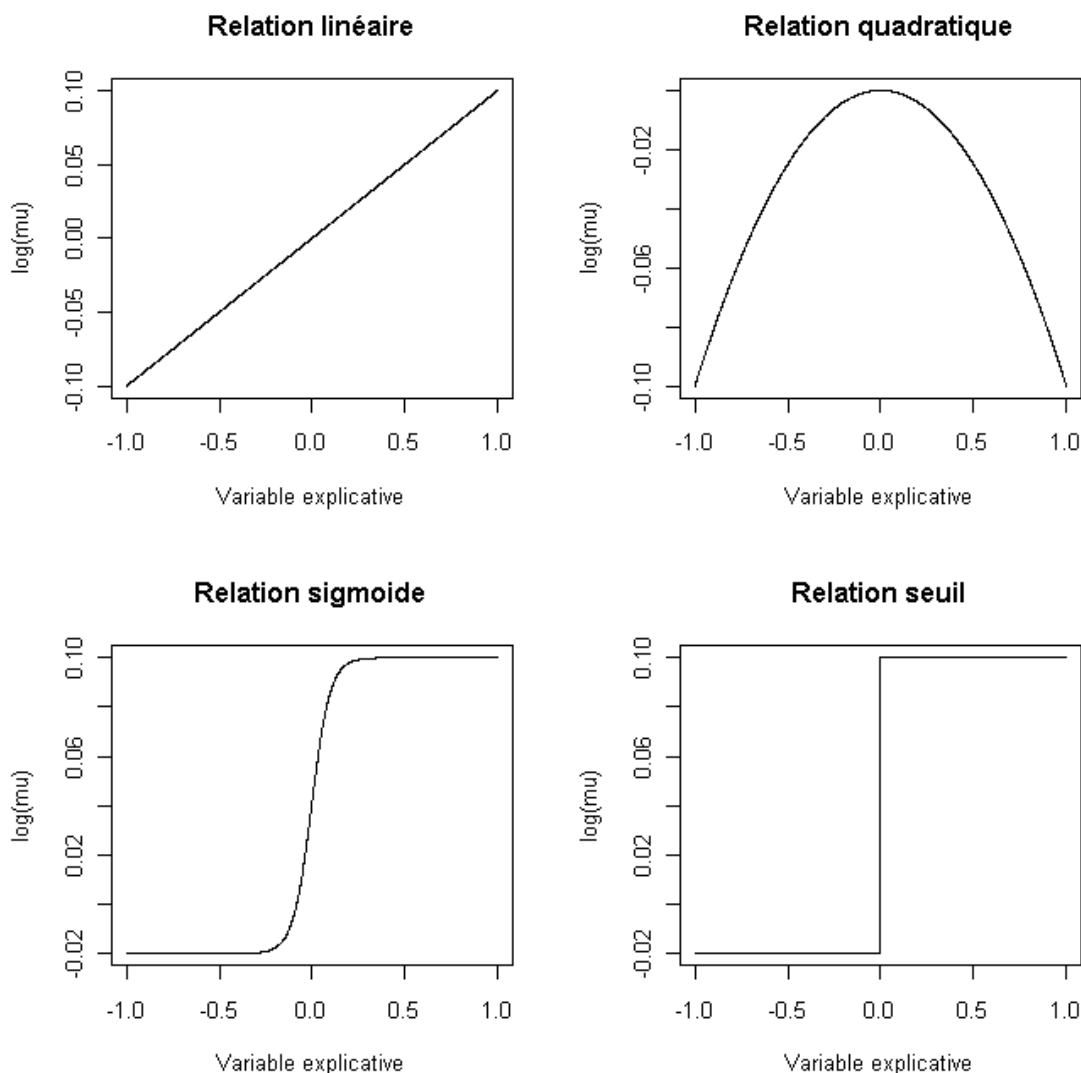


Figure 5. Différentes formes de relations estimées dans le cadre de ce rapport, reliant les variables explicatives (en abscisse) et le logarithme de la moyenne de la variable à expliquer en ordonnée. La relation linéaire nécessite l'estimation de deux paramètres (ordonnée à l'origine et pente), la relation quadratique trois paramètres (ordonnée à l'origine, pente de la variable et pente de son carré), la relation sigmoïde quatre (position du point d'inflexion, pente au point d'inflexion, et deux paramètres d'ordonnée) et enfin la relation seuil trois paramètres (les mêmes que la sigmoïde sauf la pente au point d'inflexion).

Le deuxième point relève de ce que le lien entre variable explicative et la biodiversité peut ne pas être universel : il peut varier en fonction des conditions écologiques ou dans l'espace ([Biggs et al., 2009](#), [Schielzeth & Forstmeier, 2009](#), [Zilliox & Gosselin, 2014](#)). Or, si c'est le cas, les estimateurs de la relation estimée avec l'hypothèse d'une relation constante dans l'espace ne reflètent pas bien notre niveau d'incertitude ([Schielzeth & Forstmeier, 2009](#)) : l'estimateur est trop précis ! Nous avons donc dans nos analyses cherché à modéliser une relation variable d'un massif à l'autre, et parfois une relation différente en forêt de plaine et de montagne. Nous n'avons néanmoins réussi à le faire de manière satisfaisante que pour le modèle linéaire. Au final, nous avons donc retenu cinq modèles par variable explicative et variable de biodiversité : les quatre modèles décrits dans la Figure 5 ainsi qu'un modèle linéaire variable d'un massif à l'autre, suivant une loi normale inter-massifs que nous avons estimée. Si cette variabilité inter-massifs est forte, les résultats de nos modèles permettent de mieux rendre compte de ce qui est attendu dans de nouveaux massifs, non incorporés dans l'échantillon actuel.

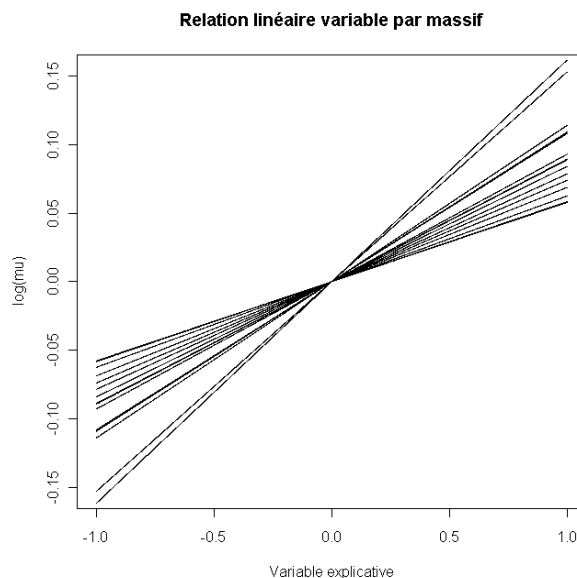


Figure 6. Illustration de la relation linéaire variant d'un massif à l'autre, avec une ordonnée à l'origine ici constante pour plus de lisibilité. Chaque droite illustre la relation pour un massif donné. Pour chaque massif, deux paramètres sont estimés (ordonnée à l'origine et pente). Au niveau de la « population » de massifs, deux paramètres sont estimés : la pente moyenne et la variabilité inter-massifs de la pente.

Le troisième point concerne l'autocorrélation spatiale des placettes : en effet, l'échantillonnage de ce projet est contraint par la taille des réserves forestières intégrales, si bien que les placettes installées en réserve sont en moyenne plus proches les unes des autres que les placettes en zone exploitée. Nous avons en effet choisi dès le départ de ne pas tirer au sort les placettes exploitées dans une surface de même taille que la partie en réserve, afin de mieux représenter la variabilité de la partie exploitée et aussi de façon à pouvoir aborder des questions spatiales (distance à la réserve, surface en réserve autour des placettes...). Il s'ensuit potentiellement un niveau de dépendance différent entre placettes en zone exploitée et non exploitée, à cause de la plus grande proximité spatiale des placettes en réserve. Ce lien entre proximité spatiale et dépendance statistique constitue la première loi de la géographie selon Tobler selon laquelle toute chose est reliée à n'importe quelle autre chose, mais les choses proches sont davantage reliées que les choses distantes ([Tobler, 1970](#)). Cette loi se retrouve dans d'autres disciplines que la géographie et notamment en écologie.

Or on sait que la non prise en compte de cette structure dans la dépendance des données induit non pas des problèmes de biais mais des problèmes de précision : les erreurs types sont plus petites et les estimateurs moyens sont plus variables qu'avec la prise en compte de cette structure spatiale dans les méthodes statistiques ([Saas & Gosselin, 2014](#)). Il s'ensuit des tests de significativité statistique qui détectent plus souvent qu'attendu des différences statistiquement significatives, là où en fait elles ne le sont pas.

Si de nombreuses méthodes statistiques spatiales et non spatiales ont été testées par simulation pour des données gaussiennes par [Beale et al. \(2010\)](#), il n'existait pas de test de ce type pour des données de comptage, qui constituent une large partie des données collectées dans le cadre du projet, comme dans de nombreuses études écologiques sur la biodiversité spécifique. De plus, les tests existants ne prenaient pas en compte des particularités du jeu de données GNB, qui pourraient influencer les résultats distances irrégulières entre placettes ; sur- et sous-dispersion par rapport à la loi de Poisson ; non-stationnarité spatiale. Nous avons donc testé, dans le cadre du stage de master de Y. Saas ([Saas, 2012](#)) puis dans la publication qui en est issue ([Saas & Gosselin, 2014](#)) différentes méthodes disponibles sous le logiciel R pour prendre en compte l'espace dans les analyses statistiques. Nous avons notamment comparé deux méthodes fréquentistes spatialement explicites (GLMM PQL et GAMM) et deux méthodes bayésiennes. Une des méthodes Bayésiennes (INLA) était une méthode approximée et calculant les dépendances spatiales sur la base de voisinages sur une grille. L'autre méthode Bayésienne (MCMCLH) était une méthode exacte calculant les dépendances spatiales sur la base des distances géographiques. Nos résultats montrent que, dans le cas de données régulièrement espacées, les méthodes fréquentistes testées donnent de plus mauvais résultats que les

méthodes Bayésiennes. Pour les données irrégulièrement espacées (comme les placettes GNB), la méthode Bayésienne de type MCMCLH était la meilleure. Elle donnait par ailleurs de bons résultats en cas de non-stationnarité spatiale ou de distribution sur ou sous –dispersée (sauf pour l'ordonnée à l'origine dans ce dernier cas).

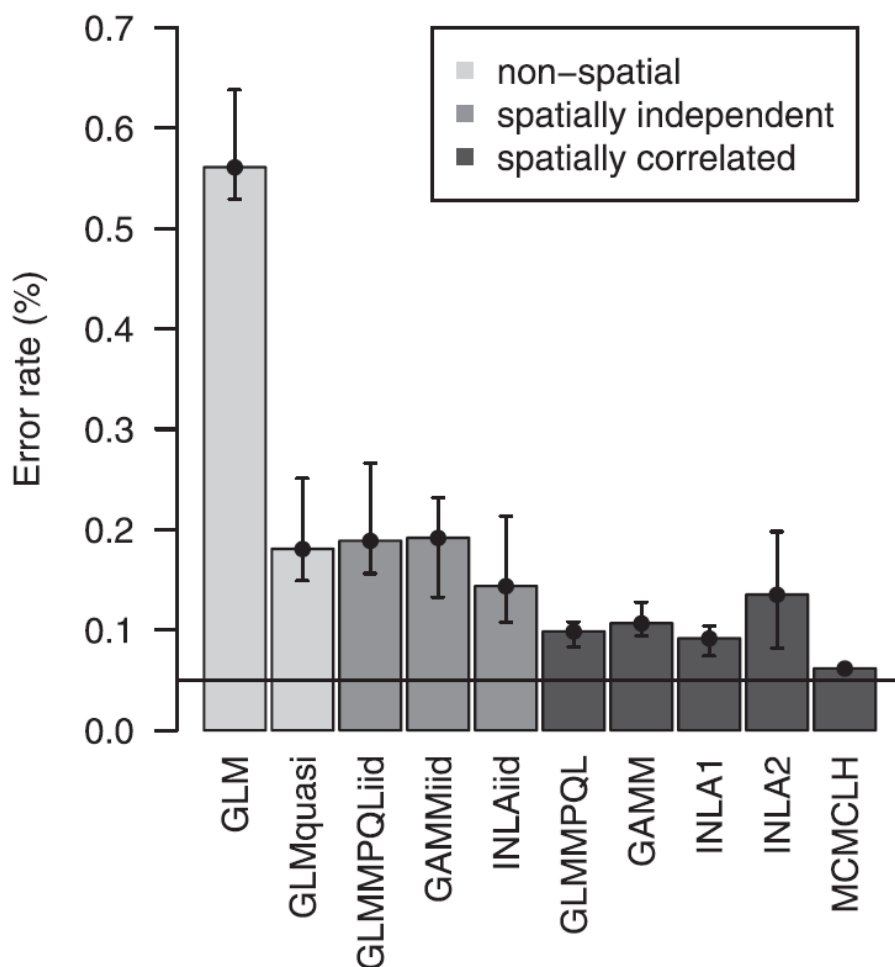


Figure 7. Erreur de type 1 au niveau de 5% des différentes méthodes statistiques testées dans [Saas & Gosselin \(2014\)](#). La valeur attendue est de 5% (droite horizontale en bas du graphe). Cas de figure avec disposition irrégulière des placettes, et une autocorrélation spatiale forte et à large échelle. La méthode Bayésienne MCMCLH donnait les meilleurs résultats, proches des propriétés attendues statistiquement.

Ce travail aura été l'occasion d'apporter une pierre supplémentaire au débat actuel en écologie spatiale sur le caractère opportun ou pas de modéliser ces dépendances spatiales ([Bini et al., 2009](#), [Hawkins, 2012](#) vs [Beale et al., 2010](#) & [Kühn & Dormann, 2012](#)). Nous précisons pourquoi, selon nous, la position des spatiaux-sceptiques est fragile sur bien des points (méthodes statistiques non adaptées aux jeux de données ; considération de dépendances spatiales uniquement fondée sur des voisinages ; mauvaise interprétation de la notion de biais statistique ; [Saas & Gosselin, 2014](#)). Il n'en reste pas moins que les méthodes spatiales ne sont pas la panacées et ne peuvent pas forcément prétendre être de bons outils pour prendre en compte une structure spatiale déterministes – et non aléatoire – due à des variables explicatives non prises en compte dans le modèle ([Hodges & Reich, 2010](#)).

Pour l'analyse des données GNB, en s'inspirant des résultats de [Saas & Gosselin](#) (sous Presse, annexe 1.2) nous avons inclus un effet aléatoire placette structuré dans l'espace dans la modélisation bayésienne sous Winbugs de nos données (cf. partie 6.3).

Trois remarques supplémentaires sur la partie statistique de GNB. D'abord pour signaler qu'une partie des développements statistiques n'ont pas abouti pour le moment. Il s'agissait de développer des méthodes d'estimation Bayésiennes adaptatives alternatives à

Winbugs. Ces développements sont toujours en cours et pas encore stabilisés. Ils visent notamment à incorporer dans l'algorithme deux problèmes récurrents en statistique Bayésienne : la corrélation entre les paramètres statistiques à estimer ; et la multimodalité de la distribution de probabilité postérieure à l'observation des données. Les résultats sont encourageants pour les modèles sans effets aléatoires, mais il reste des problèmes pour des modèles avec effets aléatoires. Nous observons notamment des résultats divergents suivant les valeurs de départ des paramètres statistiques que nous choisissons. Nous espérons pouvoir aboutir à un algorithme et à une publication associée dans les mois qui viennent.

Signalons ensuite que l'animation sur les méthodes de régression Bayésienne a bien eu lieu dans le cadre du programme BGF, comme prévu dans le projet GNB (les 29 et 30 novembre 2012 à Paris pour une vingtaine de participants). Enfin, un membre du projet GNB a aussi participé en tant qu'enseignant à la partie Bayésienne de l'animation assurée dans le cadre de BGF sur les méta-analyses (11 et 12 mars 2014).

5. SYNTHÉTISER LES CONNAISSANCES SUR LE SUJET DANS LE CADRE D'UNE APPROCHE QUANTITATIVE : MÉTA-ANALYSE :

5.1. Pourquoi une approche par méta-analyse ? Principe et hypothèses de travail

Une méta-analyse est une méthode quantitative d'analyse et de synthèse des résultats de plusieurs études indépendantes concernant le même sujet ([Arnqvist & Wooster, 1995](#)). Par leur approche quantitative, les méta-analyses sont des outils puissants de synthèse de littérature scientifique car elles évitent les écueils des synthèses bibliographiques classiques :

- l'approche narrative est biaisée par le fait que les études avec des résultats significatifs sont plus souvent publiées que celles sans résultats – ce qu'une analyse quantitative permet au moins de détecter ;
- l'approche par décompte des études montrant un effet vs. celles n'en montrant pas semble le plus souvent ne pas trouver d'effet.

Par ailleurs, les méthodes non quantitatives ne permettent pas de prendre en compte que les études avec de larges effectifs (nombreuses répliques) ont plus de puissance que les études avec des effectifs faibles. L'utilisation d'une métrique commune appelée « taille d'effet standardisée » permet également d'intégrer des études utilisant des métriques différentes mais mesurant un même phénomène ([Gurevitch et al., 2001](#) / [Koricheva et al., 2013](#)). De ce fait, les méta-analyses sont particulièrement utiles lorsqu'il s'agit d'examiner des patrons généraux de réponse en écologie.

Le but de notre méta-analyse est d'identifier les lacunes sur les liens entre exploitation forestière et biodiversité dans les forêts boréales, tempérées et méditerranéennes à travers le monde afin d'aider à la définition des politiques de conservation. Nous avons utilisé la richesse spécifique (et secondairement l'abondance) en tant qu'indice simple, quoiqu'imparfait, de biodiversité.

Cette méta-analyse cherche à répondre aux questions suivantes :

- La richesse spécifique est-elle toujours supérieure en forêt non exploitée et/ou l'effet de l'exploitation est-il variable selon le groupe taxonomique ou écologique étudié ?
- Pour un groupe donné, la différence de richesse entre peuplement exploité et non exploité dépend-elle du contexte biogéographique (forêt boréale, tempérée, méditerranéenne) ?
- Pour un groupe donné, la différence de richesse dépend-elle de la durée depuis la dernière coupe ?

5.2. Méthodes mises en œuvre

5.2.1. Recherche bibliographique systématique

Nous avons suivi les recommandations de [Pullin & Stewart](#) (2006) pour réaliser cette synthèse bibliographique systématique. La recherche primaire a eu lieu en Juin 2011 sur les bases de données bibliographiques disponibles sur internet (Scopus et Web Of Science), avec tout ou partie des combinaisons de mots-clés suivants :

```

TS=(forest* OR stand OR wood*)
AND
TS=(impact OR effect OR influence OR role OR compare*)
AND
TS=(species OR species richness OR abundance OR occurrence OR similarity OR species diversity OR biodiversity OR deadwood OR species composition)
AND
TS=(natural* OR semi-natural* OR primary OR primeval OR manag* OR unmanag* OR virgin OR old-growth OR remnant* OR ancient* OR silviculture OR cut* OR clear-cut OR felling OR clear-fell* OR clearfell* OR select* cut* OR thinning* OR coppic* OR log* OR unlog* OR regeneration OR plantation* OR planting OR intensification OR old OR abandonment OR set aside)

```

Les articles ainsi sélectionnés ont ensuite été triés sur la base de leurs titres et de leurs résumés, en excluant ceux traitant des forêts tropicales. Aucune donnée grise n'a été incluse et la recherche a été limitée aux publications en langue anglaise, du fait de la recherche systématique.

Le terme « exploitation » (« management » en anglais) est ici pris au sens large et recouvre tout usage direct de la ressource forestière : éclaircies, coupe à blanc ou plantation. Pour être incluse dans l'analyse, l'étude devait comparer des peuplements exploités depuis moins de 20 ans (groupe expérimental) et des peuplements non-exploités depuis au moins 20 ans (groupe contrôle) et mentionner pour chaque modalité la richesse spécifique moyenne (ou l'abondance), une mesure de variance et la taille de l'échantillon considéré. Chaque publication peut contenir plusieurs comparaisons, par exemple lorsque plusieurs groupes taxonomiques/écologiques sont étudiés sur le même dispositif. Par contre, les études comparant des stades successionnels différents (par ex. coupe rase vs. forêt mature), ou des peuplements exploités depuis une durée supérieure à 20 ans comme groupe expérimental (typiquement forêt secondaire vs. forêt primaire) ont été exclues.

La recherche secondaire a consisté, pour chaque publication sélectionnée, à un examen de la bibliographie ascendante (publications postérieures citant la publication choisie), descendante (publications citées) ainsi que des publications du premier auteur. Pour chaque comparaison, la richesse spécifique moyenne, l'écart-type et la taille d'échantillon ont été extraits du texte, des tableaux ou des graphiques publiés.

5.2.2. Effet standardisé

Pour cette analyse, nous avons choisi le « log response ratio » (ln R) pour mesurer la taille d'effet standardisée. Il se définit comme suit ([Rosenberg et al., 2013](#)) :

$$\ln R = \ln \frac{\bar{Y}_E}{\bar{Y}_C} = \ln \bar{Y}_E - \ln \bar{Y}_C$$

où \bar{Y}_E représente l'indice de diversité (richesse ou abondance) du groupe expérimental (peuplement exploité) et \bar{Y}_C représente l'indice de diversité du groupe contrôle (forêt non exploitée).

Sa variance se calcule de la façon suivante :

$$v_{\ln R} = \frac{s_E^2}{n_E \bar{Y}_E^2} + \frac{s_C^2}{n_C \bar{Y}_C^2}$$

où s_E représente l'écart-type et n_E la taille de l'échantillon de l'indice du groupe expérimental (resp. s_C et n_C du groupe contrôle).

En résumé, une valeur négative de $\ln R$ signifie que la richesse spécifique (resp. l'abondance) est plus grande en non-exploité qu'en exploité. L'avantage du « log response ratio » est qu'il fournit une estimation du pourcentage de variation de l'indice de biodiversité entre peuplements

exploités et non exploités, ce que ne permet pas la métrique de Hedges, plus populaire en écologie – mais plus limitée en termes d'interprétation.

Nous avons analysé les variations du $\ln R$ grâce à des modèles à effets aléatoires, comme recommandé par Pullin & Stewart (2006) et Koricheva, 2013 [^ny#123439] (2013). Ces modèles sont en effet plus adaptés à des données écologiques plus sujettes à des variations incontrôlées que dans d'autres domaines scientifiques, comme la médecine. Nous avons calculé un effet global pour l'ensemble des études, puis un effet pour chaque groupe taxonomique présentant un nombre de comparaisons suffisant. Par la suite, pour chaque groupe taxonomique, nous avons analysé l'influence de deux modérateurs (co-variables) : le biome (tempéré vs. boréal) et la durée depuis la dernière coupe dans le non exploité. Les effets ont été considérés significatifs pour une valeur critique de probabilité < 5% et marginalement significatifs (tendance) au taux de 10%.

Les analyses ont été effectuées grâce au logiciel R v. 2.15.3 (R Development Core Team, 2008) grâce au package metafor (Viechtbauer, 2010).

5.3. Résultats

Note importante : Par manque de temps, le processus de sélection des publications n'a pas complètement abouti pour l'ensemble des groupes et seule la recherche primaire peut à ce stade être considérée comme complète pour la totalité du jeu de données. Les groupes examinés totalement sont les bryophytes, les lichens et les champignons (travaux de S. Delabye, 2013). Les résultats présentés ici doivent donc être considérés comme partiels.

5.3.1. Structure de l'échantillon

La recherche systématique a permis d'identifier 110 publications contenant 365 comparaisons de richesse entre peuplements exploités et non exploités (3.4 comparaisons / publication en moyenne, écart-type = 3.6, minimum = 1, maximum = 27). Le tableau ci-dessous répartit les études individuelles par groupe taxonomique et par biome.

Règne		Sub-		Méditerranéen		Total	
		Boréal	boréal	Tempéré	Tempéré		Méditerranéen
Fonge	Total	42	0	19	0	2	63
	NA	4	0	1	0	0	5
	Polypores	17	0	0	0	0	17
	Microfungi	1	0	0	0	0	1
	Lichens	20	0	18	0	2	40
Animaux	Total	65	4	61	0	6	136
	Oiseaux	13	0	16	0	6	35
	Mammifères	0	4	0	0	0	4
	Arthropodes	52	0	45	0	0	97
	incl. Coléoptères saproxyliques incl. Carabes	27 2	0 0	7 10	0 0	0 0	
Plantes	Total	52	15	87	1	11	166
	Plantes vasculaires et bryophytes	9	0	4	0	0	13
	Plantes vasculaires	22	15	73	1	9	120
	Bryophytes	21	0	10	0	2	33
Total		159	19	167	1	19	365

Tableau 3 : Distribution des études sélectionnées par groupe taxonomique et biome

Globalement, les études sont assez bien distribuées entre forêt (sub-)boréales et tempérées, avec légèrement plus d'études en forêts boréales. Les forêts méditerranéennes restent le parent pauvre de ce type d'études avec seulement 20 items identifiés. De même, le nombre d'études traitant des animaux et des plantes est sensiblement équivalent, alors qu'il est moindre pour les champignons. Par contre, les taxons étudiés varient fortement selon le biome considéré, avec

une nette dominance des champignons et coléoptères saproxyliques dans le boréal, et deux fois plus d'études sur les plantes vasculaires dans le tempéré. A l'intérieur de chaque règne, le nombre d'études est également assez mal distribué avec deux fois plus d'études sur les lichens que sur le reste de champignons, une majorité d'arthropodes au sein des animaux, et de plantes vasculaires pour les plantes.

Parmi ces comparaisons, seules 140 mentionnent une abondance (i.e. nombre d'individus), tandis que 155 précisent la durée depuis la dernière coupe. Ainsi, les croisements entre différents modérateurs (biome et date d'abandon) ont rapidement limité l'analyse car les effectifs résultants étaient très faibles. De même, les effets de ces modérateurs sur l'abondance n'ont pas été étudiés.

5.3.2. Effets global et différences taxonomiques

L'analyse de l'effet global de l'exploitation sur la richesse spécifique ne montre pas d'effet significatif (Grand Mean non différent de 0, Tableau 4). Par contre, les résultats sont très variables en fonction du groupe taxonomique avec une tendance négative pour tous les groupes excepté la flore vasculaire. Cependant, cette différence n'est significative que pour les champignons, les plantes vasculaires, les bryophytes et les oiseaux, et montre une tendance négative pour les carabes et les coléoptères saproxyliques. En moyenne, l'exploitation réduit de 33% la richesse spécifique des champignons, 19% celle des bryophytes et 12% celle des oiseaux. Par contre, la richesse des plantes vasculaires est 8% supérieure en peuplement exploité.

Groupes taxonomiques	n	ln R	ES	IC-	IC+	p
Grand Mean	365	-0.03	0.02	-0.07	0.02	0.213
Champignons	23	-0.33	0.10	-0.53	-0.13	0.001 **
Lichens	40	-0.15	0.09	-0.33	0.04	0.117
Plantes vasculaires	120	0.08	0.04	0.01	0.16	0.028 *
Bryophytes	33	-0.19	0.05	-0.29	-0.09	0.000 ***
Oiseaux	35	-0.12	0.05	-0.22	-0.03	0.012 *
Arthropodes	97	0.00	0.04	-0.08	0.07	0.899
Coléoptères saproxyliques	34	-0.10	0.06	-0.21	0.01	0.070 (*)
Carabes	12	-0.22	0.13	-0.47	0.03	0.084 (*)

n : nombre d'études ; ln R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001 ; **p<0.01 ; *p<0.05 ; (*) p<0.1

Tableau 4 : Comparaison des richesses spécifiques (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités

En termes d'abondance, seuls quatre groupes ont été inclus dans l'analyse (Tableau 5). Malgré des tendances comparables aux résultats sur la richesse, seuls les oiseaux présentent un résultat significatif avec une magnitude un peu plus forte que le résultat sur la richesse (17%).

Groupes taxonomiques	n	ln R	ES	IC-	IC+	p
Grand Mean	140	-0.04	0.05	-0.14	0.07	0.495
Plantes vasculaires	36	0.14	0.12	-0.09	0.38	0.231
Oiseaux	29	-0.17	0.08	-0.33	-0.02	0.026 *
Arthropodes	58	0.05	0.07	-0.10	0.19	0.525
Coléoptères saproxyliques	29	-0.08	0.09	-0.26	0.09	0.336

n : nombre d'études ; ln R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001 ; **p<0.01 ; *p<0.05 ; (*) p<0.1

Tableau 5 : Comparaison des abondances (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités

5.3.3. Effets du biome

L'étude de l'effet global du biome (Tableau 6) montre que les réponses varient fortement d'un biome à l'autre sans pour autant qu'une tendance se dégage nettement. Le seul résultat significatif concerne le boréal avec plus de richesse en non exploité. Cependant, l'hétérogénéité des distributions des taxons dans les différents biomes ne rend pas ce résultat très robuste.

Au niveau de chaque taxon, seules les bryophytes montrent des résultats significatifs à la fois en boréal et en tempéré avec une magnitude plus forte en tempéré (28% d'espèces en moins dans

l'exploité) qu'en boréal (16%). Parmi les autres groupes, les seuls résultats notables concernent les lichens qui montrent un effet négatif dans le boréal (30% d'espèces en moins dans l'exploité) alors qu'aucun effet n'est détecté dans le tempéré, et inversement pour les oiseaux (17% d'espèces en moins dans l'exploité en tempéré). Enfin, les plantes vasculaires montrent une tendance vers une richesse plus forte en exploité qu'en non exploité pour le tempéré, alors que les autres biomes ne montrent pas de résultat.

Il faut cependant noter que lorsque le jeu de données est divisé en fonction du biome, les effectifs permettant le calcul des tailles d'effets par biome et par taxon diminuent fortement et certaines modalités ne sont plus représentées que par une ou deux études (e.g. lichens en tempéré, [Boch et al., 2013](#); coléoptères saproxyliques en tempéré, [Ohsawa, 2004b](#) / [Ohsawa, 2004a](#)).

Groupe taxonomique	Biome	n	ln R	ES	IC-	IC+	p
Total	Boréal	159	-0.08	0.03	-0.15	-0.02	0.012 *
	Sub-Boréal	19	0.10	0.10	-0.10	0.29	0.322
	Méditerranéen	19	-0.12	0.09	-0.30	0.06	0.187
	Tempéré	167	0.02	0.03	-0.04	0.08	0.512
Bryophytes	Boréal	21	-0.16	0.06	-0.28	-0.03	0.012 *
	Tempéré	10	-0.28	0.10	-0.48	-0.08	0.005 **
Lichens	Boréal	20	-0.31	0.14	-0.58	-0.04	0.027 *
	Tempéré	18	0.01	0.14	-0.26	0.28	0.942
Oiseaux	Boréal	13	0.03	0.08	-0.12	0.19	0.675
	Tempéré	16	-0.17	0.06	-0.30	-0.04	0.008 *
Arthropodes	Boréal	52	0.00	0.05	-0.10	0.10	0.972
	Tempéré	45	-0.01	0.05	-0.11	0.10	0.883
Coléoptères saproxyliques	Boréal	27	-0.09	0.06	-0.21	0.04	0.177
	Tempéré	7	-0.16	0.12	-0.40	0.08	0.196
Plantes vasculaires	Boréal	22	0.02	0.09	-0.16	0.20	0.827
	Sub-Boréal	15	0.18	0.12	-0.07	0.42	0.159
	Tempéré	73	0.09	0.05	0.00	0.19	0.062 (*)

n : nombre d'études ; ln R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1

Tableau 6 : Comparaison des richesses en fonction du biome

5.3.4. Effets de la date d'abandon dans les forêts non exploitées

La date d'abandon d'exploitation dans les forêts non exploitées n'a globalement que peu d'effet sur les variations de richesse taxonomique. Au niveau global, tous groupes confondus, plus la date d'abandon est ancienne, plus le rapport des richesses en exploité et en non exploité diminue, ce qui signifie que la différence augmente au profit de la forêt non exploitée. La magnitude de cet effet est cependant faible puisqu'après 50 ans d'abandon, la richesse en non exploité n'est que de 2% supérieure à celle de l'exploité. La même tendance apparaît uniquement pour les champignons avec une magnitude un peu plus forte (3% à 50 ans alors que la richesse est plus élevée de 13% en exploité après 20 ans de non exploitation).

Pour l'ensemble des autres groupes, aucun effet de la date d'abandon n'est détecté. Une nouvelle fois, il faut noter que la diminution du nombre d'études individuelles due à la ventilation par groupe taxonomique rend les résultats peu robustes, d'autant plus que la répartition des dates d'abandon n'est pas uniforme au sein d'un groupe, ni homogène d'une groupe à l'autre.

Groupe taxonomique	Amplitude	Variables	In R	ES	IC-	IC+	p	%20ans	%50ans	
Total (n=155)	[20 ; 160]	intrcpt	0.091	0.066	-0.039	0.220	0.171			
		TSA.UNM	-0.002	0.001	-0.004	-0.001	0.004	**	4.8	-1.9
Champignons (n=18)	[50 ; 160]	intrcpt	0.230	0.174	-0.110	0.571	0.185			
		TSA.UNM	-0.005	0.002	-0.008	-0.002	0.001	***	13.2	-3.4
Lichens (n=20)	[25 ; 126]	intrcpt	0.276	0.420	-0.548	1.100	0.511			
		TSA.UNM	-0.006	0.005	-0.015	0.003	0.162		16.0	-4.3
Oiseaux (n=18)	[30 ; 100]	intrcpt	-0.365	0.176	-0.711	-0.020	0.038	*		
		TSA.UNM	0.004	0.003	-0.001	0.010	0.134		-24.7	-14.8
Arthropodes (n=41)	[40 ; 160]	intrcpt	-0.029	0.121	-0.267	0.209	0.808			
		TSA.UNM	-0.001	0.001	-0.003	0.002	0.560		-4.4	-6.7
Coléoptères saproxyliques (n=17)	[40 ; 160]	intrcpt	0.072	0.157	-0.236	0.380	0.646			
		TSA.UNM	-0.002	0.002	-0.005	0.001	0.180		3.1	-3.2
Bryophytes (n=12)	[37.5 ; 100]	intrcpt	-0.257	0.225	-0.699	0.185	0.254			
		TSA.UNM	0.002	0.003	-0.005	0.008	0.626		-20.3	-16.6
Plantes vasculaires (n=45)	[20 ; 140]	intrcpt	0.134	0.102	-0.066	0.335	0.188			
		TSA.UNM	-0.001	0.001	-0.003	0.002	0.672		13.0	11.0

Amplitude : bornes minimales et maximales de la durée depuis la dernière exploitation ; Intrcpt : ordonnée à l'origine ; TSA.UNM : effet de la durée depuis l'abandon de gestion dans le non exploité ; n : nombre d'études ; In R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1 ; %20ans (%50ans) : différence en % entre la richesse en peuplement exploité et non exploité après 20 ans (resp. 50 ans) d'abandon. Une valeur négative signifie que la richesse est plus forte en forêt non exploitée.

Tableau 7 : Comparaison des richesses en fonction de la date de dernière exploitation dans le non exploité

5.4. Eléments de discussion

Contrairement aux résultats obtenus pour les forêts tempérées et boréales européennes ([Paillet et al., 2010](#)), nous n'avons pas ici détecté d'effet global de l'exploitation forestière sur la richesse ou sur l'abondance. Cela est sans doute dû à une distribution plus équilibrée des études individuelles pour chaque groupe taxonomique (notamment entre zones tempérée et boréale). Par contre, au niveau taxonomique, nous retrouvons plusieurs tendances identifiées lors de la première méta-analyse :

- Les plantes vasculaires sont globalement favorisées par l'exploitation forestière, mais avec une magnitude relativement faible (de l'ordre de 8% de richesse en plus) ;
- Les bryophytes et les champignons, et marginalement les coléoptères saproxyliques et carabiques, sont défavorisés par l'exploitation, avec des effets pouvant atteindre 20% de richesse en plus en zone non exploitée pour les bryophytes et 33% pour les champignons. Cependant, les résultats observés sur les coléoptères sont moins nets que [Paillet et al. \(2010\)](#) et d'une magnitude plus faible.

Pour d'autres groupes, des divergences entre les résultats précédemment obtenus et les résultats présents sont apparues :

- La présente méta-analyse ne montre pas d'effet de l'exploitation forestière sur les lichens, alors que l'effet était significatif et fort pour la précédente. Cela peut sans doute s'expliquer par l'inclusion d'une proportion plus grande d'études en forêt tempérée où il n'y a pas d'effet, alors que l'effet persiste en forêt boréale. Cependant, les études tempérées sont principalement issues d'une seule et même publication ([Boch et al., 2013](#)) ;
- Les oiseaux sont négativement impactés par l'exploitation forestière (12% de richesse et 17% d'abondance en moins dans l'exploité) alors qu'aucun effet n'avait été détecté précédemment. La raison est sans doute la même que précédemment avec un plus grand nombre d'études incluses dans la présente analyse, et un effet significatif en tempéré mais pas en boréal.

Pour l'effet biome, on constate une différence notable pour l'ensemble du jeu de données où on retrouve une richesse significativement moins élevée en peuplement exploité qu'en forêt non exploitée dans le boréal, alors que les autres biomes ne montrent pas d'effet. Cela s'explique en grande partie par des effets négatifs et significatifs sur les bryophytes, les lichens et les champignons (une seule étude en milieu tempéré), qui sont des groupes particulièrement sensibles à l'exploitation. Au contraire, les effets sur les plantes vasculaires et les oiseaux semblent plus marqués pour des latitudes inférieures. Au final, le seul effet significatif convergent concerne les bryophytes, avec des effets plus forts en zone tempérée.

La date d'abandon montre un effet négatif de l'exploitation au niveau global et pour les champignons: plus la dernière exploitation est ancienne dans le non exploité, plus la différence de richesse est forte en faveur du non exploité. Ce résultat confirme ce qui avait été observé précédemment au niveau global et pour les champignons. Par contre, les résultats pour les carabes et les coléoptères saproxyliques n'ont pas été confirmés par cette étude. Ces effets sont malgré tout globalement faibles (e.g. +3.4% de richesse en champignons dans les zones non exploitées après 50 ans), ce qui montre que le temps nécessaire à la restauration de la biodiversité une fois l'exploitation abandonnée peut être très long, ou bien que l'impact de l'exploitation reste modéré.

6. LIEN ENTRE BIODIVERSITÉ ET DIFFÉRENTS INDICATEURS LIÉS À LA GESTION : UNE PROPOSITION D'APPROCHE MULTI-TAXONOMIQUE

Nous proposons dans cette partie une première ébauche d'analyse multi-taxonomique de la réponse de la biodiversité à l'arrêt de l'exploitation et à divers autres facteurs explicatifs qui pourraient être améliorés dans le cadre de la gestion. Pour cela, nous avons d'abord résumé les différents types de variables explicatives à notre disposition, leur relation à l'arrêt de l'exploitation et à la durée depuis la dernière exploitation (partie 6.1) et leurs corrélations. Ceci nous a permis de définir seize modèles explicatifs des variations de la biodiversité, qui pouvaient élarger plus ou moins nettement aux catégories de descripteurs de (i) naturalité anthropique ; (ii) naturalité biologique ; (iii) variables plus orthogonales et liées à la gestion courante des forêts. Nous avons par ailleurs défini treize métriques de biodiversité associées aux sept groupes taxonomiques (cf. partie 6.2).

Notre analyse a consisté à étudier comment ces treize métriques de biodiversité répondaient aux 16 modèles écologiques définis ci-dessus. Pour cela, nous avons adopté une approche résolument quantitative que nous pensons plus adaptée à la comparaison entre nos différentes métriques de biodiversité qu'une approche uniquement fondée sur la significativité statistique (cf. partie 6.3). Cela nécessite de définir un niveau de variation a priori de la variable écologique dont on souhaite jauger l'effet sur la biodiversité. La définition de cette « variation caractéristique » dépend des objectifs de l'analyse. C'est pourquoi nous définirons plusieurs niveaux de variation, un associé à un point de vue « gestion courante », un autre davantage tourné vers la gestion conservatoire. Après avoir présenté nos résultats (partie 6.4 à 6.5), nous discuterons des intérêts et limites de notre approche et des résultats obtenus (partie 6.6). Ces résultats seront commentés en relation avec les analyses effectuées taxon par taxon dans la partie suivante (7).

6.1. Réponse des paramètres écologiques à l'arrêt de l'exploitation

6.1.1. Variables dendrologiques / dendrométriques

Cette partie s'appuie sur les résultats issus de [Pernot et al. \(2013\)](#) et de [Paillet et al. \(In Prep.\)](#). De nombreuses variables dendrométriques ont pu être dérivées des mesures de terrain réalisées (Annexe 2.1) et leur analyse a fourni de nombreux résultats. La présentation de l'ensemble de ces résultats nous semblait cependant fastidieuse dans le cadre de ce rapport, nous avons donc focalisé la présentation sur des facteurs réputés représentatifs des vieilles forêts (« old-growth attributes », sensu [Bauhus et al., 2009](#)), et potentiellement influencés par la mise en réserve. Les études comparant la structure des peuplements exploités et non exploités ([Burrascano et al., 2013](#) / [Christensen et al., 2005](#)) montrent en effet que ces dernières sont :

- plus riches en très gros arbres ;
- plus riches en bois mort : les gros arbres morts sur pied sont plus nombreux, le volume de bois mort au sol est plus important, ainsi que l'hétérogénéité des pièces de bois mort en termes de dimensions ou de classes de décomposition.

Les différences structurales entre les peuplements exploités et les peuplements non exploités, bien que très variables selon les contextes, sont claires lorsqu'on compare des peuplements

intensivement exploités et des peuplements subnaturels, où toute exploitation a cessé il y a au moins 50 ans. La plupart des études, conduites en Europe centrale ou en Europe du Nord, se sont ainsi intéressées aux deux extrêmes d'un gradient d'intensité de gestion très étiré. Par contre, à ce jour, peu d'études ont été menées en forêt tempérée dans un contexte où le gradient d'intensité de gestion est souvent moins large, d'abord en raison d'une gestion forestière plus extensive (sylviculture à couvert continu, rotations longues, essences natives), ensuite parce que l'abandon de l'exploitation forestière dans la plupart des réserves est encore récent.

Notre objectif principal est ainsi, dans ce contexte :

- de vérifier si la structure des peuplements non exploités diffère significativement de celle des peuplements exploités ;
- de préciser les paramètres structuraux (densité, surface terrière, volume, distribution des diamètres,...) qui réagissent à l'abandon de l'exploitation.

De plus, la reconstitution historique des activités sylvicoles appliquées dans les parcelles forestières où se trouvent nos placettes permet de tester l'hypothèse selon laquelle les différences structurales entre peuplements exploités et non exploités s'accroissent avec l'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

Dans ce cadre, la réponse des variables structurelles dérivées des mesures dendrométriques a été analysée en fonction de deux variables explicatives :

- l'exploitation forestière (exploité vs. non exploité) : dans un premier temps pour l'ensemble du jeu de données, puis séparément pour la plaine et la montagne ;
- l'ancienneté de la dernière exploitation (variable continue, en années).

Effets de la mise en réserve sur le bois vivant

Les arbres vivants sont significativement plus nombreux en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+22,5 %) (Tableau 8).

Variables		Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous massifs	Total	22,5	0,047	*	508,8 (447,7 ; 580,7)	623,4 (554,9 ; 703,6)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	105,0	0,008	**	3,4 (2,0 ; 5,0)	7,0 (6,0 ; 8,5)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	15,5	0,231	ns	21,4 (18,7 ; 25,6)	24,7 (20,9 ; 30,1)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	-9,0	0,303	ns	120,9 (108,1 ; 136,7)	109,7 (97,3 ; 126,3)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	36,0	0,031	*	345,3 (283,9 ; 420,6)	469,7 (407,4 ; 547,6)
Plaine	Total	29,2	0,037	*	491,3 (411,2 ; 580,0)	634,9 (547,4 ; 727,6)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	144,2	0,004	**	2,6 (1,3 ; 4,3)	6,3 (5,2 ; 8,0)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	18,8	0,142	ns	14,9 (12,2 ; 18,2)	17,7 (15,3 ; 21,0)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	-23,0	0,012	*	103,4 (87,2 ; 117,9)	79,7 (68,2 ; 93,1)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	45,4	0,018	*	352,8 (277,2 ; 444,7)	512,8 (432,6 ; 606,6)
Montagne	Total	7,9	0,589	ns	549,1 (467,9 ; 673,2)	592,3 (484,4 ; 733,2)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	37,3	0,320	ns	5,5 (3,2 ; 8,8)	7,6 (5,6 ; 11,2)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	17,6	0,380	ns	32,8 (26,4 ; 42,7)	38,6 (28,7 ; 51,8)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	2,4	0,848	ns	155,9 (131,2 ; 186,6)	159,7 (132,1 ; 195,2)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	6,1	0,77	ns	360,7 (279,7 ; 491,5)	382,9 (282,4 ; 521,4)

Coef : coefficient de multiplication exprimé en pourcentage appliqué à la valeur moyenne de la variable entre peuplements exploités et non exploités. p : valeur de probabilité utilisant des quantiles bayésiens (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; (*) $p < 0,1$; ns : résultat non significatif)

Tableau 8 : Comparaisons de densités de bois vivants (n/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.

A l'inverse, la densité des très gros et des petits bois vivants est significativement supérieure en réserve : respectivement 3 tiges/ha et 345 tiges/ha en moyenne en peuplements exploités contre 7 tiges/ha et 470 tiges/ha en moyenne en peuplements non exploités. La surface terrière des bois vivants est significativement plus élevée en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+16,5 %) (Tableau 9). Les très gros bois vivants présentent les plus fortes variations relatives avec 1,5 m²/ha en peuplements exploités contre 3,5 m²/ha en peuplements non exploités (+145,0 %).

Variables		Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous Massifs	Total	16,5	0,001	**	22,9 (21,7 ; 24,2)	26,7 (25,2 ; 28,3)
	Très gros bois (D _{1,30} > 67,5 cm)	145,0	0,004	**	1,4 (0,8 ; 2,3)	3,5 (3,0 ; 4,2)
	Gros bois (47,5 < D _{1,30} ≤ 67,5 cm)	19,5	0,160	ns	5,0 (4,4 ; 6,1)	6,0 (5,1 ; 7,3)
	Moyens bois (22,5 < D _{1,30} ≤ 47,5 cm)	-3,0	0,737	ns	9,7 (8,7 ; 10,9)	9,4 (8,4 ; 10,7)
	Petits bois (D _{1,30} ≤ 22,5 cm)	29,5	0,084	(*)	5,0 (4,1 ; 6,0)	6,5 (5,6 ; 7,6)
Plaine	Total	14,5	0,005	**	19,8 (18,4 ; 21,2)	22,6 (21,2 ; 24,1)
	Très gros bois (D _{1,30} > 67,5 cm)	11,0	0,001	**	1,0 (0,5 ; 1,8)	3,1 (2,6 ; 4,0)
	Gros bois (47,5 < D _{1,30} ≤ 67,5 cm)	19,4	0,140	ns	3,6 (2,9 ; 4,4)	4,3 (3,7 ; 5,1)
	Moyens bois (22,5 < D _{1,30} ≤ 47,5 cm)	-20,4	0,012	*	8,3 (7,2 ; 9,4)	6,6 (5,8 ; 7,6)
	Petits bois (D _{1,30} ≤ 22,5 cm)	41,9	0,052	(*)	4,8 (3,6 ; 6,2)	6,8 (5,8 ; 8,2)
Montagne	Total	18,6	0,015	ns	28,2 (25,8 ; 30,6)	33,5 (30,1;36,7)
	Très gros bois (D _{1,30} > 67,5 cm)	28,3	0,490	ns	2,8 (1,5 ; 4,5)	3,6 (2,6 ; 5,0)
	Gros bois (47,5 < D _{1,30} ≤ 67,5 cm)	23,1	0,273	ns	7,7 (6,2 ; 10,0)	9,4 (7,0 ; 12,8)
	Moyens bois (22,5 < D _{1,30} ≤ 47,5 cm)	11,1	0,960	ns	13,1 (11,2 ; 15,6)	14,6 (12,2 ; 17,5)
	Petits bois (D _{1,30} ≤ 22,5 cm)	3,0	0,871	ns	5,4 (4,2 ; 7,2)	5,6 (4,1 ; 7,4)

Abréviations : cf. Tableau 8.

Tableau 9 : Comparaison de surface terrière des bois vivants (m²/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.

En plaine, des différences similaires sont observées pour la densité et la surface terrière (respectivement +29,2 % et +14,5 %). Les réponses des très gros bois vivants et des petits bois vivants ont même tendance à s'accroître. La densité et la surface terrière des moyens bois vivants sont, quant à elles, significativement et négativement impactées par la mise en réserve (respectivement -23,0 % et -20,4 %).

En montagne, aucune variable liée au bois vivant ne répond au gradient d'exploitation.

Effets de la mise en réserve sur le bois mort total

Le volume de bois mort est significativement plus élevé en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+359,5 %) (Tableau 10).

	Variabes	Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous massifs	Total	359,5	<0,001	***	11,1 (7,1 ; 17,4)	50,9 (44,6 ; 60,9)
	Debout	359,0	<0,001	***	4,6 (2,9 ; 9,3)	21,2 (17,9 ; 27,5)
	Au sol	375,7	<0,001	***	6,2 (3,6 ; 9,9)	29,6 (25,2 ; 36,1)
Plaine	Total	645,9	<0,001	***	5,6 (3,5 ; 9,0)	41,7 (34,2 ; 52,7)
	Debout	785,9	<0,001	***	1,5 (0,8 ; 3,6)	13,6 (10,6 ; 18,5)
	Au sol	584,1	<0,001	***	4,1 (2,4 ; 6,9)	28,2 (22,7 ; 36,6)
Montagne	Total	76,2	0,02	*	34,6 (23,1 ; 49,6)	61,0 (47,2 ; 81,1)
	Debout	163,5	0,017	ns	12,5 (5,7 ; 21,6)	33,1 (23,7 ; 49,2)
	Au sol	36,7	0,198	ns	20,8 (14,4 ; 30,0)	28,4 (20,5 ; 39,9)

Abréviations : cf. Tableau 8.

Tableau 10 : Comparaison des volumes de bois mort (m³/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par type de bois mort, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne

Les volumes de bois mort sont significativement plus élevés dans les peuplements non exploités en plaine comme en montagne, mais la magnitude de l'effet diffère fortement : +645,9 % en plaine (5,6 vs. 41,7 m³/ha) contre +76,2 % (34,6 vs. 61,0 m³/ha) en montagne, essentiellement du fait des très faibles volumes en peuplements exploités de plaine.

Effets de la mise en réserve sur le bois mort debout

La densité de bois mort debout, tous types confondus (arbres morts entiers, chandelles et souches) ne diffère pas significativement entre les peuplements exploités et non exploités. Cependant, en isolant la réponse des souches, nos résultats indiquent que leur densité est significativement et négativement impactée par la mise en réserve (-70,0 %) avec en moyenne 63 souches/ha en peuplements exploités contre 19 souches/ha en peuplements non exploités. En plaine et en montagne, nous observons des résultats similaires pour la densité de bois mort. Seule la densité de souches en plaine est significativement impactée par le gradient d'exploitation : on dénombre en moyenne 57 souches/ha en peuplements exploités et 14 souches/ha en peuplements non exploités (-76,0 %).

Le volume de bois mort debout est significativement plus élevé en peuplements non exploités par rapport aux peuplements exploités (+359,0 %). Toutes les variables dérivées du volume de bois mort debout sont significativement plus élevées en peuplements non exploités hormis le volume des petits bois morts debout.

En plaine, les résultats sont similaires, hormis pour les volumes de moyens bois qui ne sont pas impactés par la mise en réserve, et des petits bois qui tendent à être plus élevés en peuplements non exploités. En montagne, les différences sont moins marquées puisque seuls les volumes des gros (+296,0 %) et des moyens bois morts debout (+500,0 %) sont significativement plus élevés en peuplements non exploités.

Effets de la mise en réserve sur le bois mort au sol

Le volume de bois mort au sol est significativement plus élevé en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+375,0 %). Toutes les variables dérivées du volume de bois mort au sol sont significativement plus élevées en peuplements non exploités hormis le volume des petits bois (Tableau IV).

En plaine, on observe les mêmes tendances. Le volume des petits bois mort au sol est également significativement plus élevé en peuplements non exploités (+584,1 %).

En montagne, seuls les volumes des gros bois morts au sol (+310,3 %) et moyens bois morts au sol (+198,6 %) sont significativement plus élevés en peuplements non exploités.

Effets de l'ancienneté de la dernière exploitation forestière...

En moyenne, la dernière exploitation forestière remonte à 9 ans (+/- écart type : 12 ans) en peuplements exploités (respectivement 7 +/- 5,6 ans en plaine et 16 +/- 16 ans en montagne) et à 46 +/- 38 ans en peuplements non exploités (respectivement 45 +/- 39 ans en plaine et 49 +/- 38 ans en montagne). Ainsi, comme le montrent les variations très larges autour de la moyenne, certaines parcelles dans les réserves forestières ont pu subir des coupes récentes (avant la mise en réserve) et à l'inverse certaines parcelles en peuplements exploités n'ont pas subi de coupes pendant plusieurs rotations.

... sur le bois vivant

Après 50 ans d'arrêt d'exploitation, la densité et la surface terrière des très gros bois vivants augmentent respectivement de 47,4 % et 63,4 % (). Les autres variables ne répondent pas significativement à l'ancienneté de l'arrêt d'exploitation.

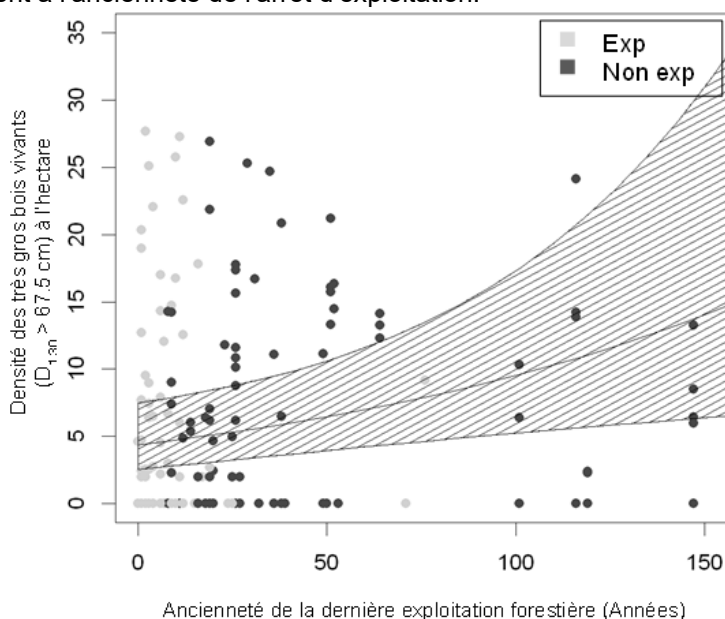


Figure 8 : Densités de très gros bois vivants à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.

... sur le bois mort

Hormis pour les petits bois, l'ensemble des variables dendrométriques liées au bois mort est significativement influencé par l'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

La densité des bois morts debout, tous types confondus, diminue significativement avec l'ancienneté de la dernière exploitation forestière (-24,1 %) avec en moyenne 99 tiges/ha juste après une exploitation forestière et 75 tiges/ha après 50 ans d'ancienneté de la dernière exploitation forestière. Cette tendance s'explique principalement par la diminution de la densité de petits bois morts debout – peut-être associée aux dégâts liés à l'exploitation. Elle s'accompagne d'une diminution encore plus drastique de la densité de souches au cours du temps. Il y a en moyenne 84,5 souches/ha juste après une exploitation forestière et 12 souches/ha après 50 ans (-85,8 %, Figure 9).

A l'exception des souches et des petits bois, les volumes de tous les types de bois mort augmentent significativement avec l'ancienneté de l'arrêt d'exploitation forestière : le volume de bois mort total, le volume de bois mort debout et le volume de bois mort au sol, augmentent respectivement de 73,2 %, 109,0 % et 69,8 % après 50 ans d'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

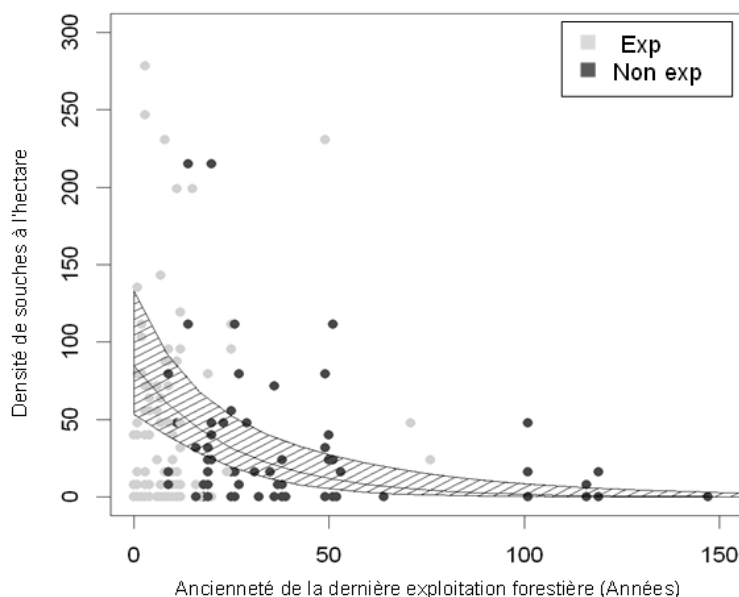


Figure 9 : Densités de souches à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.

Éléments de discussion

Pour la discussion complète sur ces aspects, on pourra se reporter à l'ensemble de l'article en annexe 2.1. Nous ne reprenons ici que les points essentiels.

La structure des peuplements exploités et des peuplements non exploités étudiés est significativement différente pour les trois descripteurs dendrométriques analysés : densités, surfaces terrières et volumes. Les réserves forestières présentent donc des peuplements aux caractéristiques typiques de stades plus matures que ceux présents en peuplements exploités. Cependant, ces résultats sont moins marqués en montagne qu'en plaine.

Notre étude montre qu'en moyenne les réserves forestières françaises contiennent 7 tiges de très gros bois vivants par hectare ($D_{1,30}$ supérieur ou égal à 67,5 cm) contre 3,5 en peuplements exploités. Malgré des différences marquées avec les peuplements exploités –en termes de très gros bois mais aussi de bois mort –, les peuplements non exploités sont encore en deçà de ce que l'on trouve dans d'autres forêts européennes. [Nilsson et al. \(2002\)](#) suggèrent par exemple que 10 à 20 très gros bois vivants ($D_{1,30}$ supérieur à 70 cm) par hectare peuvent être considérés comme des valeurs typiques des vieilles hêtraies d'Europe centrale. De même, les chiffres moyens de volume de bois mort en réserve intégrale de GNB sont plus de moitié moins que les chiffres rapportés par [\(Christensen et al., 2005\)](#) sur 86 hêtraies européennes en réserve intégrale (130 m³/ha).

Au-delà d'éventuelles différences stationnelles, ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les peuplements des réserves forestières françaises concernées par le projet sont encore à des phases jeunes du cycle sylvigénétique par rapport à certaines forêts naturelles européennes. D'autre part, les différences entre peuplements exploités et non exploités confirment que l'exploitation forestière tend à éliminer les arbres sénescents et tronquer les phases matures du cycle sylvigénétique ([Gosselin, 2004](#)). Ces différences sont cependant moins marquées en montagne qu'en plaine, ce qui reflète des historiques et des conditions d'accès différents pour ces deux contextes.

6.1.2. Indice d'abrouissement

L'arrêt de l'exploitation et la création de zones de quiétude dans des espaces naturels protégés (par exemple les réserves forestières intégrales) pourraient modifier l'habitat pour les grands herbivores et changer leur comportement. Dans un contexte de généralisation des hausses des populations d'ongulés sauvages en France, les réserves biologiques intégrales pourraient servir de zones de refuges contre le dérangement humain et indirectement augmenter localement la pression et l'impact sur les écosystèmes forestiers et leur environnement.

Dans le cadre de ce projet, nous avons évalué si la disponibilité alimentaire et la répartition spatiale de la pression d'herbivorie des grands herbivores (le Chevreuil, le Cerf élaphe et le Chamois) diffèrent au sein des massifs forestiers entre peuplement exploité et non-exploité, et leurs potentielles conséquences pour la biodiversité (voir paragraphe 6.4.1).

Nous avons effectué des relevés de végétation (relevés de type Aldous, Annexe 1.3), sur 187 points des 213 placettes GNB, répartis dans treize massifs forestiers à part égale entre les parties exploitées et non-exploitées. Un relevé Aldous consiste à estimer la disponibilité alimentaire hivernale en inventoriant toutes les espèces végétales ligneuses et semi-ligneuses accessibles aux grands herbivores en fin d'hiver et leur recouvrement sur des petites placettes équivalent à un patch alimentaire (3 sous-placettes de 40 m² par placette d'échantillonnage). Le taux d'abrouissement sur les différentes espèces présentes est également estimé, ce qui permet d'évaluer la pression d'herbivorie (la consommation du matériel végétale par les grands herbivores pondérée par la disponibilité) à l'échelle du point.

Nous avons montré que la disponibilité alimentaire était sensiblement similaire à l'échelle du patch alimentaire (40m²) entre peuplement exploité et non-exploité et qu'elle variait en fonction de la lumière et des conditions environnementales spécifiques aux massifs.

Concernant les préférences alimentaires, nous avons trouvé que l'appétence des espèces variait entre espèces végétales et en fonction de l'appétence des espèces voisines, mais nous n'avons pas pu mettre en évidence de variations au sein du massif entre peuplement exploité et non-exploité. La Ronce était l'espèce la plus recherchée par les animaux. En comparant l'écart entre les espèces les plus appétentes et les espèces les moins appétentes, nous pensons que nous pourrions obtenir un indice global de la pression d'herbivorie à l'échelle du massif qui pourrait être utilisé à des fins de comparaison entre les massifs.

Au niveau de la pression d'herbivorie, nous avons trouvé que la masse abrouïe et le taux d'abrouïissement moyen étaient légèrement plus forts en peuplement non-exploité qu'en peuplement exploité (Figure 10), et nous avons observé que les taux d'abrouïissement les plus forts sont plus souvent observés en forêt non exploitée, alors que les plus faibles sont moins fréquents. Ce constat laisse à penser que les grands ongulés auraient tendance à stationner plus longtemps dans les zones en réserve. Nous conseillons d'utiliser l'un des deux indices (la masse abrouïe ou le taux d'abrouïissement moyen) comme une mesure de la pression d'herbivorie à l'échelle du point afin de l'intégrer comme une co-variable dans les analyses sur les effets sur la biodiversité.

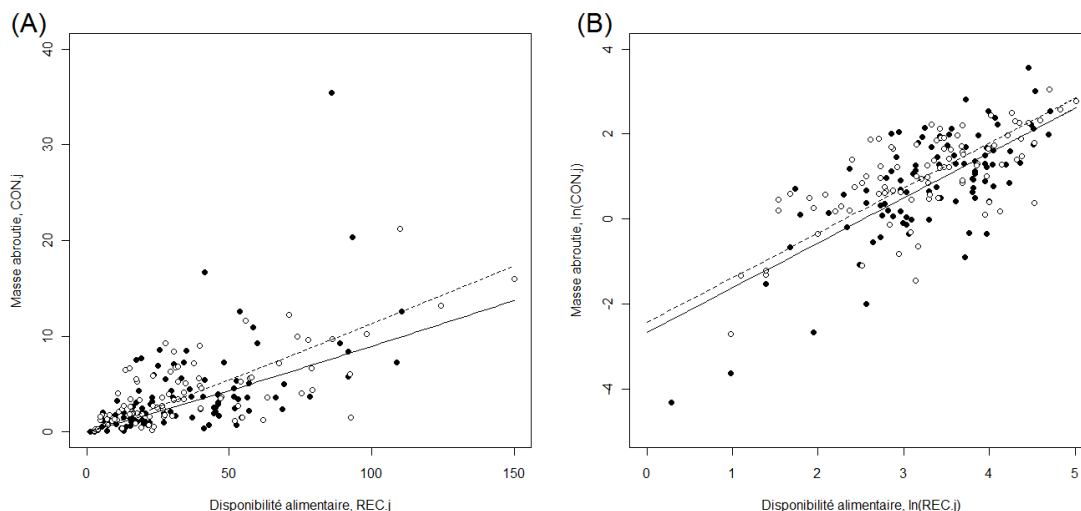


Figure 10. La masse abroulée, $CON_{j,i}$, en fonction de la disponibilité alimentaire, $REC_{j,i}$. Peuplement exploité = symbole/ligne plein(e) ; Peuplement non-exploité = symbole ouvert et ligne en tiret.

En conclusion, les résultats montrent une tendance à une pression d'herbivorie par les grands herbivores légèrement plus forte en peuplement non-exploité qu'en peuplement exploité. Cette différence reste très faible et marginale par rapport aux différences de pression d'herbivorie entre massifs. Cependant, il nous paraît pertinent que ce facteur soit pris en compte à la fois à l'échelle de la placette comme une co-variable dans les analyses pour tester l'effet de l'arrêt d'exploitation et à l'échelle du massif comme facteur environnemental pour étudier un éventuel effet sur les autres taxons étudiés – avec par ordre de priorité la flore (vasculaire et bryophytes), l'entomofaune (insectes carabidés) et l'avifaune dans le cadre du projet.

6.2. Résumé des gradients écologiques et définition des modèles explicatifs

Pour sélectionner les variables explicatives parmi l'ensemble des variables disponibles à l'échelle de la placette, nous avons établi l'arbre des corrélations entre variables, estimées par le carré du coefficient de Pearson – cf. Figure 11). La méthode d'agglomération choisie est la méthode « average » : la distance entre deux clusters est égale à la distance moyenne entre chacun des points de chaque cluster. Lorsque 2 variables sont corrélées avec un coefficient de Pearson au carré supérieur à 0.6, une seule des deux variables est retenue pour l'analyse – sauf en cas d'hypothèse biologique sous-jacente forte, ou en cas de variable très utilisée dans la littérature. Ainsi, nous avons maintenu simultanément, en dépit de leur forte corrélation, le volume de bois mort au sol, le volume total de bois mort et le ratio de volume Bois mort/ Volume total (Bois Mort + Bois vivant). Nous avons aussi maintenu la variable « surface de réserve dans un rayon de 500 m », quoique très corrélée à la variable gestion. Les variables corrélées n'ont pas vocation à apparaître dans le même modèle explicatif statistique, mais à apparaître dans des modèles différents qui seront comparés.

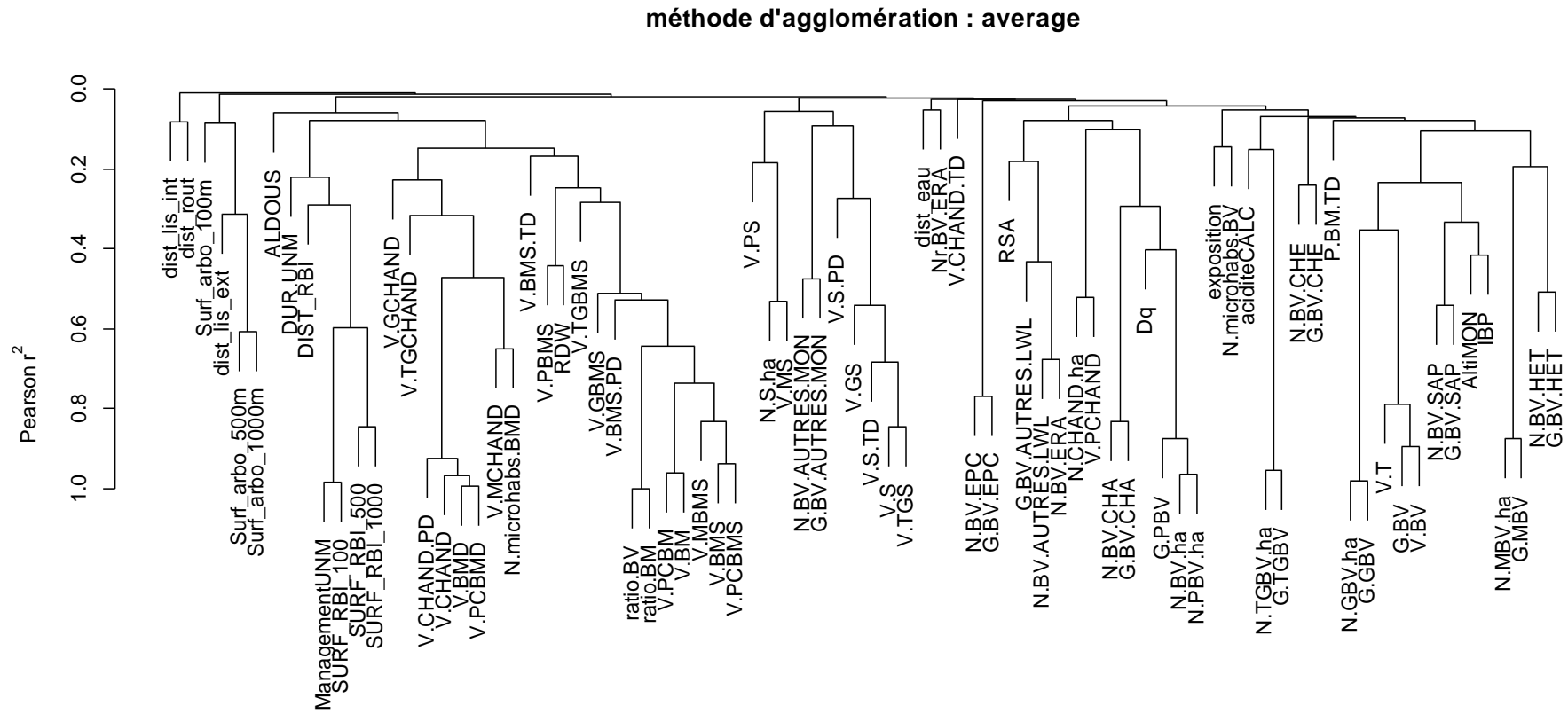


Figure 11. Arbre de corrélations (coefficient r^2 de Pearson) des variables explicatives. Méthode d'agglomération : average (cf. texte).

L'Annexe 4 présente les variables retenues sur la base de l'étude de la variabilité et des corrélations entre variables écologiques. C'est en partie sur cette base que nous avons défini 16 modèles explicatifs, mais aussi à partir d'arguments écologiques ou liés à la gestion. Ces 16 modèles (Tableau 11) résument partiellement la problématique du projet GNB. Nous avons comparé le pouvoir explicatif de ces 16 modèles entre eux, ainsi qu'au modèle nul où aucun effet écologique intra-massif n'était inclus. Comme prévu, ces modèles peuvent être regroupés en trois catégories (cf. aussi Tableau 11).

Ces grands types de modèles ont été choisis pour trois raisons, en plus des connaissances scientifiques résumées ci-dessous. En premier lieu, les variables individuelles comprises dans ces modèles n'étaient pas fortement corrélées (cf. supra). Ensuite, ces modèles reprennent le cœur de la problématique du projet GNB (Gestion, Naturalités et Biodiversité) ; or c'était une demande explicite du Ministère de l'Ecologie au début du projet GNB de cerner dans la biodiversité ce qui dépend de la naturalité anthropique, de ce qui dépend de variables favorisées par la mise en réserve mais qui pourraient aussi être améliorées dans le cadre de la gestion courante et enfin de ce qui dépend de variables liées à la gestion mais a priori pas fortement influencées par la mise en réserve. Enfin, nous avons choisi ces modèles car la plupart sont associés à des indicateurs de biodiversité utilisés, entre autres, dans le cadre du rapportage sur la gestion forestière durable en France et en Europe (par exemple : V.BM et V.BMTypes, G.BV, R.BVess) . D'autres modèles incluent des candidats indicateurs (R.MH, Ratio.BM, R.BM...).

6.2.1. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité anthropique »

Le premier modèle associé à la naturalité anthropique correspond simplement à la différence entre peuplements exploités et peuplements non-exploités (modèle MAN dans le Tableau 11). Il fait de ces deux types de forêts des groupes séparés pour l'analyse statistique, faisant donc l'hypothèse que l'arrêt de l'exploitation en soi – pendant au moins 20 ans dans le cas présent – a un effet sur la biodiversité qu'il est utile d'étudier. C'est le modèle sous-jacent à l'abondante littérature qui étudie l'effet de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité (cf. parties 2 et 5). Pour l'analyse quantitative des effets de ce modèle, nous étudierons la « différence » entre forêt non exploitée et peuplement exploité.

Le second modèle est assez directement issu de ce premier modèle. Il stipule que l'effet de l'arrêt de l'exploitation ne produit ses effets qu'après un certain temps. De fait, la trajectoire des peuplements de peuplements exploités et non-exploités est semblable au début de l'arrêt de l'exploitation. La non-exploitation se distingue dès lors que la durée depuis la dernière exploitation a dépassé le temps de rotation prévu entre deux coupes. Ce deuxième modèle incorpore comme facteur explicatif la durée depuis la dernière exploitation (modèle nommé Durée dans le Tableau 11). Il se justifie par le fait que l'établissement du nouveau régime de perturbation – « naturel » – n'est pas forcément immédiat – version naturalité anthropique –, et que les caractéristiques « naturelles » du nouvel écosystème mettent du temps à se développer – version naturalité biologique (cf. par exemple les résultats de la partie 6.1.1). Ce facteur explicatif a été par exemple mis en exergue par [Paillet et al. \(2010\)](#) et a été étudié dans un certain nombre d'études publiées (cf. aussi 5).

Nos deux derniers modèles liés à la naturalité anthropique étaient d'ordre spatial. Ils font l'hypothèse que l'arrêt de l'exploitation en tant que tel n'a pas seulement un impact local, mais un impact diffusé dans l'espace. A notre connaissance, peu d'études abordent ce point pour la biodiversité. Il se justifie néanmoins par tous les développements de la biologie des populations spatialisée (populations sources-puits, métapopulations...) et de l'écologie des paysages. Un exemple forestier concerne les espèces de cœur de massif ou de parcelle ([Germaine et al., 1997](#), [Pellissier et al., 2013](#)). L'hypothèse est donc ici faite que l'effet de la mise en réserve se fait sentir avant tout en termes spatiaux. Nous avons défini deux modèles :

– le premier modélise un effet de la distance à la lisière de la RBI, différent suivant qu'on est dans la partie exploitée ou dans la partie non-exploitée : il y a donc deux paramètres estimés (modèle Dist.RBI dans le Tableau 11). Dans la partie non exploitée, un effet positif indique que le taxon étudié est un taxon de cœur de RBI, plus abondant à mesure que l'on s'éloigne de la lisière, vers l'intérieur de la RBI ([Germaine et al., 1997](#), [Pellissier et al., 2013](#)). A contrario, un effet négatif indique que le taxon étudié est un taxon de lisière de RBI, moins abondant à mesure que l'on rentre dans la RBI. Dans la partie exploitée, un effet négatif indique que la présence du taxon est conditionnée par la proximité d'une RBI, par exemple via un fonctionnement en populations source-puits ([Pulliam, 1988](#)). A contrario, un effet positif serait la signature de taxons augmentant dans la partie exploitée avec la distance à la RBI ;

– le second modèle propose d'expliquer les variations de biodiversité par la surface en zone non-exploitée dans un rayon de 500m autour de la placette (nom : Surf.RBI dans le Tableau 11). Ce modèle repose sur le principe d'écologie du paysage appliquée à la biodiversité selon lequel la quantité d'habitat favorable dans un rayon donné peut favoriser la biodiversité locale ([Fahrig, 2003](#)). Un travail du projet RESINE montre que cet indicateur pourrait être un bon indicateur de la richesse des Coléoptères saproxyliques ([Bouget et al., 2009](#)).

Les quatre modèles précédents visent à rendre compte de l'effet de l'arrêt de l'exploitation en tant que tel sans chercher à l'expliquer par des variables biologiques ou écologiques qui pourraient aussi être améliorées dans le cadre de la gestion courante ou via une gestion conservatoire.

6.2.2. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité biologique »

Les sept modèles qui suivent mettent en exergue des variables explicatives qui sont a priori favorisées par l'arrêt d'exploitation – cf. notamment la partie 6.1.1 – mais qui peuvent aussi être améliorées voire favorisées dans le cadre de la gestion.

Cinq de ces sept modèles concernent des métriques associées au bois mort en tant que tel. Le bois mort pour l'amélioration de la biodiversité forestière est reconnu comme ayant un rôle clé en forêt vis-à-vis de la biodiversité ([Grove, 2002](#), [Gosselin, 2004](#), [Lassauce et al., 2011](#)). Le projet RESINE a apporté beaucoup de nouvelles connaissances sur cette variable écologique ([Bouget et al., 2009](#)). Nous avons ici retenu les cinq modèles explicatifs suivants :

- le volume de bois mort total est le plus ancien descripteur de bois mort mis en lien avec la biodiversité (modèle V.BM dans le Tableau 11). C'est la métrique qui avait été par exemple prise en compte dans la méta-analyse de [Lassauce et al. \(2012\)](#) ;
- ce qui est souvent appelé « diversité en bois mort » dans la littérature scientifique , et qui est plus précisément une richesse de type de bois morts ([Similä et al., 2003](#)). Des résultats récents – y compris issus de ce projet, cf. partie 7 – montrent que cet indicateur est préférable au volume total de bois mort (modèle R.BM dans le Tableau 11) ;
- d'autres résultats ont quant à eux insisté sur l'importance de certains types de bois mort comme les bois morts debout, le bois mort au sol ou les souches ([Gosselin, 2004](#), [Bouget et al., 2009](#)). Le troisième modèle de bois mort est donc un modèle estimant trois coefficients, un pour le volume de bois mort debout, un autre pour le volume de bois mort au sol et un troisième pour le volume de souches (V.BMtypes dans le Tableau 11).
- le quatrième modèle isole le volume de gros et très gros bois mort (V.GTGBM dans le Tableau 11).
- Enfin certains auteurs insistent sur le fait de « rapporter » le volume de bois mort au volume total de bois, sur arbre vivant ou mort (e.g. [Christensen et al., 2005](#)). Il s'agit de notre dernier modèle impliquant le bois mort (modèle Ratio.BM dans le Tableau 11).

Deux autres modèles explicatifs sont rattachés à la notion de naturalité biologique :

- d'abord, la surface terrière en très gros bois, qui est un élément clé aussi pour la biodiversité, y compris des taxons saproxyliques (par exemple : [Grove, 2001](#), [Gosselin, 2004](#) ; modèle G.TGBV)
- ensuite, le nombre de microhabitats portés par les arbres peut être important pour de nombreux taxons forestiers (cf. bibliographie dans [Vuidot et al., 2011](#)). Nous avons ainsi défini un modèle incluant deux effets : le nombre de microhabitats/ha détectés sur arbre vivant et le même nombre détecté sur arbre mort (modèle R.MH dans le Tableau 11). Il est à noter que l'appartenance de ce modèle à la catégorie « naturalité biologique » peut en partie être remise en cause par des résultats du projet ([Vuidot et al., 2011](#)) mais reste soutenue par plusieurs travaux (e.g. [Winter & Möller, 2008](#)).

L'IBP est un indicateur qui regroupe beaucoup de ces caractéristiques de naturalité biologique – et d'autres encore, pas toutes liées à la notion de naturalité cependant – dans un seul nombre. Comme nous ne l'avons pas relevé dans autant de massifs que les autres variables, nous le traitons à part, et ne pouvons notamment pas le comparer aux autres modèles explicatifs.

6.2.3. Les modèles explicatifs « orthogonaux » à la naturalité

Nous regroupons dans cette partie cinq modèles qui sont associés à des caractéristiques dendrométriques a priori non liées à la notion de naturalité. Ce sont des modèles explicatifs qui

ont été plus souvent mobilisés pour des taxons forestiers non-saprophytiques, notamment la flore vasculaire et les oiseaux.

Le premier modèle est relatif à la richesse en essences du peuplement (modèle R.BVess). Même si des travaux sur l'avifaune ont montré que la diversité des oiseaux était davantage reliée à la diversité du couvert vertical qu'à la richesse en essences (e.g. [McArthur & McArthur, 1961](#)), de nombreuses références indiquent une corrélation positive entre richesse en espèces végétales et richesse animale ([Castagneyrol et al., 2012](#), [Gamfeldt et al., 2013](#)).

Le second modèle propose comme facteur explicatif le diamètre quadratique moyen du peuplement (modèle Dq dans le Tableau 11).

Enfin les trois derniers modèles explicatifs impliquent l'abondance du peuplement d'arbres vivants, telle que mesurée par la surface terrière : le premier modèle stipule une relation entre surface terrière totale et biodiversité (G.BV), le second est un modèle multivarié impliquant la surface terrière de trois classes de diamètres (G.BVdiam) et le dernier la surface terrière de 6 catégories d'essences (G.BVess). Ces types de modèles se sont avérés d'intéressants indicateurs de la biodiversité floristique dans des travaux antérieurs de l'équipe d'Irstea de Nogent ([Barbier et al., 2009b](#), [Zilliox & Gosselin, 2014](#)). Ils peuvent être associés à des mécanismes variés comme l'éclaircissement ([Balandier et al., 2006](#); [Sonohat et al., 2004](#)) et les précipitations arrivant au sol ([Barbier et al., 2009a](#)).

A noter que la surface terrière totale pourrait prétendre être un modèle associé à la notion de naturalité biologique d'après nos résultats (cf. partie 6.1.1). N'étant pas certains de la généralité de ce résultat, nous avons préféré le garder dans cette troisième catégorie.

Acronyme du modèle	Description verbale
Nul	Modèle ne comprenant que les effets fixes « massif » et les effets aléatoires « placette ». Pas d'autre variable écologique.
MAN	Modèle Nul+ effet d'être dans une zone soustraite à l'exploitation (réserve) (variable 0/1)
Dist.RBI	Modèle Nul + effet de la distance à la lisière de la RBI la plus proche quand on est en partie exploitée + effet de la distance à la lisière de la RBI la plus proche quand on est en réserve
Surf.RBI	Modèle Nul + effet de la surface en RBI dans un rayon de 500m autour de la placette
Durée	Modèle Nul + effet de la Durée depuis la dernière exploitation
V.BM	Modèle Nul + effet du volume de bois mort
V.GTGBM	Modèle Nul + effet du volume des gros bois et très gros bois morts
V.BMTypes	Modèle Nul + effet du Volume de bois mort Debout + effet du volume de bois mort au sol (hors souches) + effet du volume de souches
Ratio.BM	Modèle Nul + effet du quotient entre le Volume de Bois mort total sur le volume total du peuplement (vivant et mort)
R.BM	Modèle Nul + effet de la richesse des types de bois mort (les types sont définis par croisements entre Essence ; classe de Diamètre ; degré de décomposition ; Type de bois mort (debout, couché...)).
R. MH	Modèle Nul + effet du nombre de microhabitats portés par les arbres vivants + effet du nombre de microhabitats portés par les arbres morts debout.
G.TGBV	Modèle Nul + effet de la surface terrières des très gros bois vivants
G.BV	Modèle Nul + effet de la surface terrière des bois vivants
G.BVess	Modèle Nul + effet de la surface terrière du chêne + effet de la surface terrière du hêtre + charme et feuillus divers+sapin+épicéa+autres arbres en montagne
G.BVdiam	Modèle Nul + effet de la surface terrière des petits bois + effet de la surface terrières des moyens bois + effet de la surface terrière des gros et très gros bois (en adoptant les définitions de l'IFN ; cf. Pernot et al., 2013)
Dq	Modèle Nul + effet du diamètre quadratique moyen
R.BVess	Modèle Nul + effet de la richesse en essence du peuplement

Tableau 11. Description littérale des 18 modèles explicatifs de la biodiversité considérés dans ce rapport.

Variable	Dans modèle	Unité	Moyenn e	Variation caractéristique « gestion courante » (Ecart-type intra-massif dans la partie exploitée)	Variation caractéristique « gestion conservatoire » (Ecart-type intra massif)	Min	Max
DIST_RBI en exploité	Dist.RBI	m	1629,08	1109,30	1109,30	58,3	4861,80
DIST_RBI en non-exploité	Dist.RBI	m	195,86	120,58	120,58	23,1	884,8
SURF_RBI_500	Surf.RBI	ha	26,71	5,90	25,97	0,00	78,52
DUR.UNM	Durée	année	29,69	9,23	30,67	0,00	148,00
V.BM	V.BM	m ³ /ha	39,50	18,68	47,48	0,00	371,16
V.GTGBM	V.GTGBM	m ³ /ha	17,44	9,81	34,30	0,00	311,32
V.CHAND	V.BMTypes	m ³ /ha	12,32	9,53	24,08	0,00	158,92
V.BMS	V.BMTypes	m ³ /ha	24,98	13,37	33,84	0,00	287,93
V.S	V.BMTypes	m ³ /ha	2,06	3,47	3,25	0,00	28,40
ratio.BM	Ratio.BM	Sans unité	0,12	0,07	0,13	0,00	1,00
RDW	R.BM	#	8,76	4,16	4,86	0	29
N.microhabs.BV	R.MH	#/ha	144,78	66,37	78,33	0,00	553,49
N.microhabs.BMD	R.MH	#/ha	18,12	21,28	39,41	0,00	389,93
G.TGBV	G.TGBV	m ² /ha	2,91	3,16	3,80	0,00	29,55
G.BV	G.BV	m ² /ha	23,88	6,18	7,17	0,00	50,64
G.BV.CHE	G.BVess	m ² /ha	6,47	4,43	4,91	0,00	42,55
G.BV.HET	G.BVess	m ² /ha	8,13	5,45	6,20	0,00	36,00
G.BV.CHA	G.BVess	m ² /ha	1,98	1,95	2,87	0,00	19,00
G.BV.SAP	G.BVess	m ² /ha	3,04	3,69	4,80	0,00	38,08
G.BV.EPC	G.BVess	m ² /ha	1,43	1,12	1,61	0,00	31,80
G.BV.AUTRES.MON	G.BVess	m ² /ha	0,98	2,18	2,05	0,00	18,00
G.PBV	G.BVdiam	m ² /ha	5,94	3,61	4,44	0,00	24,98
G.MBV	G.BVdiam	m ² /ha	9,37	4,94	5,15	0,00	31,03
G.GTGBV	G.BVdiam	m ² /ha	8,57	5,16	6,22	0,00	41,55
Dq	Dq	cm	27,16	10,75	9,71	0,00	101,00
RSA	R.BVess	#	3,40	1,02	1,13	0	7
IBP	IBP	#	30,32	4,44	5,09	14	47

Tableau 12. Résumé des variations des variables incorporées dans les modèles étudiés dans cette partie. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux. Les « variations caractéristiques » sont des niveaux de variation de chaque variable utilisé pour jauger la magnitude de l'effet de la variable sur chaque variable de biodiversité (cf. infra).

Les résumés des variables sont contenus dans le Tableau 12. La plupart de ces variables ont été mesurées « localement », à l'échelle du relevé dendrométrique (cf. Annexe 1.1), donc entre 0.1 et 0.4ha suivant les variables. La durée depuis la dernière exploitation a été renseignée par les agents de l'ONF ou les gestionnaires de réserves naturelles (cf. [Pernot, 2012](#)) – cette variable a pu être récupérée pour 199 placettes sur 213. Les variables paysagères SURF_RBI_500 et DIST_RBI ont quant à elles été calculées à partir de couches SIG dans le cadre du stage d'Aurélié Bouvet ([Bouvet, 2013](#)).

Nous avons défini pour chacune des variables étudiées ce que nous avons appelé des « variations caractéristiques » (cf. Tableau 12). Elles représentent des niveaux de variation de chaque variable utilisées pour jauger la magnitude de l'effet de la variable sur chaque variable de biodiversité (cf. infra). Nous avons ici choisi de prendre des caractérisations « objectives » de ces variations caractéristiques – nous reviendrons sur ce choix en discussion. La première variation correspond à l'écart-type de la variable une fois l'effet massif enlevé ; nous avons qualifié cette variation de « caractéristique associée à une gestion conservatoire », car elle est liée à une variation englobant pour moitié peuplement exploité et pour moitié peuplement non-exploité. Le second type de variation caractéristique considérée est issu du même écart-type que ci-dessus, mais calculé uniquement sur les peuplements exploités. Nous l'avons donc qualifiée de « variation caractéristique associée à la gestion courante ».

Pour ce rapport, nous avons centré l'analyse de la biodiversité sur la richesse spécifique des groupes taxonomiques ou de sous-groupes écologiques calculés à l'échelle de chaque placette GNB (cf. Tableau 13). Pour chaque groupe taxonomique, nous avons considéré la richesse spécifique totale du groupe et la richesse spécifique des espèces forestières ou forestières spécialistes ou – si le groupe était exclusivement composé d'espèces forestières, la richesse des espèces rares ou menacées d'extinctions. A terme, nous souhaitons inclure dans ces analyses l'abondance de groupes écologiques et/ou d'espèces (comme cela a par exemple été fait dans [Bouget et al., 2014](#), [Bouvet, 2013](#)), qui sont des variables clés en biologie de la conservation ([Gosselin, 2011](#)). De même, des analyses sont en cours à l'échelle des pièces de bois pour les bryophytes et les champignons lignicoles (stage Master 2 de My Hai Ha), et les analyses du Master de Maude Toigo sur les Coléoptères carabiques concernaient aussi des échelles plus locales que la placette ([Toigo et al., 2013](#)).

Pour analyser les données de GNB, nous avons formulé groupe par groupe des hypothèses a priori concernant l'effet de variables écologiques sur des variables de biodiversité (richesses et abondances des taxons ou de groupes écologiques au sein des taxons, présence et abondance d'espèces particulières ; cf. [Toigo et al., 2013](#), [Bouvet, 2013](#), [Bouget et al., 2014](#) ; cf. partie 717). Au niveau de l'ensemble des groupes, une méta-hypothèse qui guide notre travail est que les groupes taxonomiques – notamment les taxons saproxyliques et les spécialistes forestiers – les plus liés à des éléments forestiers favorisés par la non-exploitation des forêts ainsi que les groupes écologiques forestiers et/ou de taxons rares ou menacés seront favorisés par l'arrêt de l'exploitation. Cette prédiction est en partie justifiée par des arguments logiques et par les résultats d'études préalables ([Gosselin, 2004](#), [Paillet et al., 2010](#), cf. aussi partie 5).

6.3. Méthode d'analyse statistique

Les modèles statistiques utilisés pour estimer la relation entre nos modèles et les variables de biodiversité sont proches de modèles linéaires généralisés mixtes ([Bolker et al., 2009](#)) ou de modèles hiérarchiques ([Cressie et al., 2009](#)). Ils incluent :

- une combinaison linéaire des effets fixes décrits dans le Tableau 11 (ces effets incluent systématiquement un paramètre statistique estimé multiplié par la variable explicative) à laquelle a été ajoutée une variable aléatoire par placette, structurée dans l'espace (cf. partie 4.5). Pour les modèles les plus simples – les modèles linéaires –, cette combinaison linéaire modélise le logarithme de la moyenne de la variable de biodiversité estimée ;
- un paramètre de dispersion, qui correspond au ratio entre la variance et la moyenne de la variable à expliquer. Il pouvait être plus grand ou plus petits que 1, indiquant une distribution sur ou sous-dispersé par rapport à la loi de Poisson (cf. [Gosselin, 2011](#)) ;
- une relation entre la combinaison linéaire et le logarithme de la moyenne de l'observation : elle pouvait être linéaire, quadratique, à seuil ou sigmoïdale. Nous avons aussi testé une forme linéaire variant d'un massif à l'autre (cf. partie 4.5).
- pour la fonge, nous avons systématiquement calé des modèles où les effets étaient les mêmes en massifs de montagne et massifs de plaine et d'autres modèles où ces effets étaient estimés indépendamment entre plaine et montagne – car les caractéristiques dendrométriques variaient fortement entre ces contextes ([Pernot et al., 2013](#)) ;
- pour les carabiques, comme le nombre de pièges actifs était variable d'une placette à l'autre, nous avons ajouté la covariable « logarithme du nombre de pièges », afin de

caler un modèle correctif de type puissance – modèle classique par exemple en biogéographie.

Les paramètres statistiques des modèles ont été calculés avec le logiciel d'estimation Bayésienne WinBUGS ([Lunn et al., 2000](#)), qui est un des plus couramment utilisés en statistique Bayésienne. Chaque modèle était initialement estimé à partir de 3 trajectoires de Chaîne de Markov de Monte-Carlo (MCMC) générant 60 000 valeurs. Nous avons gardé une valeur sur 30 – pour éviter les problèmes de corrélation – et seulement la seconde moitié des trajectoires – pour éviter d'être dans la partie de la Chaîne de Markov. Par contre, si les diagnostics de convergence ou de corrélation des données n'étaient pas satisfaisants après un calage de WinBUGS, nous relançons le modèle sur davantage d'itérations, jusqu'à un maximum de 200 000. Au final, nous n'avons gardé que les modèles qui avaient un nombre de valeurs efficaces de plus de 500, gage d'un modèle correct sur le plan de l'autocorrélation de la chaîne de Markov.

Nous avons analysé les modèles ainsi obtenus avec deux séries d'outils assez novateurs en écologie. Premièrement, nous avons voulu pour chaque groupe écologique comparer entre eux les modèles calés, correspondant aux croisement des 18 modèles écologiques (cf. Tableau 11), le leur éventuelle interaction avec la classe d'altitude (cf. ci-dessus) et des différentes formes de lien entre modèle écologique et moyenne de la variable de biodiversité (cf. Figure 5 et Figure 6). Pour cela, nous avons utilisé une version particulière du DIC (« Deviance Information Criterion »), nombre permettant de comparer les modèles sur la base de la proximité du modèle par rapport aux données et du nombre de paramètres estimés ([Spiegelhalter et al., 2002b](#)). Après avoir constaté (i) l'instabilité du DIC classique calculé sous WinBUGS – pour des répétitions du même modèle et (ii) son inadéquation avec la magnitude et la significativité des effets estimés, nous avons opté pour un calcul de DIC basé sur une déviance marginalisée et sur une formule modifiée, comme proposé par [Millar \(2009\)](#).

Outre cette adaptation du DIC pour comparer les modèles, nous avons analysé les effets des différentes variables sur la moyenne de la richesse spécifique, en adaptant l'approche utilisée par [Barbier et al. \(2009b\)](#). Pour ce faire, nous avons calculé à partir des paramètres estimés pour chaque modèle, l'effet multiplicatif d'une variation donnée du paramètre – l'une des variations caractéristiques présentées ci-dessus – sur la moyenne de la richesse spécifique. Nous avons ainsi estimé l'effet multiplicatif médian, son intervalle de confiance et si 95% des valeurs estimées étaient considérées comme non-négligeables, négligeables ou sans information par rapport à la négligeabilité (cf. Figure 12).

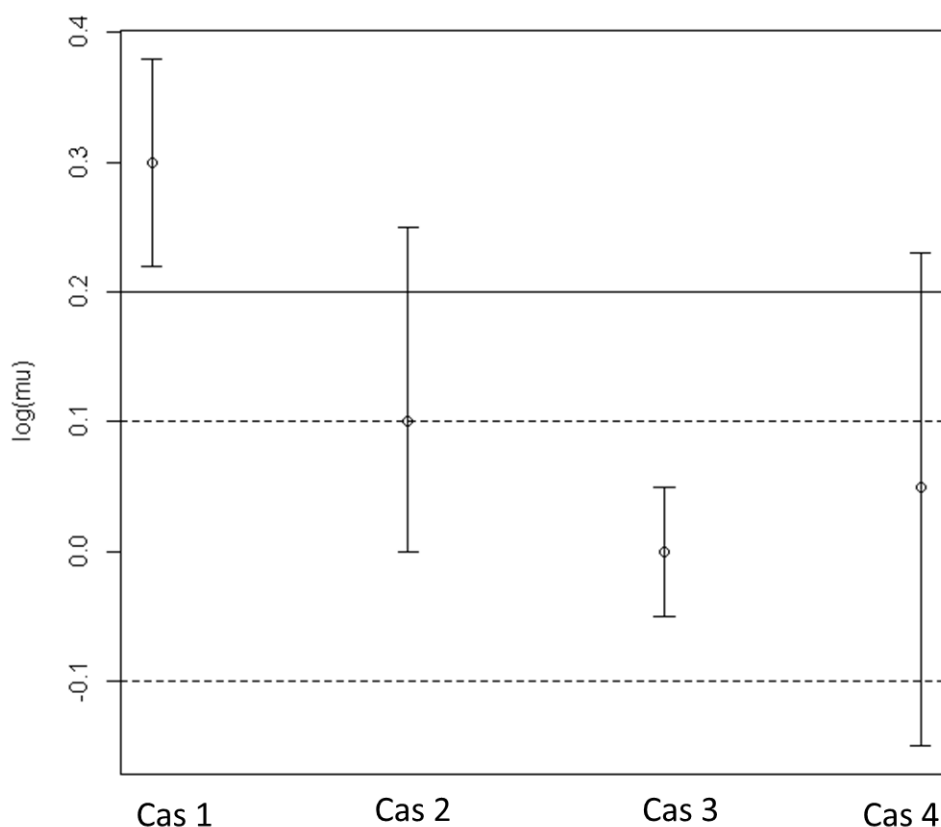


Figure 12. Analyse de la magnitude des effets par la définition de la négligeabilité et non-négligeabilité des effets. Les intervalles de confiance à 95% sont illustrés ainsi que leur position par rapport à des lignes délimitant des zones de négligeabilité ou non-négligeabilité des effets. Si 95% des valeurs estimées d'un effet d'une variation caractéristique d'un paramètre écologique sur le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique sont :

(i) supérieures à un seuil de non-négligeabilité positive (ici 0.1 et 0.2) : l'effet est dit non-négligeable positif (et noté + et ++ respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé) (cas 1, correspondant à ++)

(ii) inférieures à un seuil de non-négligeabilité négative (ici -0.1 et -0.2) : l'effet est dit non-négligeable négatif (et noté - et -- respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé) ;

(iii) contenues entre ces deux seuils (nous avons ici considéré deux intervalles : [-0.2 ; 0.2] – notation 0 – et [-0.1 ; 0.1] – notation 00 ; cf. [Barbier et al., 2009b](#)) : l'effet est dit négligeable. C'est le cas 3 sur la figure ci-dessus, correspondant à 00.

Dans le cas où les valeurs estimées ne vérifient aucune de ces conditions, on ne peut conclure quant à la négligibilité de l'effet (cas 2 et 4 dans la figure).

	Signification	Moyenne	Ecart-type intra massif	Min	Max
R.myco.tot	Richesse spécifique totale des champignons lignicoles par placette	11.27	6.23	0	36
R.myco.RL	Richesse des champignons lignicoles considérés comme en danger, menacés ou vulnérables ²	0.24	0.46	0	2
R.bryo.tot	Richesse totale des bryophytes par placette	23.42	7.13	9	55
R.bryo.for.D	Richesse des espèces forestières ³	7.48	3.53	0	25
R.saproc.tot	Richesse en espèces de Coléoptères saproxyliques récoltées sur la placette	29.19	8.86	4	70
R.saproc.rare	Richesse en espèces de Coléoptères saproxyliques rares récoltées par placette (Bouget et al., 2008)	1.78	1.18	0	7
R.oiseaux.tot	Richesse en espèces d'oiseaux par placette sur les 2 périodes d'écoute	10.51	2.44	3	20
R.oiseaux.for	Richesse des oiseaux spécialistes forestiers (Gregory et al., 2007)	1.13	1.66	0	10
R.chiro.tot	Richesse totale en espèces de chiroptères par placette sur les 3 périodes d'écoute	3.45	1.75	0	13
R.flore.tot	Richesse spécifique totale de la flore vasculaire par placette	35.45	9.92	9.0	104.0
R.flore.for	Richesse en espèces de flore forestières ⁴	15.06	3.65	5	35
R.carab.tot	Richesse totale en espèces de carabiques	8.49	2.94	1	27
R.carab.for	Richesse en espèces de carabiques forestiers spécialistes	2.47	0.99	0	7

Tableau 13. Résumé des variables de biodiversité analysées. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux.

² selon une liste provisoire de classement national selon la méthode UICN (source : R. Courtecuisse)

³ selon la base de traits allemande ([Schmidt et al., 2013](#)).

⁴ Code catminat commençant par 16 (cf. <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm>)

6.4. Comparaisons de modèles sur les groupes taxonomiques

Pour la plupart des groupes – hormis les Coléoptères saproxyliques –, le modèle nul avait un DIC de plus de 6 de celui du meilleur modèle, indiquant une préférence nette pour le meilleur modèle suivant ce critère ([Spiegelhalter et al., 2002a](#)). Les meilleurs modèles étaient très souvent associés à des variables de bois mort. Les exceptions sont : les champignons lignicoles menacés d'extinction – meilleur modèle : surface de réserve dans les environs –, les Coléoptères saproxyliques – meilleur modèle : richesse en essences –, les Coléoptères saproxyliques rares – meilleur modèle : nombre de microhabitats portés par les arbres – et les deux groupes de flore – meilleur modèle : surface terrière des différentes essences. De fait, le modèle qui était le plus fréquemment le meilleur modèle incorporant le volume total de bois mort. De même, globalement, c'étaient les modèles de naturalité biologique qui étaient parmi les meilleurs modèles le plus souvent.

Pour certains groupes les meilleurs modèles étaient peu discriminés des autres (Coléoptères saproxyliques, oiseaux forestiers, et dans une moindre mesure oiseaux, chiroptères et flore forestière). A l'inverse, pour les bryophytes et les champignons lignicoles, les différences étaient plus nettes en termes de DIC.

Acronyme du modèle	R.myco.tot	R.myco.RL	R.bryo.tot	R.bryo.for	R.saproc.tot	R.saproc.rare
Nul	61,95	18,77	27,73	42,73	5,39	6,62
MAN	47,76 ✂	15,37	13,75 ✂	22,11 ✂	3,52	6,64
Dist.RBI	59,74	7,29	17,55	33,52 ^	2,1 ^	6,06
Surf.RBI	53,46 ✂	0 ⊥	10,3	23,84	4,3	4,43
Durée	43,96	17,46 ⊥	13,3	17,98 ⊥	4,4	6,08
V.BM	0 ⊥	11,91 ⊥	0 ^	11,51	2,76	6,83
V.GTGBM	7,51 ⊥	7,23 ⊥	9,29 ^	0 ⊥	4,64	6,63
V.BMTypes	1,59 ^	15,89	3,02 ^	13,15 ^	5,23	10,5
Ratio.BM	16,78 ^	10,33 ⊥	7,72	16,86 ^	0,92	4,45 ^
R.BM	2,17 ⊥	15,59	7,78	29,65 ✂	0,04	2,46
R. MH	51,54 ^	26,37	26,78	41,16 ^	0,7	0
G.TGBV	60,21	19,51 ^	21,83 ^	21,77 ⊥	1,62	7,46
G.BV	41,22 ⊥	12,83 ^	18,65 ^	30,2 ^	6,39	6,03
G.BVess	87,65 ⊥	44,25 ⊥	37,74 ⊥	35,31 ⊥	9,72	-
G.BVdiam	55,77	22,69	23,36	36,08 ^	4,75	3,68
Dq	42,68 ^	21,32	15,71 ^	35,83 ^	3,86	7,05
R.BVess	61,57	20,85	17,11 ^	33,81 ^	0 ^	5,77

Tableau 14. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 17 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Les règles admises d'interprétation des différences de DIC sont : une différence de moins de 2 indique une différence négligeable entre les deux modèles comparés ; une différence entre 2 et 6 indique une préférence pour le modèle au DIC le plus faible ; et une différence de plus de 6 indique une préférence nette pour le modèle au plus faible DIC ([Spiegelhalter et al., 2002a](#)). Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras. Dans le cas d'une relation

optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Acronyme du modèle	R.oiseaux.tot	R.oiseaux.for	R.chiro.tot	R.flore.tot	R.flore.for
Nul	14,3	6,88	9,73	17,85	10,69
MAN	8,37	8,42	5,87	22,39	13,64
Dist.RBI	9,77	7,62	5	22,71	5,91
Surf.RBI	9,01	7,13	4,64	21,66	11,46
Durée	10,9	5,92	9,04	18,22	13,44
V.BM	0	4,2	0	20,23	9,27
V.GTGBM	5,14	7,05	1,32	17,58	9,99
V.BMTypes	4,55	7,4	0,41	22,52	6,27
Ratio.BM	0,99	0	3,28	19,6	12,11
R.BM	11,32	4,76	3,08	17,75	8,15
R. MH	11,74	4,94	7,17	19,93	14,73
G.TGBV	9,42	5,59	2,15	20,45	9,23
G.BV	12,74	8,77	8,31	5,19	9,45
G.BVess	19,66	9,95	15,58	0	0
G.BVdiam	13,03	9,43	11,76	14,09	14,48
Dq	12,18	7,3	6	16,26	11,8
R.BVess	14,41	9,85	10,98	18,1	11,45

Tableau 15. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 18 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5. Estimation des effets

6.5.1. Effet de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité

Avec les critères de négligeabilité que nous avons retenus, l'arrêt de l'exploitation avait un effet négligeable sur les variations de richesse spécifique pour les Coléoptères saproxyliques, les deux groupes d'oiseaux et la flore.

Pour trois groupes nous ne pouvons pas conclure cette analyse (champignons lignicoles, bryophytes, chiroptères) : nous ne pouvons dire ni qu'ils sont négligeables ni qu'ils sont non-négligeables.

Deux groupes répondaient de manière non-négligeable et positive à l'arrêt de l'exploitation : celui des champignons lignicoles menacés d'extinction et celui des bryophytes forestières.

Groupe écologique	Effet de passage d'un peuplement exploité à une réserve
R.myco.tot	1.35 [1;2.06]
R.myco.RL	2.84 [1.39;6.47] (++)
R.bryo.tot	1.23 [1.03;1.53]
R.bryo.for	1.5 [1.04;2.86] (+)
R.saproc.tot	0.923 [0.843;1.01] (0)
R.saproc.rare	PLA: 0.945 [0.741;1.22] MON: 1.37 [0.889;2.1]
R.oiseaux.tot	1.09 [1.02;1.17] (0)
R.oiseaux.for	1.08 [0.942;1.22] (0)
R.chiro.tot	1.32 [1.05;1.64]
R.flore.tot	0.966 [0.877;1.06] (0)
R.flore.for	1.01 [0.936;1.09] (00)

Tableau 16. Effet multiplicatif du passage d'un peuplement exploité à un peuplement non-exploité dans l'échantillon GNB sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Pour chaque groupe, nous indiquons l'effet tel qu'estimé dans le meilleur modèle (modèle linéaire ; modèle à effet seuil ; modèle sigmoïde ; modèle quadratique ; modèle linéaire variant par massif). En cas de modèle à seuil ou de modèle sigmoïde, la position du point d'inflexion est indiquée après l'effet multiplicatif. En cas de modèles quadratique, nous indiquons l'effet multiplicatif pour trois valeurs de la variable écologique : son premier quartile (Q1) ; sa médiane (Q2) et son troisième quartile (Q3). Dans certains modèles, un effet différent a été estimé en plaine (précédé de l'expression PLA) et en montagne (précédé de l'expression MON). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6). Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable : + (respectivement ++) si 95% des valeurs sont supérieures à exp(0.1) (respectivement exp(0.2)) ; - (resp. --) si 95% des valeurs sont inférieures à exp(-0.1) (resp. exp(-0.2)) ; 0 (resp. 00) si 95% des valeurs sont dans l'intervalle [exp(-0.2) ; exp(0.2)] (resp. [exp(-0.1) ; exp(0.1)]).

6.5.2. Aspects spatiaux : Effets sur la biodiversité de la distance à la lisière de la réserve et de la Surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m

Les effets de la distance à la lisière de la réserve étaient très souvent négligeables (Tableau 17 et Tableau 18). Seuls deux groupes avaient une réponse non-négligeable à la distance à la lisière de la réserve : les champignons lignicoles menacés, dont la richesse diminuait fortement dans la forêt exploitée quand on s'éloignait de la réserve et les bryophytes forestières, qui au contraire augmentaient dans la réserve quand on s'éloigne de la lisière. On ne pouvait pas conclure quant à la négligeabilité de l'effet pour la richesse des bryophytes forestières et Coléoptères saproxyliques en peuplement exploité et celle des champignons lignicoles menacés, Coléoptères saproxyliques et chiroptères dans la réserve, Coléoptère saproxyliques rares en montagne).

L'effet de la surface de réserve intégrale dans les 500m entourant la placette dépendait de la magnitude de la variation testée (Tableau 19) : négligeable à une exception près avec la variation caractéristique de la gestion courante (+5.9 ha) il pouvait devenir soit inconclusif (cas des champignons lignicoles, chiroptères, Coléoptères saproxyliques en montagne), soit non-négligeable positif (cas des bryophytes forestières) – avec la variation caractéristique de gestion conservatoire (+26 ha). La seule exception était le groupe des champignons lignicoles menacés qui répondait à travers une relation en seuil, en plaine uniquement, avec une très forte multiplication de la richesse spécifique au-dessus d'un seuil de surface entre 2.8 et 17.9 ha.

Groupe écologique	Effet d'un éloignement de 1109 m de la lisière de la réserve dans la partie exploitée (variations caractéristiques « gestion courante » et « gestion conservatoire »)	
R.myco.tot	0.912 [0.834;1] (0)	
R.myco.RL	0.405 [0.184;0.695] (--)	
R.bryo.tot	0.967 [0.919;1.02] (00)	
R.bryo.for	Q1: 1.11 [0.765;1.62] Q2: 1.1 [0.766;1.61] Q3: 1.09 [0.796;1.51]	∧
R.saproc.tot	Q1: 0.929 [0.779;1.12] Q2: 0.929 [0.78;1.12] Q3: 0.934 [0.801;1.1] (0)	∧
R.saproc.rare	PLA: 1.01 [0.893;1.13] (0) MON: 0.745 [0.468;1.07]	
R.oiseaux.tot	0.963 [0.93;0.999] (00)	
R.oiseaux.for	0.982 [0.918;1.05] (00)	
R.chiro.tot	1.02 [0.915;1.14] (0)	
R.flore.tot	0.983 [0.936;1.03] (00)	
R.flore.for	0.95 [0.914;0.987] (00)	

Tableau 17. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un éloignement de 120 m de la lisière de la réserve <u>dans la partie non-exploitée</u> (variations caractéristiques « gestion courante » et « gestion conservatoire »)	
R.myco.tot	1.02 [0.933;1.1] (00)	
R.myco.RL	0.937 [0.63;1.34]	
R.bryo.tot	1.08 [1.01;1.15] (0)	
R.bryo.for	Q1: 1.61 [1.15;2.29] (+) Q2: 1.58 [1.15;2.21] (+) Q3: 0.895 [0.692;1.14]	^
R.saproc.tot	Q1: 0.87 [0.785;0.966] Q2: 0.874 [0.79;0.968] Q3: 0.971 [0.926;1.02] (00)	^
R.saproc.rare	PLA: 1.03 [0.932;1.14] (0) MON: 1.11 [0.9;1.36]	
R.oiseaux.tot	1.01 [0.979;1.04] (00)	
R.oiseaux.for	1.03 [0.968;1.08] (00)	
R.chiro.tot	1.15 [1.04;1.25]	
R.flore.tot	1.01 [0.965;1.05] (00)	
R.flore.for	0.99 [0.961;1.02] (00)	

Tableau 18. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie non-exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 5,9 ha de surface de Réserve intégrale dans les 500m entourant la placette (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout de 26 ha de surface de Réserve intégrale dans les 500m entourant la placette (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	PLA: 1.02 [0.977;1.08] (00) MON: 1.04 [0.964;1.13] (0)	PLA: 1.13 [0.926;1.43] MON: 1.2 [0.867;1.79]
R.myco.RL	PLA: 9.3 [3.27;40.9] (++) ; seuil: 11,9 ha [2,8 ; 17,9] MON: 0.692 [0.00879;102] ; seuil: 24,6 ha [-88,4 ; 144,9]	PLA: 9.3 [3.27;40.9] (++) ; seuil: 11,9 ha [2,8 ; 17,9] MON: 0.692 [0.00879;102] ; seuil: 24,6 ha [-88,4 ; 144,9]
R.bryo.tot	1.03 [1.02;1.04] (00)	1.12 [1.07;1.18] (0)
R.bryo.for	1.04 [1.02;1.06] (00)	1.21 [1.11;1.32] (+)
R.saproc.tot	0.994 [0.984;1] (00)	0.972 [0.932;1.02] (00)
R.saproc.rare	PLA: 1 [0.975;1.03] (00) MON: 1.07 [1.01;1.13] (0)	PLA: 1.01 [0.894;1.13] (0) MON: 1.33 [1.03;1.7]
R.oiseaux.tot	1.01 [1;1.02] (00)	1.04 [1;1.07] (00)
R.oiseaux.for	1.01 [0.995;1.02] (00)	1.04 [0.976;1.1] (00)
R.chiro.tot	1.03 [1.01;1.05] (00)	1.14 [1.03;1.26]
R.flore.tot	Q1: 0.975 [0.938;1.01] (00) Q2: 0.996 [0.984;1.01] (00) Q3: 1.01 [0.993;1.03] (00)	Q1: 0.893 [0.754;1.06] Q2: 0.981 [0.932;1.03] (00) Q3: 1.05 [0.971;1.13] (0)
R.flore.for	1 [0.997;1.01] (00)	1.02 [0.985;1.06] (00)

Tableau 19. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m autour de la placette sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle surface de réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5.3. Effets de la durée depuis la dernière exploitation sur la biodiversité

L'effet de la durée depuis la dernière exploitation était très souvent négligeables, avec les deux niveaux de variations caractéristiques (Tableau 20). Seuls les champignons lignicoles passaient d'une réponse négligeable en variabilité « gestion courante » à une réponse non-négligeable positive en variation de type « gestion conservatoire ». Le seul groupe qui montrait une réponse non-négligeable positive aux deux niveaux de variation était celui des bryophytes forestières, avec un facteur multiplicatif de la richesse en espèces compris entre 2 et 4 au-dessus d'un seuil d'environ 60 ans après l'arrêt de l'exploitation.







Groupe écologique	Effet de 9,2 ans en plus depuis la dernière exploitation (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout de 30,6 ans depuis la dernière exploitation (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.07 [1.04;1.1] (00)	1.24 [1.13;1.36] (+)
R.myco.RL	PLA: 4.5 [0.0494;57.5] ; seuil: 33.1 ans [-80.6 ; 129]  MON: 0.159 [0.0078;81] ; seuil: 31.5 ans [-110 ; 169]	PLA: 4.5 [0.0494;57.5] ; seuil: 33.1 ans [-80.6 ; 129]  MON: 0.159 [0.0078;81] ; seuil: 31.5 ans [-110 ; 169]
R.bryo.tot	1.03 [1.02;1.04] (00)	1.11 [1.05;1.16] (0)
R.bryo.for	2.69 [1.83;3.99] (++) ; seuil: 59.1 ans [52.2 ; 65] 	2.69 [1.83;3.99] (++) ; seuil: 59.1 ans [52.2 ; 65] 
R.saproc.tot	PLA: 0.989 [0.972;1] (00) MON: 1.02 [0.985;1.05] (00)	PLA: 0.962 [0.91;1.02] (00) MON: 1.07 [0.95;1.19] (0)
R.saproc.rare	1.01 [0.977;1.05] (00)	1.05 [0.926;1.18] (0)
R.oiseaux.tot	1.01 [1;1.03] (00)	1.05 [1;1.09] (00)
R.oiseaux.for	1.02 [0.996;1.04] (00)	1.06 [0.987;1.14] (0)
R.chiro.tot	1.03 [0.993;1.06] (00)	1.09 [0.976;1.21] (0)
R.flore.tot	0.987 [0.971;1] (00)	0.957 [0.906;1.01] (00)
R.flore.for	1 [0.0322;30.3] ; seuil: 59.8 ans [-3321 ; 3379] 	1 [0.0179;59.5] ; seuil: 59.8 ans [-3321 ; 3379] 

Tableau 20. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine durée depuis la dernière exploitation sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle durée d'exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5.4. Effets des métriques liées au bois mort sur la biodiversité

La magnitude des effets des métriques de bois mort dépendait du niveau de variation caractéristique adopté (Tableau 21 à Tableau 23), sauf pour la richesse en pièces de bois dont l'effet est de magnitude à peu près semblable dans les deux cas (Tableau 24). Cela étant, les relations non-négligeables positives impliquaient toujours les mêmes groupes : les deux groupes de champignons lignicoles et le groupe des bryophytes forestières – le groupe de bryophytes étant quant à lui impliqué dans un seul cas. Pour tous les autres groupes, les relations étaient négligeables, sauf à ce qu'on ne puisse pas conclure (cas des chiroptères pour les variations « gestion conservatoire » de volume de bois mort total, le ratio de bois mort et la richesse en types de bois morts, et des coléoptères saproxyliques rares pour le ratio de bois mort, la richesse en types de bois morts et – pour la variation « gestion conservatoire » en montagne – le volume de très gros bois)

Pour les champignons, les relations impliquaient souvent des effets de seuil ou des relations sigmoïdes. Les effets étaient forts – surtout pour le volume de gros et très gros bois mort – mais les seuils étaient estimés avec beaucoup d'incertitude. Un effet seuil était aussi impliqué dans la relation de la richesse en bryophytes forestières avec le volume de gros bois morts – et celui-ci était un peu plus précis (entre 7 et 12 m³/ha), mais l'effet multiplicatif était plutôt plus faible que pour les champignons lignicoles.







Groupe écologique	Effet d'un ajout de 18,7 m ³ /ha de volume total de bois mort (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout 47.5 m ³ /ha de volume total de bois mort (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.38 [1.15;1.8] (+) ; seuil: 25.4 m ³ /ha [9.48 ; 60.5] 	2.21 [1.44;4.16] (++) ; seuil: 25.4 m ³ /ha [9.48 ; 60.5] 
R.myco.RL	1.29 [1.01;4.89] ; seuil: 74.3 m ³ /ha [-16.3 ; 209] 	1.89 [1.04;6.97] (+) ; seuil: 74.3 m ³ /ha [-16.3 ; 209] 
R.bryo.tot	Q1: 1.07 [1.03;1.1] (00) Q2: 1.06 [1.03;1.09] (00)  Q3: 1.05 [1.03;1.07] (00)	Q1: 1.18 [1.09;1.28] (+) Q2: 1.17 [1.09;1.25]  Q3: 1.13 [1.08;1.18] (0)
R.bryo.for	1.07 [1.05;1.1] (00)	1.2 [1.13;1.27] (+)
R.saproc.tot	PLA: 0.999 [0.98;1.02] (00) MON: 1.04 [0.999;1.08] (00)	PLA: 0.998 [0.949;1.04] (00) MON: 1.1 [0.997;1.21] (0)
R.saproc.rare	1.02 [0.982;1.06] (00)	1.06 [0.955;1.17] (0)
R.oiseaux.tot	1.02 [1.01;1.04] (00)	1.06 [1.03;1.1] (00)
R.oiseaux.for	1.03 [1.01;1.05] (00)	1.08 [1.01;1.14] (0)
R.chiro.tot	1.06 [1.03;1.1] (00)	1.16 [1.07;1.27]
R.flore.tot	0.997 [0.979;1.01] (00)	0.992 [0.948;1.04] (00)
R.flore.for	1.01 [0.997;1.03] (00)	1.03 [0.992;1.07] (00)

Tableau 21. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de bois mort total sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle volume total de bois mort est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 9,8 m ³ /ha de volume de gros et très gros bois mort (variation caractéristique « gestion courante »)	Effet d'un ajout 34,3 m ³ /ha de volume de gros et très gros bois mort (variation caractéristique « gestion conservatoire »)
R.myco.tot	1.75 [1.13;3.15] (+) ; seuil: 2.22 m ³ /ha [-3,28 ; 22,1] √	5.46 [1.52;26.9] (++) ; seuil: 2.22 m ³ /ha [-3.28 ; 22.1] √
R.myco.RL	4.62 [2.1;11.7] (++) ; seuil: 38.3 m ³ /ha [14 ; 89.9] √	4.62 [2.1;11.7] (++) ; seuil: 38.3 m ³ /ha [14 ; 89.9] √
R.bryo.tot	Q1: 1.04 [1.02;1.06] (00) Q2: 1.04 [1.02;1.06] (00) ^ Q3: 1.03 [1.02;1.05] (00)	Q1: 1.15 [1.07;1.25] Q2: 1.15 [1.07;1.24] ^ Q3: 1.13 [1.07;1.19] (0)
R.bryo.for	1.82 [1.54;2.15] (++) ; seuil: 9.46 m ³ /ha [6.96 ; 11.8] √	1.82 [1.54;2.15] (++) ; seuil: 9.46 m ³ /ha [6.96 ; 11.8] √
R.saproc.tot	PLA: 0.994 [0.982;1.01] (00) MON: 1.03 [0.988;1.07] (00)	PLA: 0.981 [0.938;1.02] (00) MON: 1.11 [0.959;1.28]
R.saproc.rare	1 [0.976;1.03] (00)	1.02 [0.918;1.12] (0)
R.oiseaux.tot	1.01 [1;1.02] (00)	1.05 [1.02;1.09] (00)
R.oiseaux.for	1.01 [0.991;1.03] (00)	1.03 [0.97;1.09] (00)
R.chiro.tot	1.04 [1.01;1.06] (00)	1.13 [1.05;1.21] (0)
R.flore.tot	Q1: 1 [0.975;1.03] (00) Q2: 1 [0.975;1.03] (00) ^ Q3: 0.998 [0.976;1.02] (00)	Q1: 1 [0.915;1.1] (00) ^ Q2: 1 [0.915;1.1] (00) Q3: 0.992 [0.919;1.07] (00)
R.flore.for	1.01 [0.997;1.02] (00)	1.03 [0.99;1.06] (00)

Tableau 22. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de gros et très gros bois mort sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 7% de volume de bois mort dans le volume total du peuplement (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout de 13% de volume de bois mort dans le volume total du peuplement (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	PLA: Q1: 1.33 [1.22;1.46] (++) Q2: 1.3 [1.2;1.41] (+) Q3: 1.23 [1.16;1.3] (+) MON: Q1: 1.43 [1.09;1.93] (+) Q2: 1.32 [1.08;1.64] (+) Q3: 1.12 [0.991;1.25]	PLA: Q1: 1.69 [1.44;2.01] (++) Q2: 1.62 [1.4;1.88] (++) Q3: 1.47 [1.32;1.64] (++) MON: Q1: 1.94 [1.18;3.41] (++) Q2: 1.68 [1.15;2.51] (+) Q3: 1.23 [0.983;1.52]
R.myco.RL	2 [1;11.5] ; seuil: 0.273 [-0.0301 ; 0.564]	2.68 [1.01;13.4] (+) ; seuil: 0.273 [-0.0301 ; 0.564]
R.bryo.tot	1.09 [1.05;1.13] (0)	1.12 [1.07;1.18] (0)
R.bryo.for	Q1: 1.41 [1.23;1.61] (++) Q2: 1.33 [1.19;1.48] (+) Q3: 1.18 [1.1;1.26] (+)	Q1: 1.56 [1.31;1.85] (++) Q2: 1.45 [1.26;1.67] (++) Q3: 1.24 [1.13;1.34] (+)
R.saproc.tot	PLA: 1.02 [0.994;1.04] (00) MON: 1.07 [0.999;1.14] (0)	PLA: 1.03 [0.989;1.08] (00) MON: 1.13 [0.998;1.28]
R.saproc.rare	Q1: 1.16 [1.02;1.33] Q2: 1.13 [1.02;1.28] Q3: 1.08 [1;1.18] (0)	Q1: 1.32 [1.05;1.7] Q2: 1.26 [1.04;1.58] Q3: 1.16 [1.01;1.35]
R.oiseaux.tot	1.03 [1.01;1.05] (00)	1.06 [1.02;1.09] (00)
R.oiseaux.for	1.05 [1.01;1.08] (00)	1.09 [1.03;1.15] (0)
R.chiro.tot	1.08 [1.02;1.13] (0)	1.15 [1.04;1.25]
R.flore.tot	1.01 [0.991;1.04] (00)	1.02 [0.983;1.07] (00)
R.flore.for	1.01 [0.992;1.03] (00)	1.02 [0.986;1.05] (00)

Tableau 23. Effet multiplicatif d'une augmentation du ratio entre volume de bois mort et volume total du peuplement (vivant+mort) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).





Groupe écologique	Effet d'un ajout de 4,2 types de bois mort nouveaux (variable R.BM) (variation caractéristique « gestion courante »)	Effet d'un ajout de 4,9 types de bois mort nouveaux (variable R.BM) (variation caractéristique « gestion conservatoire »)
R.myco.tot	1.32 [1.17;1.68] (+) ; seuil: 10.2 [4.24 ; 22.6] 	1.39 [1.21;1.82] (++) ; seuil: 10.2 [4.24 ; 22.6] 
R.myco.RL	1.38 [1.09;1.81] (+)	1.46 [1.11;2] (+)
R.bryo.tot	1.09 [1.05;1.13] (0)	1.11 [1.06;1.16] (0)
R.bryo.for	1.13 [0.979;1.35] 	1.16 [0.978;1.42] 
R.saproc.tot	PLA: 1.05 [1;1.1] (00) MON: 1.06 [0.975;1.14] (0)	PLA: 1.06 [1;1.11] (00) MON: 1.07 [0.97;1.17] (0)
R.saproc.rare	PLA: 1.15 [1.03;1.27] MON: 1.01 [0.87;1.17] (0)	PLA: 1.17 [1.03;1.32] MON: 1.01 [0.85;1.21] (0)
R.oiseaux.tot	1.03 [0.999;1.06] (00)	1.03 [0.999;1.07] (00)
R.oiseaux.for	1.05 [1;1.11] (00)	1.06 [1;1.13] (0)
R.chiro.tot	1.14 [1.04;1.24] (0)	1.16 [1.05;1.28]
R.flore.tot	1.02 [0.985;1.06] (00)	1.03 [0.983;1.07] (00)
R.flore.for	1.03 [1;1.07] (00)	1.04 [1;1.08] (00)

Tableau 24. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de la richesse du types de bois morts (variables R.BM) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

L'effet du volume des différents types de bois mort (bois mort debout, bois mort au sol et souches) était globalement plus bruité que les précédents (résultats non présentés), mais beaucoup de résultats restaient négligeables. Les seuls résultats non-négligeables détectés sont un effet positif du volume de bois mort au sol sur la richesse totale des champignons lignicoles, un effet négatif du volume de souches sur la richesse des bryophytes forestières et un effet positif du volume de souches sur la richesse des chiroptères (en variation « gestion courante » uniquement).

6.5.5. Effets des autres métriques de naturalité biologique sur la biodiversité : très gros bois vivants, microhabitats et IBP

Le nombre de microhabitats portés par les arbres avait un effet négligeable sur la plupart des groupes (résultats non présentés). Les deux exceptions non-négligeables – et positifs – impliquaient le nombre de microhabitats sur bois mort debout, pour la richesse totale des champignons lignicoles et la richesse des bryophytes forestières. La surface terrière des très gros bois avait aussi des effets négligeables avec la plupart des groupes, avec deux exceptions non-négligeables, impliquant toutes les deux un effet positif au-dessus d'un seuil centré autour de 3.5 à 4.3 m²/ha : les bryophytes forestières et les chiroptères.

L'IBP (cf. Tableau 25) était quant à lui relié de façon négligeable à la richesse des groupes de flore vasculaire, de Coléoptères carabiques, Coléoptères saproxyliques et de l'ensemble de l'avifaune. Le lien avec la richesse de l'ensemble des chiroptères et des bryophytes était incertain (ni négligeable ni non-négligeable). La relation était en partie non-négligeable positive pour la

richesse des bryophytes forestières et des oiseaux forestiers, quand on considérait une variation caractéristique de type « gestion conservatoire » - et uniquement dans la gamme des faibles IBP pour les oiseaux forestiers. Le groupe qui était clairement le mieux relié à l'IBP était la fonge (à la fois richesse totale et richesse des espèces menacées d'extinction), avec dans les deux cas une relation non-négligeable positive de type seuil autour du score IBP global d'environ 30. L'effet était particulièrement fort pour les champignons lignicoles menacés d'extinction. A noter que plusieurs groupes (coléoptères saproxyliques rares, oiseaux et dans une certaine mesure fonge ; cas opposé : flore forestière) indiquent une relation plus forte à l'IBP dans les gammes de valeurs faibles et une relation qui s'estompe pour les valeurs plus fortes.





























Groupe écologique	Effet d'une augmentation de 4,4 de la note IBP globale (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'une augmentation de 5,1 de la note IBP globale (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.91 [1.43;2.54] (++) ; seuil: 29.8 [28.1 ; 31.9] 	1.91 [1.43;2.54] (++) ; seuil: 29.8 [28.1 ; 31.9] 
R.myco.RL	19.9 [3.71;120] (++) ; seuil: 29.9 [25.4 ; 31] 	19.9 [3.71;120] (++) ; seuil: 29.9 [25.4 ; 31] 
R.bryo.tot	1.1 [0.988;1.24] (0) 	1.12 [0.988;1.28] 
R.bryo.for	1.22 [1.07;1.38] 	1.25 [1.09;1.46] (+) 
R.saproc.tot	1.01 [0.953;1.06] (00)	1.01 [0.946;1.07] (00)
R.saproc.rare	Q1: 1.05 [0.909;1.23] (0)  Q2: 1 [0.881;1.13] (0)  Q3: 0.946 [0.791;1.11]	Q1: 1.06 [0.896;1.27]  Q2: 1 [0.865;1.15] (0)  Q3: 0.938 [0.765;1.13]
R.oiseaux.tot	Q1: 1.12 [1.06;1.17] (0)  Q2: 1.06 [1.02;1.1] (00)  Q3: 0.995 [0.949;1.04] (00)	Q1: 1.13 [1.07;1.2] (0)  Q2: 1.07 [1.03;1.11] (0)  Q3: 0.995 [0.942;1.05] (00)
R.oiseaux.for	Q1: 1.19 [1.08;1.32]  Q2: 1.07 [0.99;1.15] (0)  Q3: 0.939 [0.846;1.04] (0)	Q1: 1.22 [1.09;1.37] (+)  Q2: 1.08 [0.988;1.18] (0)  Q3: 0.931 [0.826;1.05] (0)
R.chiro.tot	1.2 [1.05;1.37]	1.23 [1.06;1.44]
R.flore.tot	0.973 [0.877;1.09] (0) 	0.97 [0.863;1.11] (0) 
R.flore.for	Q1: 0.996 [0.945;1.05] (00)  Q2: 1.03 [0.99;1.07] (00)  Q3: 1.08 [1.02;1.13] (0)	Q1: 0.995 [0.938;1.06] (00)  Q2: 1.04 [0.988;1.09] (00)  Q3: 1.09 [1.02;1.15] (0)
R.carab.tot	0.987 [0.901;1.1] (0) 	0.986 [0.889;1.11] (0) 
R.carab.for	1.03 [0.96;1.1] (00)	1.04 [0.955;1.12] (0)

Tableau 25. Effet multiplicatif d'une augmentation de l'IBP (Indice de Biodiversité Potentielle ; [Larrieu & Gonin, 2008](#)) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et

logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5.6. Effets des autres métriques liés aux arbres vivants sur la biodiversité : surfaces terrière, richesse en essences, diamètre quadratique moyen

Nous avons détecté peu de relations non-négligeables parmi les derniers modèles, ceux regroupés hors de la catégorie « naturalité » (résultats non présentés). Beaucoup des relations étaient négligeables. Les seules relations non-négligeables détectées impliquaient soit les champignons lignicoles (relation positive à la surface terrière totale pour les deux groupes, surtout pour les faibles surfaces terrières) et les bryophytes forestières (relation positive à la surface terrière totale, à celle du hêtre, à celle du sapin, à celle des gros bois et très gros bois).

6.6. Discussion des résultats multitaxonomiques

Si le modèle impliquant l'arrêt de l'exploitation n'était que rarement parmi les meilleurs modèles, l'effet de l'arrêt de l'exploitation n'en est pas moins fort (et bien entendu significatif) pour les champignons lignicoles menacés et pour les bryophytes forestières. Par ailleurs, les estimateurs des effets que nous obtenons sont très proches des estimateurs moyens de la méta-analyse mondiale pour les forêts tempérées, boréales et méditerranéennes (comparer le Tableau 16 et le Tableau 5) pour tous les taxons communs avec cette méta-analyse. Nos estimateurs sont néanmoins globalement plus bruités que l'estimateur moyen de la méta-analyse. La situation étudiée dans GNB ressemble de ce point de vue à la situation mondiale telle qu'appréhendée par la méta-analyse.

Une première différence entre la méta-analyse et nos résultats est que nous avons pu étudier des groupes écologiques plus précis que les groupes « taxonomiques » de la méta-analyse. Le bilan de cette précision varie fortement d'un groupe à l'autre : pour les oiseaux et la flore vasculaire, il y avait assez peu de différence de réponse entre le groupe écologique forestier ou rare et le groupe plus vaste. Pour les champignons lignicoles, la richesse des champignons lignicoles menacés d'extinction a eu tendance à donner des réponses plus fortes que les champignons lignicoles dans leur ensemble, mais les deux réponses étaient plutôt concordantes. Ce sont surtout les bryophytes forestières qui donnaient des réponses beaucoup plus nettes que l'ensemble des bryophytes. Nous aurions souhaité aller plus loin dans cette précision taxonomique en étudiant aussi la réponse d'espèces individuelles, mais la lourdeur numérique de la procédure nous en a dissuadés pour ce rapport.

La seconde différence avec la méta-analyse est que nous avons pu comparer l'effet de l'arrêt de l'exploitation à l'effet d'autres variables écologiques – regroupées en trois catégories : naturalité anthropique, naturalité biologique et autres. Nous avons utilisé des outils globaux de comparaison de modèles et des outils plus fins d'analyse de magnitude des effets. Globalement, nos résultats indiquent que les variables associées à la naturalité biologique sont les plus importantes pour la réponse de la richesse des différents groupes – et en particulier les variables associées au bois mort. Ces variables avaient avant tout des effets non-négligeables et positifs sur la richesse des champignons lignicoles et des bryophytes – surtout des bryophytes forestières. Nous n'avons détecté qu'un effet négatif non-négligeable pour ces variables : celui du volume de souches – lui-même d'ailleurs un indicateur « négatif » de naturalité ; cf. Figure 9 – sur les bryophytes forestières. A noter que la relation entre nombre de microhabitats sur bois morts debout et richesse des bryophytes forestières et des champignons lignicoles, pourrait être tautologique, les mousses et les polypores étant comptés parmi les microhabitats. Des analyses plus précises devront aborder ce point.

Parmi les autres variables, les variables spatiales de naturalité anthropique avaient des effets non-négligeables – mais sur un nombre plus faible de groupes écologiques – toujours à chercher parmi les bryophytes et les champignons lignicoles. Tous ces effets non-négligeables allaient dans le sens d'un effet positif du degré de naturalité anthropique.

Parmi les variables non liées à la naturalité, les variables de surface terrière – totale ou d'essences ou des gros bois et très gros bois – avaient parfois des effets non-négligeables, qui

étaient alors tous positifs, et plutôt dans les faibles gammes de surface terrière – cet effet était soit un effet seuil soit un effet quadratique déclinant avec la surface terrière.

Certains groupes taxonomiques montraient très peu de réponse –en magnitude d'effet sur la richesse spécifique – aux modèles que nous avons analysé : la flore vasculaire, les oiseaux, les Coléoptères saproxyliques. Nous reviendrons sur ces points dans la discussion générale, comme nous reviendrons sur les aspects plus méthodologiques.

7. RÉSULTATS DES ANALYSES PAR GROUPE TAXONOMIQUE

Les résultats de la partie précédente n'ont pu être produits qu'en –toute !- fin de projet, car il nous fallait attendre d'avoir suffisamment de données sur les sept groupes taxonomiques étudiés pour mener une telle approche. Cela n'a pas empêché la conduite d'analyses par taxon plus tôt dans le projet, avec à la fois des similitudes et des différences.

Côté similitudes, l'approche est de type statistique paramétrique dans tous les cas, avec une forte composante de comparaison de modèles. Suite à [Richard \(2004\)](#), on pourrait l'appeler mesurative confirmatoire. Les métriques de biodiversité analysées sont aussi assez proches, même si les métriques sont plus fouillées dans les publications taxon par taxon : les groupes écologiques sont plus nombreux et plus précis ([Toigo et al., 2013](#), [Bouvet, 2013](#)) et l'approche inclut souvent l'analyse de la réponse d'espèces individuelles ([Bouvet et al., 2014](#), [Bouvet, 2013](#)). Côté différences, les analyses taxonomiques ont permis un lien plus fouillé avec la bibliographie liée au taxon étudié. Dans certains cas, les hypothèses étaient aussi plus précises que dans l'approche précédente davantage macro – et moins digérée à ce stade. Les modèles écologiques étaient aussi plus nombreux et incluaient davantage d'interactions dans les approches taxonomiques. Les outils statistiques utilisés, s'ils étaient tous paramétriques, étaient de différents types (modèles linéaires mixtes généralisés fréquentistes pour les analyses taxonomiques⁵, leur extension Bayésienne incluant de la dépendance spatiale pour l'analyse multi-taxa). Enfin, les outils d'analyse des modèles ont été différents, avec un fort accent sur l'analyse de la magnitude et sur la forme de la relation entre biodiversité et descripteurs de naturalité ou de gestion.

7.1. Coléoptères carabiques

Les résultats obtenus sur les Coléoptères carabiques pour les six premiers massifs analysés ([Toigo et al., 2013](#)) ont montré la prégnance de l'indice d'humus (humus index) et de la surface terrière sur la richesse spécifique totale et la richesse de quatre groupes écologiques de carabidés. Des facteurs explicatifs plus locaux – comme la structure de la végétation basse – fournissaient de meilleurs modèles de la richesse spécifique de quatre autres groupes écologiques. Au final, seuls deux groupes écologiques avaient une richesse d'abord reliée à l'arrêt de l'exploitation – et dans les deux cas, l'effet était positif : les forestières spécialistes et –de manière un peu plus surprenante – les espèces de milieu ouvert. Avec la grille d'analyse de la partie 6, ces relations étaient soit négligeables (relations à la surface terrière, réponse des espèces forestières spécialistes à l'arrêt de l'exploitation), soit non-négligeables et positives (réponse positive des espèces de milieux ouverts à l'arrêt de l'exploitation). Il n'est pas impossible toutefois qu'une relation de type sigmoïde ou seuil donne des magnitudes de relation plus fortes entre surface terrière et biodiversité des carabidés, comme semble le suggérer la Figure 13. Ceci étant, nous n'avons retrouvé aucun de ces résultats dans l'analyse multi-taxonomique de la partie précédente (résultats non montrés). Il n'y avait plus de relation significative –et encore moins non-négligeable – à la surface terrière ni à l'arrêt de l'exploitation. Cette nouvelle analyse concernait des données à l'échelle placette sur plus de placettes. Il faudra répéter ces analyses à l'échelle du piège pour comprendre si cela explique les différences.

⁵ Avec une exception : l'utilisation de modèles non-linéaires à effets mixtes dans [Bouvet, C., Gosselin, F., Brin, A. \(In Prep\) Empirical shape of the relationship between deadwood and associated biodiversity - an investigation using Species-Area Relationships \(SARs\) models.](#)

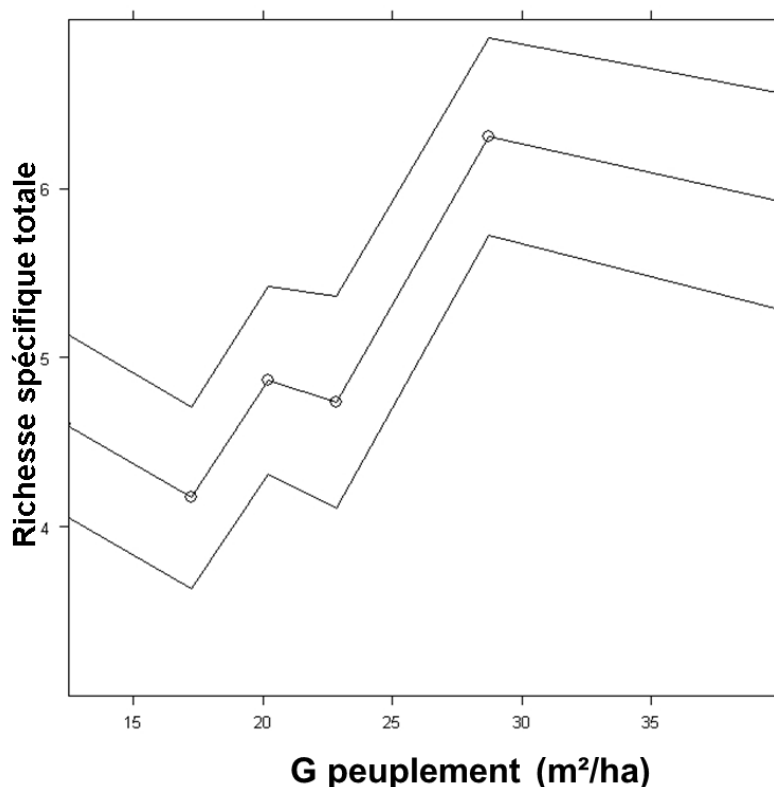


Figure 13. Relation entre la richesse spécifique totale à l'échelle du piège en coléoptères carabiques et la surface terrière totale du peuplement, dans 6 massifs de GNB (Ventron, Ballons Comtois, Auberive, Combe Lavaux, Citeaux, Chizé). Les données ont été résumées (moyenne et intervalle de confiance à 95%) par groupes de 40 observations selon la proximité des valeurs de surface terrière (Harrell, 2001).

7.2. Coléoptères saproxyliques

Les analyses menées sur les coléoptères saproxyliques – pas exclusivement sur le jeu de données GNB – ont-elles aussi montré l'importance de deux variables écologiques : l'ouverture du peuplement et la diversité des types de bois morts (Bouget et al., 2013, Bouget et al., 2014). Si la richesse des Coléoptères carabiques augmentait avec la surface terrière – donc très probablement avec la fermeture du peuplement –, la richesse des saproxyliques étaient quant à elle favorisée par l'ouverture du peuplement. Comme pour les carabiques, l'arrêt de l'exploitation en tant que telle n'était pas parmi les meilleurs modèles explicatifs des variations de richesse spécifique (totale et des espèces rares). Ces travaux indiquent donc l'importance de gérer le bois mort en termes de richesse des types de bois mort et pas forcément de volume total. Ces résultats ne sont pas totalement incohérents avec ceux de la partie 6.5.4 : nous n'y avons certes trouvé aucune relation non-négligeable avec les métriques de bois mort, mais les effets étaient moins souvent négligeables et plus souvent statistiquement significatifs avec le ratio de bois mort et la richesse en types de bois mort qu'avec les volumes de bois mort. Des travaux connexes utilisant d'autres formes de fonctions non-linéaires liant métriques de bois mort et moyenne de la richesse des Coléoptères saproxyliques trouvaient néanmoins des résultats différents, en faveur du volume total de bois mort (Bouget et al. In Prep). Les analyses au niveau de l'abondance des espèces individuelles – et non plus de la richesse en espèces – ont complété ces analyses : d'une part pour confirmer globalement la préférence des Coléoptères saproxyliques pour les peuplements ouverts (Bouget et al., 2013), même s'il existait aussi des espèces préférant des conditions ombragées (trois fois moins que d'espèces privilégiant les milieux ouverts). Une proportion un peu plus faible d'espèces (25% contre entre 30 et 36% pour l'ouverture) avaient une abondance significativement différente entre peuplements exploités et peuplements non-exploités, mais avec cette fois-ci une répartition équilibrée des préférences entre ces deux types (Bouget et al., 2014). Clairement, des analyses à ce niveau seraient aussi les bienvenues pour compléter l'approche multi-taxonomique de la partie 6, même si pour le moment la lourdeur numérique des outils nous a freinés dans cette direction.

7.3. Oiseaux et chiroptères

Enfin, et toujours dans la même lignée, la richesse totale des oiseaux et des chiroptères était davantage liée au volume de bois mort qu'à l'arrêt de l'exploitation (6 sur ces résultats, les principaux candidats pour une relation non-négligeable seraient les chiroptères pour leur lien avec le volume de bois mort (cf. Figure 14), mais pour une variation unitaire de bois mort de l'ordre de l'écart type observé (autour de 50 m³/ha) plutôt que de 10 m³/ha.

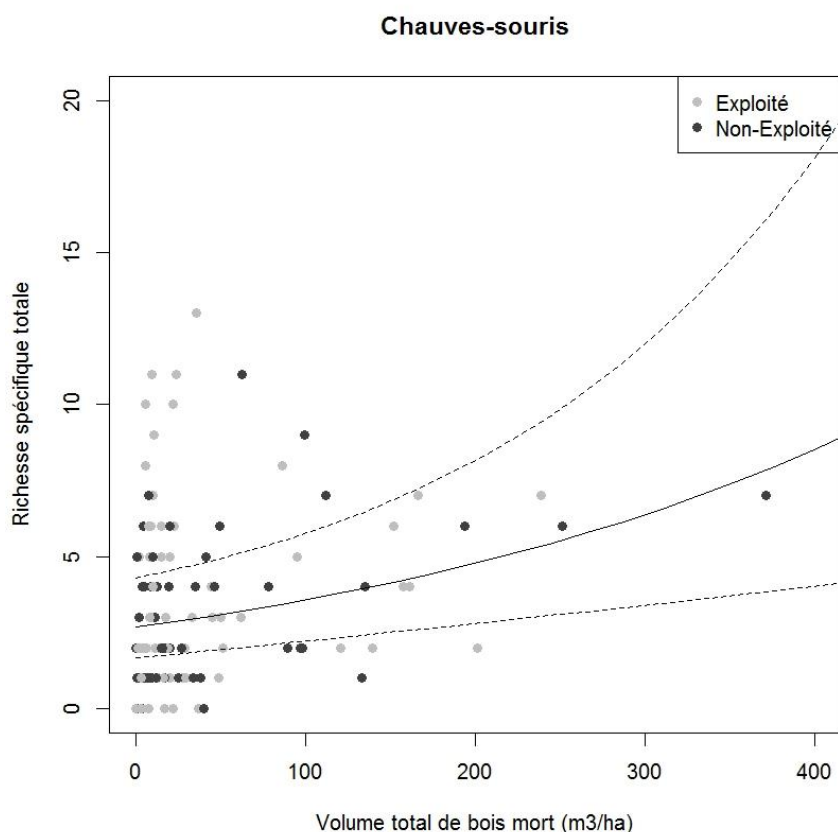


Figure 14. Relation entre nombre d'espèces de chauve-souris dans les placettes et volume total de bois mort. Les points représentent les données brutes – ventilées entre forêt non exploitée et exploitée – tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés).

7.4. Flore vasculaire

Basé sur un sous jeu de données du projet, nous avons analysé la réponse de la flore vasculaire à l'abandon d'exploitation et à plusieurs paramètres de structure forestière (Paillet et al. in prep, Annexe 1.1). Pour les données de richesse, ces analyses sont relativement proches de celles entreprises pour ce rapport, mais elles ont permis d'analyser plus de groupes écologiques, et complètent l'approche par l'analyse de valeurs indicatrices moyennes de trophicité. Les résultats montrent que le meilleur modèle expliquant la richesse totale de la flore vasculaire est la surface terrière, avec une relation négative à la richesse. Cette relation est significative (et non négligeable) en plaine, mais non significative en montagne (Figure 12). On retrouve les mêmes tendances pour les espèces « intermédiaires » (ni spécialistes forestières, ni espèces de milieux ouverts) et les espèces de milieux ouverts, alors qu'aucun effet de l'abandon de gestion n'est détecté pour les indices de richesse. Par contre, la plupart des indices trophiques étaient influencés par l'arrêt d'exploitation, avec des valeurs montrant des espèces liées à des niveaux

de fertilité supérieures en forêt non exploitée. Cependant, la magnitude de ces effets est faible et probablement négligeable dans l'approche adoptée dans ce rapport.

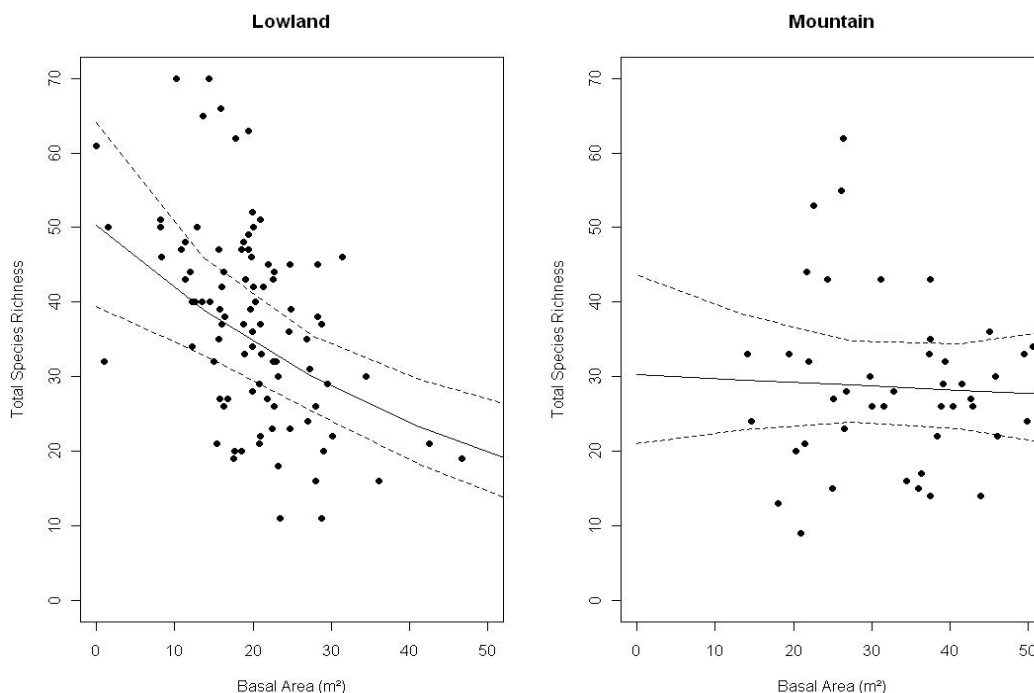


Figure 15. Relation entre nombre d'espèces de la flore vasculaire et la surface terrière totale, en plaine et en montagne. Les points représentent les données brutes tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés).

7.5. Lien entre biodiversité floristique et abrouissement

Dans le but de tester les éventuels effets de la pression d'herbivorie sur la biodiversité, nous avons effectué des analyses préliminaires sur la flore vasculaire en distinguant deux groupes fonctionnels (végétation herbacée et lignifiée). Nous avons trouvé une corrélation significative entre le taux d'abrouissement moyen et le recouvrement et la richesse spécifique des herbacées (effet positif) et de la végétation lignifiée (effet négatif). La présence du Cerf, quant à elle, a un impact négatif sur le recouvrement et la richesse spécifique de la végétation lignifiée uniquement. Nous pensons qu'il sera opportun de poursuivre ces analyses en différenciant plus que deux groupes fonctionnels de plantes vasculaires (les espèces herbacées en monocotylédones et dicotylédones ; les espèces lignifiées en fonction de leur architecture) et en élargissant aux bryophytes terricoles. Il sera également intéressant d'adopter une approche par traits fonctionnels et préférendums écologiques afin de mettre en évidence des liens entre différents traits et la tolérance et la résistance des plantes à l'herbivorie.

En conclusions, avec ces analyses préliminaires, nous avons mis en évidence un lien entre la pression d'herbivorie estimée à l'échelle du point et le recouvrement et la richesse de deux groupes fonctionnels de végétaux (végétation herbacée et lignifiée). Les effets directs que nous avons observés sur la flore pourraient avoir des effets indirects sur d'autres taxons, ce qui reste à tester dans la suite du projet.

Si la différence de pression d'herbivorie entre peuplement exploité et non-exploité apparaît peu importante, il nous semble important de signaler que la création de ces réserves est encore récente. Il est ainsi peu probable que l'impact différencié de la pression des herbivores sur la flore vasculaire ait pu modifier la trajectoire des espèces, mais ceci reste à vérifier avec des analyses plus détaillées et en retournant sur les points dans 10 à 50 ans (cf. Annexe 6).

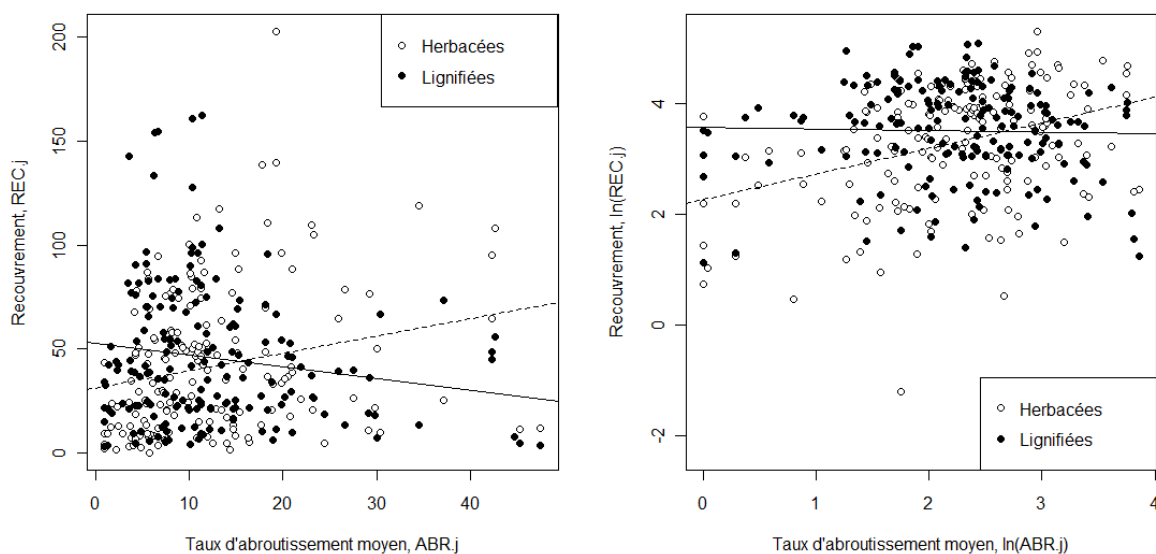


Figure 16. Le recouvrement, $REC_{.j}$, en fonction du taux d'abrouissement moyen, $ABR_{.j}$ et du groupe fonctionnel. Herbacées = symbole ouvert et ligne en tiret ; lignifiées = symbole/ligne plein(e).

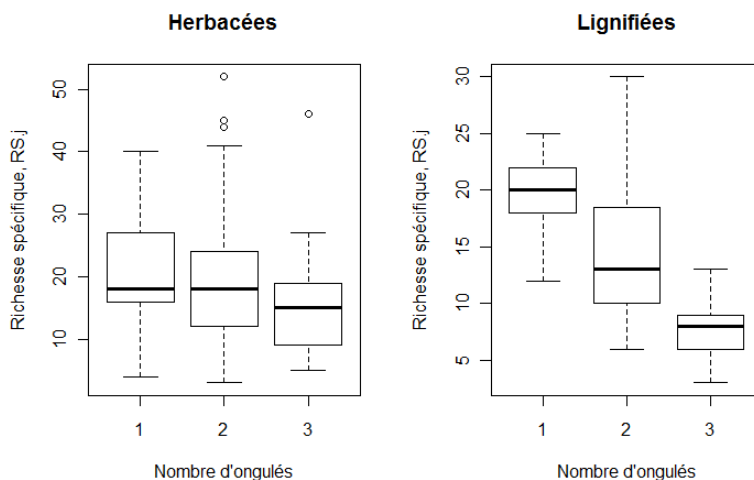


Figure 17. La richesse spécifique, $RS_{.j}$, en fonction de la guilde des grands herbivores présents. 1 = site de plaine avec chevreuil ; 2 = site de plaine avec chevreuil et cerf élaphe ; 3 = site de montagne avec chevreuil, cerf élaphe et chamois.

8. DISCUSSIONS ET PERSPECTIVES

Au terme de ce rapport, insistons tout d'abord sur la collaboration entre organismes gestionnaires et instituts de recherche, principale clé de réussite de ce projet d'envergure. La collecte de données d'une telle ampleur aurait été très difficile sans l'appui des gestionnaires, de même que l'analyse et la publication des données a manifestement nécessité les compétences des instituts de recherche. Un des aspects sur lequel cette collaboration s'est le plus matérialisée concerne le développement des protocoles de terrain (partie 4.1) et en partie les publications techniques du projet. Ces protocoles sont par ailleurs susceptibles d'être repris dans d'autres

études afin d'améliorer la qualité des travaux des naturalistes, mais aussi d'être utilisés dans le cadre de la gestion courante. Impliquant des professionnels de la recherche et de la protection de la Nature, il paraît difficile de faire émerger cette collaboration au rang de sciences participatives ; néanmoins, la pluralité des approches du projet de recherche permet de s'en approcher.

Les premiers résultats multi-taxonomiques de ce projet (partie 6) indiquent une relative efficacité de la mise en place des réserves forestières intégrales – avec les limites de l'approche synchronique et à l'échelle communauté adoptée (cf .infra). En effet, les différences entre zones exploitées et zones non-exploitées étaient fortes en termes de richesse spécifique pour certains groupes écologiques (champignons lignicoles menacés, bryophytes forestières) et la mise en réserve n'avait pas d'effet négatif important. Les variables directement issues de cette mise en réserve (durée depuis la dernière exploitation et surface de la réserve) avaient aussi un effet sur ces deux groupes écologiques :

- de l'ordre d'au moins un doublement de la richesse spécifique des bryophytes forestières après environ 60 ans de mise en réserve, logiquement associé à une réponse négative et forte au volume de souches ;
- et un effet positif fort de la surface de réserve dans un rayon de 500 mètres sur la richesse des champignons lignicoles menacés.

Ces deux groupes écologiques ainsi que l'ensemble du groupe des champignons lignicoles étaient aussi les principaux groupes à répondre positivement et fortement aux différentes métriques de bois mort. De fait, le projet a mis en évidence la prégnance de ces métriques qui étaient très souvent parmi les meilleurs modèles explicatifs de biodiversité – à l'exception de la flore vasculaire – et qui n'avaient dans nos analyses aucun effet négatif sur la biodiversité.

Les principales autres variables qui avaient des effets importants sur la biodiversité étaient la surface terrière des très gros bois, la surface terrière totale, le nombre de microhabitats sur bois mort debout et l'IBP. Ce dernier avait des relations positives et importantes avec les deux groupes de champignons lignicoles, et – en partie – les bryophytes forestières et les oiseaux forestiers. Ces analyses sont poursuivies sur un jeu de données plus vaste que celui de GNB dans le cadre de la thèse de Laurent Larrieu : il faudra donc comparer ces résultats entre eux.

Pour résumer, nous avons trouvé que les variables liées au bois mort, plus généralement à la naturalité biologique (IBP, très gros bois vivants, microhabitats sur arbres morts), et à la naturalité anthropique (création de réserves intégrales), avaient un effet fort sur une partie assez circonscrite de la biodiversité : les champignons lignicoles et les bryophytes forestières – les Coléoptères saproxyliques rares et les chiroptères étant en ballotage. Ces résultats sont tout à fait cohérents avec les résultats de notre méta-analyse mondiale sur le sujet (partie 5). Ils confortent plusieurs orientations de gestion prises depuis deux décennies en France pour le maintien de la biodiversité forestière: extension du réseau de réserves intégrales, mise en place d'îlots de vieillissement et de sénescence, augmentation de la quantité de bois mort en forêt. Ces résultats sont de ce point de vue encourageants, après des premiers résultats Français ou tempérés moins probants ([Lassaue et al., 2011](#), [Bouget & Gosselin, 2012](#)). Remarquons que la part de la biodiversité qui conforte ces mesures ; d'après nos résultats, a jusqu'ici été assez peu étudiée en France et ne fait l'objet d'aucun suivi. Cela milite pour une réflexion sur le développement de suivis de ces groupes pour produire des indicateurs « directs » (i.e. taxonomiques) de biodiversité spécifique. En termes d'indicateurs « indirects » de biodiversité, nos résultats confortent certains des indicateurs actuellement utilisés (métriques de bois mort – dont l'indicateur 4.5 de gestion forestière durable du [Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011](#) –, surface de forêt non perturbée – partie de l'indicateur 4.3, IBP).

A contrario, une partie importante de la biodiversité étudiée était peu sensible en richesse spécifique à ces facteurs (flore vasculaire, oiseaux notamment) et il y avait autant d'espèces de Coléoptères saproxyliques significativement plus abondantes en peuplement exploité que d'espèces significativement plus abondantes en peuplement non-exploité.

Ces résultats ont leurs limites qu'il faut ici rappeler. En premier lieu, nos résultats multi-taxonomiques ne concernent que la richesse spécifique de différents groupes, qui ne peut pas prétendre résumer la diversité spécifique de ces groupes, notamment dans une visée de conservation. Des analyses en richesse et en abondance pour des groupes écologiques/fonctionnels plus précis voire en abondance d'espèces doivent être mises en œuvre pour apporter des réponses plus complètes.

D'autre part, les relevés de biodiversité effectués n'avaient pas une visée exhaustive mais visaient plutôt une approche comparative. Ainsi, le déploiement de mesures de ce type sur plus de 200 placettes a parfois nécessité une « désintensification » de certains protocoles. L'absence de relation forte entre richesse spécifique de coléoptères saproxyliques et métriques de bois mort

pourrait en partie s'expliquer par ce point. En effet, [Parmain et al.](#) (2013) ont montré que la réplication annuelle a un effet fort sur les estimateurs de richesse spécifique et sur la significativité des comparaisons de modalités écologiques. Cette remarque est a priori moins valable pour les analyses au niveau espèce, qui sont en moyenne indépendantes de la complétude d'échantillonnage – sauf si on analyse ces données en présence/absence.

Troisième limite de notre projet : si nous avons essayé de contrôler le type de station entre peuplements exploités et non exploités, notre étude était synchronique et non expérimentale. La mise en réserve avait eu lieu avant le début du projet et ne peut pas être considérée comme un traitement expérimental appliqué de manière aléatoire dans la forêt. Nos résultats sur la naturalité anthropique doivent donc être considérés avec prudence, car les parcelles choisies en réserve peuvent avoir présentés des états initiaux différents des forêts exploitées alentour. Ce constat est valable pour une très large majorité des études résumées dans la méta-analyse (partie 5). La variable « durée depuis la dernière exploitation » permet de gommer en partie ce problème – la partie du biais dans l'état initial des parcelles en réserve qui était associée à un arrêt d'exploitation beaucoup plus ancien que la mise en réserve. Les variables de naturalité biologique (bois mort, très gros bois) permettent elles aussi de gommer une autre partie de ce biais, la partie associée à un stade de « sénescence » éventuellement plus avancé lors de la mise en réserve.

Dans le sens inverse, nous avons assez peu de très vieilles réserves et de très grandes réserves. De fait, le réseau des réserves dans notre pays est relativement récent : la réserve naturelle du Lac Luitel, la première, a en effet été créée en 1961. La conséquence de cet état de fait est que s'il y a des effets de la naturalité anthropique après un pas de temps très long, ou pour des surfaces très importantes de réserve, nous avons du mal à les détecter avec notre jeu de données. Des remarques similaires s'appliquent en termes de naturalité biologique (cf. discussion de la partie 6.1.1).

Cela étant, un plan d'échantillonnage fondé uniquement sur des très vieilles réserves comparées à des peuplements exploités aurait probablement posé des problèmes d'interprétation des données pour la gestion courante. Les gradients de variables de naturalité biologique auraient probablement été trop disjoints pour pouvoir donner des résultats transposables en gestion courante.

Enfin, la dernière série de « limites » de nos résultats ne sont pas à proprement parler des limites mais une caractéristique de notre approche, centrée sur l'analyse de la magnitude des relations et sur la notion de négligeabilité de la relation entre biodiversité et facteurs explicatifs (cf. aussi ci-dessous). En particulier, certaines relations peuvent être statistiquement significatives tout en étant considérées comme négligeables avec notre approche : c'est le cas par exemple pour la richesse spécifique des oiseaux et l'IBP pour des niveaux faibles d'IBP (cf. Tableau 25). Ce type de résultat est « normal » et provient de la différence entre la significativité statistique et la « significativité biologique », telle que déjà discutée par de nombreux auteurs en écologie (cf. infra).

Les remarques ci-dessus s'appliquent à l'ensemble des facteurs testés, y compris l'IBP. Dans le cas de l'IBP, les données utilisées sont néanmoins plus limitées, ne correspondant qu'à sept massifs forestiers. Pour autant, l'approche d'analyse des résultats utilisée nous indique qu'une bonne partie des relations qui n'ont pas été identifiées comme non-négligeables sont négligeables à un niveau ou à un autre (cf. Tableau 25 ; exception notable : les chiroptères). L'absence de relation non-négligeable dans ces cas n'est donc pas due fortement au manque de données en tant que tel mais plutôt, sur l'échantillon étudié, à une relation faible au sens des critères que nous avons retenus pour jauger la magnitude de cette relation. Ces constatations ne sont pas propres à l'IBP mais s'appliquent à beaucoup d'autres des facteurs étudiés dans les cas où les relations ne sont pas non-négligeables. C'est un des atouts de notre méthode d'analyse de magnitude de pouvoir distinguer des cas où la relation n'est pas non-négligeable à cause d'un manque de données, des cas où on a suffisamment de données pour conclure à la négligeabilité de la relation.

De fait, nous espérons avoir convaincu le lecteur qu'il est utile de déployer des méthodes d'interprétation statistiques « quantitatives » plutôt qu'une approche fondée uniquement sur la significativité statistique ([Cohen, 1990](#), [Anderson et al., 2000](#)). L'intérêt de ce type de méthode, déjà assez abondamment discutée en écologie mais assez peu pratiquée, est de rapprocher les analyses statistiques de ce qui en sera fait en termes de décision, de gestion et même en termes académiques. Sur ce dernier point, il est évident que le travail sur les estimateurs et leur intervalle de confiance permet de bien mieux capitaliser les connaissances (par exemple en vue de futures méta-analyses) que des statistiques F, t et les niveaux de significativité statistique associés (par

exemple : [Anderson et al., 2000](#)). Sur un plan plus appliqué, les méthodes utilisées permettent de distinguer les cas où les données sont suffisantes pour estimer que l'effet est fort (et positif ou négatif), des cas où on n'a pas assez de données pour conclure, et des cas où on a suffisamment de données pour conclure que l'effet est négligeable. Cette dernière alternative est une nouveauté et permet de sortir de la tendance au « on ne peut pas conclure car notre test était non-significatif » associée à la significativité statistique. Pourtant, si nous sommes convaincus de l'intérêt de cette méthode, nous pensons qu'il faut la soumettre à discussion sur au moins deux points :

(i) sur la notion d'effet non-négligeable pour la biodiversité : nous avons choisi arbitrairement de considérer que l'effet devenait non-négligeable à partir d'une hausse (ou baisse) de 10% en richesse spécifique : est-ce acceptable comme seuil de non-négligeabilité ? Faut-il un seuil unique pour tous les groupes taxonomiques, ou faut-il adapter ce seuil au niveau moyen de diversité alpha ou gamma (pool régional d'espèces) ?

(ii) sur les « variations caractéristiques » des différents paramètres : nous avons ici fait le choix objectif d'utiliser les écart-types de ces paramètres ; mais le plus judicieux serait plutôt de raisonner par scénario de gestion et de comparer les effets de ces scénarios avec nos modèles statistiques (se posera alors la question de l'inférence multimodèles que nous n'avons pas abordée ici). Cette approche par simulation pourrait par ailleurs donner plus de place à la variabilité – par exemple de l'effet d'une variable d'un massif à l'autre – là où l'approche déployée est centrée sur la moyenne. De fait, dans certains cas le modèle avec effet variable d'un massif à l'autre était le meilleur, ce qui implique que l'effet moyen sur l'ensemble des massifs a un intervalle de confiance plus large : c'est le cas par exemple de la réponse de la richesse totale des champignons lignicoles et des bryophytes à l'arrêt d'exploitation dans le Tableau 16. Ces points au moins mériteraient des développements autour de cette nouvelle méthode.

Nous avons plaidé pour l'emploi de méthodes statistiques intégrant les différentes sources de nuisance ainsi que différentes formes de relation (partie 4.4). Certes, il est déjà habituel en écologie d'utiliser plusieurs formes de relations, souvent à travers des fonctions quadratiques, parfois en lien avec des théories (hypothèse des perturbations intermédiaires) ou des hypothèses de travail (caractère optimal des forêts mélangeant forêts âgées et forêts jeunes pour la chouette tachetée ; [Franklin et al., 2000](#)). Mais l'utilisation conjointe de fonctions seuil, sigmoïdes et quadratiques, qui plus est dans un contexte spatialement explicite, est plus nouvelle et nous semble intéressante. En guise d'exemple, si nous avons trouvé une réponse non-négligeable de la richesse des chiroptères à la surface terrière de très gros bois grâce à une relation « seuil », avec un modèle linéaire nous aurions trouvé une relation certes statistiquement significative mais négligeable. De même, nous aurions manqué la relation non-négligeable entre distance à la lisière de la réserve et richesse des bryophytes forestières si nous avions choisi un modèle linéaire plutôt que quadratique. De fait, le modèle quadratique avait souvent comme rôle de renforcer les relations pour certaines valeurs de la variable explicative – souvent les valeurs les plus faibles. Cela rejoint l'idée fréquente en écologie qu'un facteur explicatif n'est pas forcément limitant dans toute sa gamme (e.g. [Austin, 2007](#)) ou dans toutes les conditions écologiques ([Zilliox & Gosselin, 2014](#)). Le projet nous a donc permis d'améliorer nettement l'analyse statistique des données de biodiversité spécifique. Toutefois, certains points restent à améliorer : nous n'avons pas intégré dans les modèles les effets opérateurs mis en évidence dans la partie méthodologique.

Toujours sur le plan statistique, force est de constater la lourdeur numérique de mise en place de l'outil – et la difficulté à produire des estimations efficaces, notamment pour les modèles seuil et sigmoïde. Il faudra probablement améliorer ce point à l'avenir.

Enfin, le lecteur averti aura remarqué que nous n'avons pas mis en place de correction de type « tests multiples », tout simplement parce que nous ne savons pas exactement quel outil mettre en place pour des analyses en magnitude et non en significativité statistique. Néanmoins, notre approche « quantitative » nous a poussés à ne pas mentionner de nombreuses relations statistiquement significatives mais de magnitude jugée écologiquement négligeable.

Les perspectives du projet GNB sont nombreuses et ont déjà été en partie esquissées ci-dessus. Nous distinguons les perspectives de fin de projet BGF, des projets en cours qui vont continuer celui-ci et des perspectives à plus long terme.

A court terme, nous avons déjà identifié un nombre important (19) de publications à réaliser (cf. partie synthèse), et qui viendraient rejoindre les 9 publications scientifiques et les 6 publications « techniques » existantes. Ces nouvelles publications devraient ajouter quelques

nouvelles approches par rapport aux résultats présentés ici : utilisation de régression non-linéaire (projet 2) ; analyse au niveau de la pièce de bois (projet 10) ; analyse des relations entre perturbations de la canopée et biodiversité (projet non mentionné) ; résultats sur le lien entre microhabitats et biodiversité à des niveaux plus précis que ci-dessus (projet 15)... Certains des remarques ci-dessus devraient pouvoir être prises en compte, comme l'analyse des données au niveau espèces pour l'analyse multi-taxonomique (projet 6). De plus, les modèles écologiques devraient pouvoir être affinés, notamment pour les publications taxonomiques, en étudiant par exemple des interactions entre variables écologiques et exploitation – comme nous l'avons fait pour la distance à la réserve (projet 7) et comme cela a été fait dans des publications taxonomiques acquises ([Toigo et al., 2013](#), [Bouget et al., 2014](#), [Bouvet et al., ...](#)).

De même, il est important de noter que les variables liées au bois mort et notamment aux très gros bois mort sont reliées positivement à la richesse des bryophytes forestières, et non uniquement du groupe écologique restreint des bryophytes saproxyliques. Ce point sera à explorer dans les publications taxonomiques via les analyses par groupes écologiques. Ces groupes écologiques pourront concerner la nature du substrat préférentiel pour les bryophytes, ou encore le comportement des espèces par rapport à la lumière, à l'humidité ou à la fertilité du milieu par exemple.

En termes de transfert, il nous faudra réfléchir à la manière de traduire nos résultats par exemple en clés d'interprétation et d'aide à la gestion, pour les gestionnaires de réserves dont les plans de gestion intègre la nécessité d'augmenter la naturalité des peuplements. Cela concerne à la fois le transfert des résultats précédents mais aussi peut-être leur ré-analyse (par exemple suivant des scénarios de gestion ; cf. ci-dessus). Deux points méritent particulièrement réflexion ici : d'une part, l'approche déployée ici laisse peu de place à une évaluation des effets cumulés des différentes variables étudiées ; des modèles avec interactions entre variables devraient améliorer les choses sans forcément complètement les résoudre. D'autre part, doit-on privilégier les « meilleurs » modèles statistiques pour « évaluer » les scénarios de gestion – comme on serait tenté de le faire avec les techniques d'inférence ou prédiction multi-modèles –, sachant que les meilleurs modèles ont été déterminés sur l'ensemble du plan d'échantillonnage ? Ne faudrait-il pas – au moins pour le transfert en gestion courante – ré-évaluer quels sont les meilleurs modèles uniquement sur les placettes en peuplement exploité ? Nous essaierons d'avancer la réflexion au moins sur le second point.

A l'interface entre recherche et transfert, il nous a été suggéré ici de commenter l'apport de la notion de naturalité pour ce projet. Ce terme a les limites de sa vertu : étant englobant – comme par exemple l'est le terme de biodiversité – il est moins précis que des termes comme « durée depuis l'arrêt de l'exploitation ». Il y a donc eu une tension dans notre travail entre l'approche par variables plus précises – que nous avons adopté pour la plupart de nos résultats quantitatifs – et l'approche par la notion de naturalité – adoptée pour structurer ces variables et pour synthétiser/discuter nos résultats. Nous laissons donc le lecteur ainsi que les futurs utilisateurs de ce rapport libres de préférer des termes plus précis ou au contraire des notions plus englobantes comme celle de naturalité. Toujours est-il que

(i) la notion de naturalité (le N de GNB) était présente dès le départ du projet et faisait partie du projet de recherche ;

(ii) même si le concept de naturalité est peu utilisé par les écologues, le collectif de travail GNB ne s'est jamais senti mal à l'aise avec la notion de naturalité, même si certains des membres y mettent plus de sens que d'autres qui l'utilisent plutôt comme un outil ;

et (iii) les questions sous-jacentes à GNB – et les axes des gestions des forêts associés – sont intrinsèquement liées aux notions portées par les termes « naturalité anthropique » et « naturalité biologique » : qu'on utilise ces termes ou d'autres, l'idée sous-jacente est bien de retrouver des caractéristiques (durée depuis la dernière exploitation, surface de zones en libre évolution, bois mort, très gros bois) qui sont à des niveaux bien supérieurs dans des forêts soustraites à l'exploitation du bois que dans des forêts exploitées plus classiquement.

A moyen terme, des projets déjà en activité ou en cours d'élaboration prolongeront GNB-BGF. D'abord, deux extensions du projet sont en cours (notamment convention DEB-Irstea) sur le compartiment sol (physique et chimique), sur un sous-jeu de placettes de GNB, en partenariat avec Irstea Grenoble. Ils devraient permettre d'une part de mesurer l'effet de l'arrêt d'exploitation sur les caractéristiques chimiques et physiques du sol et d'autre part de relier ces caractéristiques avec des mesures de biodiversité (notamment de la flore vasculaire et des Coléoptères carabiques).

Un autre projet en cours approfondira les métriques de structure de peuplement forestier et leur lien avec la biodiversité et la lumière (projet CONSPIIRE, appel d'offre Indicateurs interne Irstea ; Irstea Nogent-Aix-Grenoble).

Un dernier projet en cours de montage (appel d'offre Indicateurs interne Irstea) tentera de mettre en place des modèles semblables à ceux de la partie 6, mais pouvant modéliser des relations non-linéaires (de type seuil, sigmoïde ou autres) différentes d'un massif à l'autre. Des essais en ce sens sous WinBUGS ont pour l'instant échoué.

Enfin, l'ONF continue à collecter des données sur d'autres massifs forestiers (dans le cadre de la mission d'intérêt général de l'ONF) et qui seront analysées par Irstea en 2016-2017. Un retour sur les analyses précédentes devrait donc avoir lieu dans 2 à 3 ans. Le jeu de données devrait compter environ 280 placettes à la fin de cette extension.

A plus long terme, les partenaires du projet réfléchissent à un retour sur les placettes du projet 10 à 15 ans après le premier passage. Le présent projet serait alors considéré comme un point initial permettant des analyses plus dynamiques que nos analyses synchroniques. Ce suivi pourrait être incorporé à un suivi plus large, auquel nous réfléchissons dans le cadre du projet PASSIFOR (financé par le Ministère de l'Agriculture, coordonné par le GIP Ecofor et Irstea et en phase d'extension en termes de partenariats), comme proposé dans [Gosselin et al.](#) (2012).

Références citées

- Anderson, D. R., K. P. Burnham and W. L. Thompson, 2000. Null hypothesis testing: Problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management*, 64(4), 912-923.
- Archaux, F., F. Gosselin, L. Bergès and R. Chevalier, 2006. Effects of sampling time, quadrat richness and observer on exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, 17, 299-306.
- Archaux, F., S. Camaret, J.-L. Dupouey, E. Ulrich, E. Corcket et al., 2009. Can we reliably estimate species richness with large plots? an assessment through calibration training. *Plant Ecology*, 203, 303-315.
- Arnqvist, G. and D. Wooster, 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(6), 236-240.
- Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200(1-2), 1-19.
- Balandier, P., G. Sonohat, H. Sinoquet, C. Varlet-Grancher and Y. Dumas, 2006. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*), (*Quercus robur*) stands. *Trees - Structure and Function*, 20(3), 363-370.
- Barbier, S., P. Balandier and F. Gosselin, 2009a. Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science*, 66(602).
- Barbier, S., R. Chevalier, P. Loussot, L. Bergès and F. Gosselin, 2009b. Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, 258(), S176-S186.
- Bauhus, J., K. Puetzman and C. Messier, 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, in press.
- Beale, C. M., J. J. Lennon, J. M. Yearsley, M. J. Brewer and D. A. Elston, 2010. Regression analysis of spatial data. *Ecology Letters*, 13(2), 246-264.
- Bersier, L. F. and D. R. Meyer, 1994. Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oecologica*, 15(5), 561-576.
- Biggs, R., S. R. Carpenter and W. A. Brock, 2009. Spurious certainty: How ignoring measurement error and environmental heterogeneity may contribute to environmental controversies. *BioScience*, 59(1), 65-76.
- Bini, L. M., JAF Diniz, TFLVB Rangel, TSB Akre, R. G. Albaladejo et al., 2009. Coefficient shifts in geographical ecology: an empirical evaluation of spatial and non-spatial regression. *Ecography*, 32(2), 193-204.
- Boch, S., D. Prati, D. Hessenmöller, E. D. Schulze and M. Fischer, 2013. Richness of Lichen Species, Especially of Threatened Ones, Is Promoted by Management Methods Furthering Stand Continuity. *PLoS ONE*, 8(1).

Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen et al., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127-135.

Bouget, C., A. Brin, T Cordonnier, A.M. Granet, P. Deuffic et al., 2009. Projet BGF RESINE - Représentations sociales et intérêts écologiques de la nécromasse. Rapport final, Cemagref / Convention MEDDAT CV05000150, Nogent-sur-Vernisson.

Bouget, C., A. Lassauce and M. Jonsell, 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity – a review focused on the situation in Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, 42, 1421-1432.

Bouget, C., G. Parmain, O. Gilg, Th. Noblecourt, B. Nusillard et al., 2014. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation*.

Bouget, C., L. Larrieu, B. Nusillard and G. Parmain, 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION*, 22(9), 2111-2130.

Bouget, C., Ricou, C., Brustel, H., Zagatti, P., Noblecourt, T. et al., 2008. FRISBEE (French Information System on Saproxylic Beetle Ecology)- un outil écologique et taxinomique pour l'étude de la biodiversité forestière. *Forum pour une gestion durable des ressources naturelles : eaux, sols, forêts et biodiversité [RESONAT]*.

Bouget, Ch and F. Gosselin, 2012. Le volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité: une approche critique. *Revue Forestière Française*, 64(5), 723-731.

Bouvet, A., 2013. Influence de l'exploitation et de la structure forestière sur les communautés d'oiseaux et de chauve-souris, Université de Tours, Tours.

Bouvet, A., Y. Paillet, F. Archaux, L. Tillon, O. Gilg et al., 2013. Le bois mort: un élément structurant des communautés d'oiseaux et de chauve-souris? *Colloque Naturalité, vers une autre culture des eaux et des forêts*.

Bouvet, Aurélie, Yoan Paillet, Frédéric Archaux, Laurent Tillon, Pascal Denis et al., . Comparing the effects of forest structure, management abandonment and landscape on birds and bats. .

Bruciamacchie, M., 2005. Protocole de suivi d'espaces naturels protégés, ENGREF - MEDD, Nancy.

Burrascano, Sabina, William S. Keeton, Francesco M. Sabatini and Carlo Blasi, 2013. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 291, 458-479.

Castagneyrol, B., H. Jactel and B. J. Cardinale, 2012. Unraveling plant-animal diversity relationships: A meta-regression analysis. *Ecology*, 93(9), 2115-2124.

Christensen, Hahn, Mountford, Odor, Standovar et al., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210(1-3 Y2 - May N1 -), 267-282.

Cinotti, B., 1996. Evolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française*, 48(6), 547-562.

Cohen, J., 1990. Things I have learned (so far). *American Psychologist*, 45, 1304-1312.

Cressie, N., C. A. Calder, J. S. Clark, J. M. Ver Hoef and C. K. Wikle, 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: The strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecological Applications*, 19(3), 553-570.

De Chant, T. and M. Kelly, 2009. Individual object change detection for monitoring the impact of a forest pathogen on a hardwood forest. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 75(8), 1005-1013.

Delabye, S., 2013. Réponse de la biodiversité des champignons lignicoles, des lichens et des bryophytes à l'arrêt de l'exploitation et à d'autres variables associées à la gestion forestière : état d'avancement de la méta-analyse, Université de Rouen, Rouen.

Durrieu, S., 2007. Full wave form light detection and ranging (lidar) Nature of the information obtained and prospects for its use. *Revue Française de Photogrammetrie et de Teledetection*(186), 15-35.

Fahrig, Lenore, 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34(1), 487-515 %! Effects of Ha.

Franklin, A. B., D. R. Anderson, R. J. Gutiérrez and K. P. Burnham, 2000. Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs*, 70(4), 539-590.

Fujita, T., A. Itaya, M. Miura, T. Manabe and S. I. Yamamoto, 2003. Long-term canopy dynamics analysed by aerial photographs in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest. *Journal of Ecology*, 91(4), 686-693.

Gamfeldt, L., T. Snäll, R. Bagchi, M. Jonsson, L. Gustafsson et al., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4.

Garbarino, M., E. B. Mondino, E. Lingua, T. A. Nagel, V. Dukić et al., 2012. Gap disturbances and regeneration patterns in a Bosnian old-growth forest: A multispectral remote sensing and ground-based approach. *Annals of Forest Science*, 69(5), 617-625.

Germaine, S. S., S. H. Vessey and D. E. Capen, 1997. Effects of small forest openings on the breeding bird community in a Vermont hardwood forest. *Condor*, 99(3), 708-718.

Gilg, O., 2004. Forêts à caractère naturel. 74, Atelier Technique des Espaces Naturels, Montpellier.

Gilliam, F. S., N. L. Turrill and M. B. Adams, 1995. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications*, 5(4), 947-955.

Gonin, P. and L. Larrieu, 2013. Méthodes de relevé de l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP) - v3.3, IDF-CNPF, INRA Dynafor.

Gosselin, F., , Diversité du vivant et crise d'extinction: des ambiguïtés persistantes. In: J Delord and E. Casetta (Eds.), La biodiversité. Enjeux éthiques, philosophiques et scientifiques. Editions Matériologiques.

Gosselin, F., 2004, Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture. In: M. Gosselin and O. Laroussinie (Eds.), Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique. Collection Etudes du Cemagref - Série gestion des territoires, n°20.. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, pp. 217-256.

Gosselin, F., 2011. Propositions pour améliorer l'équipement biométrique du détective écologique. Application à la modélisation de la relation entre gestion forestière et biodiversité . HDR Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Gosselin, F., M. Gosselin and Y. Paillet, 2012. Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? comment ? Revue Forestière Française, 64(5), 683-700.

Gosselin, F. and M. Gosselin, 2008. Pour une amélioration des indicateurs et suivis de biodiversité forestière. Ingénieries-EAT, 55-56, 113-120.

Gosselin, M., A. Valadon, L. Bergès, Y. Dumas, F. Gosselin et al., 2006. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : état des connaissances et recommandations, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson.

Gosselin, M., O. Laroussinie, F. Gosselin and L. Bergès, 2004, Biodiversité et gestion forestière : pour une interaction croissante entre gestion et recherche. In: M. Gosselin and O. Laroussinie (Eds.), Biodiversité et Gestion Forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique. Collection Etudes du Cemagref. Série Gestion des territoires, n°20.. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, pp. 41-56.

Gosselin, M. and Y. Paillet, 2010, Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière. Guide pratique (France métropolitaine) (). Quae, Versailles.

Gregory, R. D., P. Vorisek, A. Van Strien, A. W. Gmelig Meyling, F. Jiguet et al., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. Ibis, 149(s2), 78-97.

Grove, S J., 2001. Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. Ecological Indicators, 1(3), 171-188.

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

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

Gustafsson, L., J. Kouki and A. Sverdrup-Thygeson, 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: A review of ecological consequences. Scandinavian Journal of Forest Research, 25(4), 295-308.

Gustafsson, L., S. C. Baker, J. Bauhus, W. J. Beese, A. Brodie et al., 2012. Retention forestry to maintain multifunctional forests: A world perspective. BioScience, 62(7), 633-645.

- Hansen, A. J., T. A. Spies, F. J. Swanson and J. L. Ohmann, 1991. Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. *BioScience*, 41(6), 382-392.
- Harrell, F. E., 2001, *Regression Modeling Strategies, With Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis* (). Springer, New York, USA.
- Hartley, M. J., 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 81-95.
- Hawkins, B. A., 2012. Eight (and a half) deadly sins of spatial analysis. *Journal of Biogeography*, 39(1), 1-9.
- Hay, G. J., G. Castilla, M. A. Wulder and J. R. Ruiz, 2005. An automated object-based approach for the multiscale image segmentation of forest scenes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 7(4), 339-359.
- Hirschmugl, M., M. Ofner, J. Raggam and M. Schardt, 2007. Single tree detection in very high resolution remote sensing data. *Remote Sensing of Environment*, 110(4), 533-544.
- Hodges, J. S. and B. J. Reich, 2010. Adding spatially-correlated errors can mess up the fixed effect you love. *American Statistician*, 64(4), 325-334.
- Hunter, M. L. (Ed.), 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hurlbert, S. H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, 187-211.
- Jackson, R. G., G. M. Foody and C. P. Quine, 2000. Characterising windthrown gaps from fine spatial resolution remotely sensed data. *Forest Ecology and Management*, 135(1-3), 253-360.
- Jiguet, F., V. Devictor, R. Julliard and D. Couvet, 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*, 44, 58-66.
- Johansson, Therese, Joakim Hjalten, Johnny de Jong and Henrik von Stedingk, 2013. Environmental considerations from legislation and certification in managed forest stands: A review of their importance for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 303, 98-112.
- Jordan, William R., III and George M. Lubick, 2011, *Making Nature whole. A History of Ecological Restoration* (). Island Press, Washington.
- Kellner, J. R., D. B. Clark and S. P. Hubbell, 2009. Pervasive canopy dynamics produce short-term stability in a tropical rain forest landscape. *Ecology Letters*, 12(2), 155-164.
- Koricheva, J., J. Gurevich and K. Mengersen (Eds.), 2013. *Handbook of meta-Analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Kühn, I. and C. F. Dormann, 2012. Less than eight (and a half) misconceptions of spatial analysis. *Journal of Biogeography*, 39(5), 995-998.

Lachat, Thibault, Beat Wermelinger, Martin M. Gossner, Heinz Bussler, Gunnar Isacson et al., 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. {ECOLOGICAL INDICATORS, {23, {323-331}}.

Larrieu, L. and P. Gonin, 2008. L'Indice de biodiversité Potentielle (IBP) : une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, 60(6), 727-748.

Lassauce, A., Y. Paillet, H. Jactel and C. Bouget, 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11(5), 1027-1039.

Lindenmayer, D. B. and J. F. Franklin, 2002, *Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach* (). Island Press.

Lindenmayer, D. B. and R. F. Noss, 2006. Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 20(4), 949-958.

Lunn, D. J., A. Thomas, N. Best and D. Spiegelhalter, 2000. WinBUGS - A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing*, 10(4), 325-337.

Madiou, C., 2012. Suivi de la dynamique temporelle du couvert forestier par analyse photogrammétrique, Master SILAT, Montpellier.

McArthur, R. H. and J. W. McArthur, 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594-598.

McIver, J. D. and L. Starr, 2001. A literature review on the environmental effects of postfire logging. *Western Journal of Applied Forestry*, 16(4), 159-168.

Millar, R. B., 2009. Comparison of hierarchical bayesian models for overdispersed count data using DIC and bayes' factors. *Biometrics*, 65(3), 962-969.

Miller, D. R., C. P. Quine and W. Hadley, 2000. An investigation of the potential of digital photogrammetry to provide measurements of forest characteristics and abiotic damage. *Forest Ecology and Management*, 135(1-3), 279-288.

Millier, C., V. Barre and S. Landeau, 2004. Programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière. Résultats scientifiques et actions de transfert. Colloque de restitution du programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière, 170.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines - Edition 2010, MAP, Paris.

Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 2011. State of Europe's forests 2011 - Status and trends in Sustainable Forest Management in Europe.

Nagaike, T., 2012. Current status and perspectives of mixed tree plantations: A review of productivity studies. *Nihon Ringakkai Shi/Journal of the Japanese Forestry Society*, 94(4), 196-202.

Nascimbene, J., M. Dainese and T. Sitzia, 2013. Contrasting responses of epiphytic and dead wood-dwelling lichen diversity to forest management abandonment in silver fir mature woodlands. *Forest Ecology and Management*, 289, 325-332.

- Nilsson, S. G., M. Niklasson, J. Hedin, G. Aronsson, J. M. Gutowski et al., 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 161(1-3), 189-204.
- Ohsawa, M., 2004a. Comparison of Elaterid biodiversity among larch plantations, secondary forests, and primary forests in the central mountainous region in Japan. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97(4), 770-774.
- Ohsawa, M., 2004b. Species richness of Cerambycidae in larch plantations and natural broad-leaved forests of the central mountainous region of Japan. *Forest Ecology and Management*, 189(1-3), 375-385.
- Paillet, C. Pernot, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr et al., . Quantifying the recovery of old-growth forest attributes: lessons from management abandonment. .
- Paillet, P. Coutadeur, A. Vuidot, F. Archaux and F. Gosselin, 2015. Strong observer effect on tree microhabitats inventories: a case study in a French lowland forest. *Ecological Indicators*, 49 (1), 14-23.
- Paillet, Y., L. Bergès, J. Hjältén, P. Ódor, C. Avon et al., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1), 101-112.
- Parmain, Guilhem, Marc Dufrene, Antoine Brin and Christophe Bouget, 2013. Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment: implications for insect monitoring studies in European temperate forests. *Agricultural and Forest Entomology* , 15(2), 135-145.
- Parviainen, J., W. Bucking, K. Vandekerkhove, A. Schuck and R. Paivinen, 2000. Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). *Forestry*, 73(2), 107-118.
- Pellissier, V., L. Bergès, T. Nedeltcheva, M.C. Schmitt, C. Avon et al., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, 24(1), 9-24.
- Pernot, C., 2012. Comparaison de structure et de biodiversité entre des forêts exploitées et non exploitées en France : bilan des données acquises et premières perspectives. Master Thesis, Master 2 Environnement et Aménagement, Université de Metz, Metz.
- Pernot, C., Y. Paillet, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr et al., 2013. Impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure dendrométrique des hêtraies mélangées en France. *Revue Forestière Française*, LXV(5-2013).
- Peterken, G. F. (Ed.), 1996. *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Piney, I., 2010. Comparaison de protocoles de caractérisation des trouées de la canopée sur des séries temporelles de photos aériennes : application à la caractérisation du régime de perturbation, Paul Verlaine - Metz.
- Pulliam, H. R., 1988. Sources, sinks, and habitat selection : a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, 132, 652-661.

Pullin, A. S. and G. B. Stewart, 2006. Guidelines for systematic review in conservation and environmental management. *Conservation Biology*, 20(6), 1647-1656.

R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. .

Richard, Emmanuelle, 2004. Réponse des communautés de carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne : aspects écologiques et méthodologiques. Thèse de Doctorat Thesis, ENGREF, Paris.

Riffell, S., J. Verschuyt, D. Miller and T. B. Wigley, 2011a. Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity - A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 261(4), 878-887.

Riffell, S., J. Verschuyt, D. Miller and T. B. Wigley, 2011b. Relationships between intensive biomass production and biodiversity in us forests - A literature review. *NCASI Technical Bulletin*(992), 1-90.

Rosenberg, H. Rothstein and J. Gurevitch, 2013, Effects sizes: conventional choices and calculation. In: J Koricheva, Gurevitch and K. Mengersen (Eds.), *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.

Saas, Y., 2012. Modèles statistiques spatialement explicites de données de comptage: analyse bibliographique et comparaison de différentes approches, Master 2 Mathématiques et Applications, Université de Strasbourg, Strasbourg.

Saas, Y. and F. Gosselin, 2014. Simulation-based comparative analysis of spatial count regression methods on regularly and irregularly-spaced locations. *Ecography*, 37(5), 476-489.

Schielzeth, H. and W. Forstmeier, 2009. Conclusions beyond support: Overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, 20(2), 416-420.

Schmidt, M., W.U. Kriebitzsch and J. Ewald (Eds.), 2013. Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands.. *BfN-Skripten*, 299.

Scott, W. A. and C. J. Hallam, 2002. Assessing species misidentification rates through quality assurance of vegetation monitoring. *Plant Ecology*, 165(1), 101-115.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2006. *Global Biodiversity Outlook 2*, CBD, Montreal.

Similä, M., J. Kouki and P. Martikainen, 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 174(1-3), 365-381.

Sonohat, G., P. Balandier and F. Ruchaud, 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 61, 629-641.

Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. R. Carlin and A. van der Linde, 2002a. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-statistical Methodology*, 64(4), 583-616.

Spiegelhalter, D.J., N.G. Best, J. B. Carlin and A. van der Linde, 2002b. Bayesian measures of model complexity and fit (with Discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 64(4), 583-616.

Stephens, S. S. and M. R. Wagner, 2007. Forest plantations and biodiversity: A fresh perspective. *Journal of Forestry*, 105(6), 307-313.

Sutherland, W. J., A. S. Pullin, P. M. Dolman and T. M. Knight, 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(6), 305-308.

Tanaka, H. and T. Nakashizuka, 1997. Fifteen years of canopy dynamics analyzed by aerial photographs in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology*, 78(2), 612-620.

Timonen, J., J. Siitonen, L. Gustafsson, J. S. Kotiaho, J. N. Stokland et al., 2010. Woodland key habitats in northern Europe: Concepts, inventory and protection. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25(4), 309-324.

Tobler, W. H., 1970. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography*, 46, 234-240.

Toigo, Maude, Yoan Paillet, Thierry Noblecourt, Fabien Soldati, Frederic Gosselin et al., 2013. Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? *Biological Conservation*, 157, 215-224.

Vepakomma, U., B. St-Onge and D. Kneeshaw, 2008. Spatially explicit characterization of boreal forest gap dynamics using multi-temporal lidar data. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 2326-2340.

Verschuyf, J., Riffell S., Miller D. and Wigley T.B., 2011. Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests - A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*(261), 221-232.

Viechtbauer, W., 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor. *Journal of Statistical Software*, 36(3), 1-48.

Vuidot, A., Y. Paillet, F. Archaux and F. Gosselin, 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats in France. *Biological Conservation*, 144(1), 441-450.

Wiens, John A., 1989, *The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns* (). Cambridge University Press, Cambridge.

Winter, S. and G. C. Möller, 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 1251-1261.

Zilliox, C. and F. Gosselin, 2014. Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *Forest Ecology and Management*.

Table des Annexes

ANNEXE 1 : PROTOCOLES D'ETUDES.....	4
Annexe 1.1 : Protocole d'inventaire dendrométrique.....	5
Annexe 1.2 : Protocole de relevé IBP	20
Annexe 1.3 : Protocole de relevé d'abrouissement par la méthode Aldous.....	22
Annexe 1.4 : Protocole d'inventaire de la flore vasculaire.....	24
Annexe 1.5 : Protocole d'inventaire bryologique	33
Annexe 1.6 : Protocole d'inventaire mycologique.....	47
Annexe 1.7 : Protocole d'inventaire des chiroptères	59
Annexe 1.8 : Protocole d'inventaire de l'avifaune	67
Annexe 1.8 : Méthodes d'inventaires des coléoptères carabiques et saproxyliques (issu de Pernot 2012).....	87
ANNEXE 2 : PUBLICATIONS LIEES AU PROJET	90
Annexe 2.1 : Articles scientifiques	91
Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests - Bouget, C., Larrieu, L., Brin, A. (2014), <i>Ecological Indicators</i> , 36, 656-664.....	92
In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests - Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B., Parmain, G., (2013), <i>Biodiversity and Conservation</i> , 22, 211-2130	122
Does a set aside conservation strategy help the restoration of old-growth attributes and the recolonization of saproxylic beetles? - C. Bouget, G. Parmain, O. Gilg, T. Noblecourt, B. Nusillard, Y. Paillet, C. Pernot, L. Larrieu, F. Gosselin (sous presse), <i>Animal Conservation</i>	149
Comparing the effects of forest structure, management abandonment and landscape on birds and bats – A. Bouvet, Y. Paillet, F. Archaux, L. Tillon, P. Denis, O. Gilg, F. Gosselin (non publié)	175
Improving Approaches to the Analysis of Functional and Taxonomic Biotic Homogenization: beyond Mean Specialization – F. Gosselin (2012), <i>Journal of Ecology</i> , 100 (6), 1289-1295.....	206
Ground flora in managed and unmanaged forests: effects of forest management and structure on floristic diversity and trophic indices – Y. Paillet, R. Chevalier, H. Martin, F. Archaux, F. Gosselin (non publié)	226

Strong observer effect on tree microhabitats – Y. Paillet, P. Coutadeur, A. Vuidot, F. Archaux, F. Gosselin (soumis), <i>Ecological Indicators</i>	250
Quantifying the recovery of old-growth forest attributes: lessons from management abandonment – Y. Paillet, C. Pernot, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr, O. Gilg, F. Gosselin (non publié)	273
Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment. Implications for insect monitoring studies in European temperate forests - G. Parmain, M. Dufrêne, A. Brin and C. Bouget (2013), <i>Agricultural and Forest Entomology</i> (2013), 15, 135-145..	296
Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data on regularly- and irregularly-spaced locations – Saas, Y., Gosselin, F. (2014, sous presse), <i>Ecography</i>	324
Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? - M. Toïgo, Y. Paillet, T. Noblecourt, F. Soldati, F. Gosselin., E. Dauffy-Richard (2013), <i>Biological Conservation</i> (2013), 157, 215-224*	353
Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats – A. Vuidot, Y. Paillet, F. Archaux, F. Gosselin (2011), <i>Biological Conservation</i> (2011) 144, 441-450.....	380
ANNEXE 2.2 : Articles techniques	405
Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité : Premiers enseignements de l'étude de la biodiversité après plus de 20 ans de non-exploitation – F. Gosselin, V. Boulanger, N. Debaive, O. Gilg, M. Gosselin, E. Dauffy-Richard, F. Archaux, C. Bouget & Y. Paillet (<i>Article issu du colloque « Naturalité » de Chambéry</i> (2013), soumis pour actes)	406
Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? comment ? – F. Gosselin, M. Gosselin & Y. Paillet (2012), <i>Revue Forestière Française</i> (2012), LXIV, 5-2012, 683-700	417
La fréquence des micro-habitats sur les arbres est à l'étude – F. Gosselin (2011), <i>Espaces Naturels</i> 38, 28.	443
Impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure dendrométrique des hêtraies mélangées en France - C. Pernot, Y. Paillet, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr, O. Gilg, F. Gosselin (2013), <i>Revue Forestière Française</i> , LVX : 5-2013, 445-461	447
Protocoles d'inventaires mycologiques en réserves forestières : retour d'expérience du réseau Mycologie de l'ONF dans les Réserves biologiques - H. Voiry, F. Gosselin (2012), <i>Rendez-vous Techniques de l'ONF</i> , 35, 68-73	472
ANNEXE 3 : RESULTATS DU TEST D'EFFET OPERATEUR SUR LES RELEVES BRYOLOGIQUES	482
ANNEXE 4 : NOTICE TECHNIQUE SUR LE SUIVI TEMPOREL DES DYNAMIQUES FORESTIERES PAR PHOTOGRAMMETRIE – 28/04/2014, X. LUCIE, S. DURRIEU, F. GOSSELIN.....	485
ANNEXE 5 : CHOIX DES VARIABLES EXPLICATIVES	502

ANNEXE 6 : CARACTERISATION DE LA PRESSION D'HERBIVORIE ET SES EFFETS POTENTIELS SUR LA BIODIVERSITE DANS DES FORETS GEREES ET NON-GEREES	506
ANNEXE 7 : COMPTES-RENDUS DES COMITES DE PILOTAGE	533
Annexe 6.1 : Comité de pilotage du 15 décembre 2010, ONF Paris	534
Annexe 6.2 : Comité de pilotage du 24 janvier 2012, ONF Paris.....	539
Annexe 6.3 : Comité de pilotage du 8 avril 2013, ONF Paris.....	555

ANNEXE 1 : Protocoles d'études

Annexe 1.1 : Protocole d'inventaire dendrométrique

Bref rappel du contexte et des objectifs

La survie de plus de 20% des espèces forestières européennes est liée au **volume, à la diversité et à la continuité du bois mort**. A l'heure où le concept de naturalité est en plein développement, prônant une **gestion plus proche de la nature**, de nombreux éléments de la **dynamique naturelle du bois mort** dans les forêts européennes restent néanmoins méconnus.

Développé, discuté, testé puis validé par l'ENGREF, RNF, l'ONF, le CEMAGREF et l'IFN, ce **protocole dendrométrique simple** permet d'appréhender de façon simultanée :

- la caractérisation du peuplement et notamment du bois mort ;
- l'analyse des flux de bois vivants et de bois morts ;
- le suivi de la composition en essence ;
- le suivi des gros bois ;
- le suivi du capital sur pied ;
- et le suivi du renouvellement.

Le protocole de suivi des espaces forestiers protégés a un double intérêt :

- il permet de décrire et de dresser **l'état de conservation initial** de la forêt étudiée,
- l'installation de placettes permanentes permet un **suivi de la dynamique** de ces peuplements dans le temps et dans l'espace, suivi particulièrement fin en ce qui concerne l'origine et le type de bois mort (arbres morts sur pied, chablis, volis).

1. Préparation (maillage, cheminements...)

Ce point fait l'objet d'un protocole à part pour ce qui est du projet GNB.

1.1. Localisation des placettes

Afin de déterminer les cheminements jusqu'au centre des placettes, on peut caler le maillage choisi sur une carte de la réserve par le biais d'un logiciel SIG (arcview, geoconcept, mapinfo...). Si les cartes sont géoréférencées, on dispose de leur position géographique, ce qui peut permettre, dans d'idéales conditions et en l'absence de points de repère, de les retrouver sur le terrain grâce à l'utilisation d'un GPS. Autrement, en faisant apparaître les lignes de parcelles, les chemins forestiers, etc. il est possible de décider d'un cheminement à l'aide de l'azimut et de la distance.

Exemple : Prendre le chemin forestier a. Celui-ci coupe la ligne de parcelle x. La suivre vers le nord pendant 125 m puis suivre l'azimut 250 gr sur 158 m.

Remarques :

- L'écartement entre placettes correspond à des distances horizontales mais le plan de localisation des placettes indiquera les **distances parcourues selon la pente**.
- Le cheminement devra être assez précis pour que les centres des placettes soient connus à 5 m près.
- Il convient d'éviter des cheminements trop longs.
- Les placettes doivent si possible être accessibles directement **à partir d'une origine** et non pas à partir d'une autre placette.

2. Equipement

Sont nécessaires sur le terrain les outils suivants :

- 1 GPS
- 1 compas
- 1 mètre ruban long (pour mesurer des circonférences d'au moins 5 m)
- 1 vertex (avec correction de pente si possible)
- 1 relascope, de préférence de Bitterlich en montagne pour correction automatique de la pente (avec des jauges correspondant à des angles de 2% et 3%)
- 2 boussoles en grades (1 au centre de la placette et une pour l'orientation des gros BMS)
- 1 topofil
- 1 quantité jugée suffisante de tiges métalliques ou bornes de géomètre pour matérialiser le centre de placette
- autre matériel de matérialisation de la placette (1 piquet en bois pour GNB ; rubalyse ; peinture) ;
- 1 marteau
- 2 jalons de 1 m (en bois ou métalliques ou petits jalons plastiques de couleur)
- 1 piquet en bois (pour les visées à la boussole pour le cheminement)
- fiches terrains et support de fiche
- crayon et gomme
- petit pied à coulisse (optionnel ; pour mesure les petits bois morts) ;
- "crayon pastel" pour marquer les arbres déjà comptés.

Remarque : Dans le cas où la surface échantillonnée est en zone intégrale, il est possible de mieux matérialiser la placette. Dans ce cas, des plaques numérotées peuvent être

emportées (elles pourront être posées sur 3 arbres en triangle autour du centre de la placette).

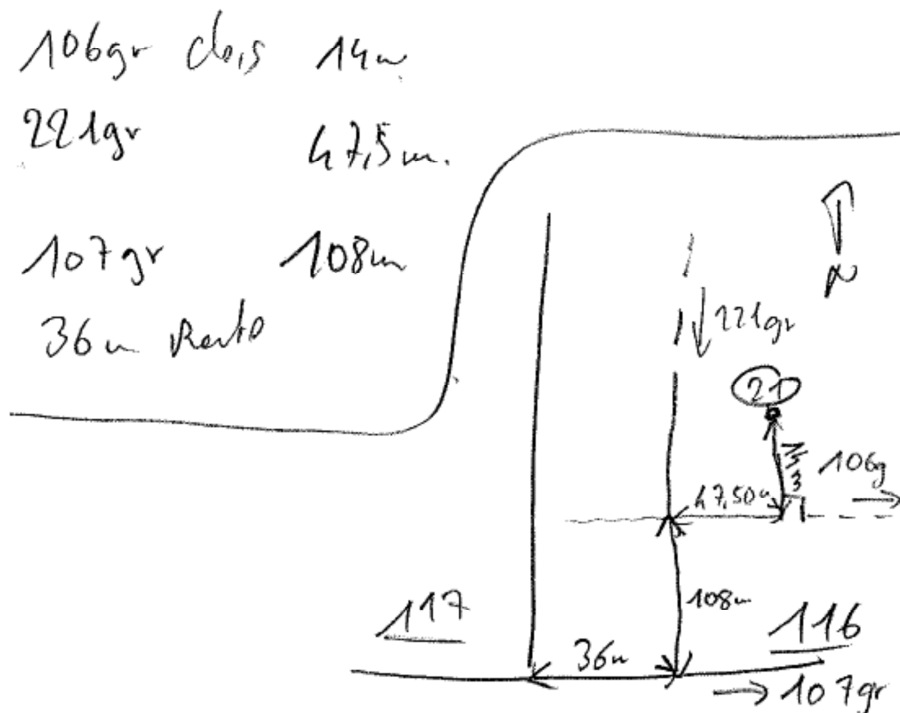
3. Implantation et matérialisation de la placette sur le terrain

Comme expliqué précédemment, les placettes sont matérialisées si possibles à partir de points fixes (lignes de parcelles, angle de propriété, borne). En cas d'absence de points de repère, les placettes seront installées au GPS.

Les placettes seront matérialisées de manière permanente par un piquet métallique (fer à béton par exemple) au centre et dans certains cas par une borne de géomètre. Les informations nécessaires à la recherche ultérieure de la placette seront notées avec soin sur la feuille de terrain.

- Plan de cheminement par rapport à un repère stable (si plus de repères peuvent être utilisées ou si le cheminement emprunté diffère de celui arrêté dans le plan de localisation des placettes). Ce plan ne sera fait que si des points de référence stables relativement proches sont disponibles (carrefours par exemple). Voici un exemple de notation qui servira à faire le plan d'accès à la placette :

PLAN D'ACCES



Quelques points de méthode :

- Prendre les visées avec la boussole sur un piquet de bois pour plus de stabilité ;
 - Utiliser des jalons pour positionner les visées
 - Les distances se prennent axe à axe. En particulier, pour les routes, routes forestières... la distance est au centre de la route.
- Repérage du centre par rapport à deux ou trois objets caractéristiques : marque sur un rocher, arbre d'essence ou de dimension particulière,
 - Coordonnées GPS (Système de coordonnées, CoordX, CoordY, précision au moment de la mesure).

Remarque : Il est préférable de cumuler les informations facilitant la recherche ultérieure. Un plan définitif de localisation des placettes sera réalisé (format A4 ou A3).

D'autre part, sur la feuille de terrain, il est également important de noter :

- Le nom de la forêt
- Le numéro de la placette
- L'équipe qui réalise l'échantillonnage
- La date de l'échantillonnage
- La pente en %
- L'exposition (si pente supérieure à 6%)

Egalement, il est essentiel de préciser si la **pente est corrigée automatiquement** pour chaque mesure ; il faut pour cela disposer d'un télémètre permettant une correction automatique. La distance notée sera alors la distance horizontale. A défaut, les tableaux ci-dessous permettront de réaliser les corrections nécessaires.

\$

Correction de pente pour les hauteurs et les distances (pour chaque mesure)

Rayons équivalents prenant en compte la correction de pente pour la mise en place de placettes circulaires de 10 et 20 m de rayon

Angle	Pente	Correction		Correction relative	
		Hauteur	Distance	Hauteur	Distance
0,0	0%	1,00	1,00	0%	0%
2,9	5%	1,00	1,00	0%	0%
5,7	10%	1,00	1,00	0%	0%
8,5	15%	1,00	0,99	0%	1%
11,3	20%	1,00	0,98	0%	2%
14,0	25%	1,00	0,97	0%	3%
16,7	30%	1,00	0,96	0%	4%
19,3	35%	0,99	0,94	1%	6%
21,8	40%	0,99	0,93	1%	7%
24,2	45%	0,98	0,91	2%	9%
26,6	50%	0,98	0,89	2%	11%
28,8	55%	0,97	0,88	3%	12%
31,0	60%	0,96	0,86	4%	14%
33,0	65%	0,95	0,84	5%	16%
35,0	70%	0,93	0,82	7%	18%
36,9	75%	0,92	0,80	8%	20%
38,7	80%	0,90	0,78	10%	22%
40,4	85%	0,88	0,76	12%	24%
42,0	90%	0,86	0,74	14%	26%
43,5	95%	0,84	0,72	16%	28%
45,0	100%	0,82	0,71	18%	29%
46,4	105%	0,79	0,69	21%	31%
47,7	110%	0,77	0,67	23%	33%
49,0	115%	0,74	0,66	26%	34%
50,2	120%	0,72	0,64	28%	36%
51,3	125%	0,69	0,62	31%	38%
52,4	130%	0,67	0,61	33%	39%
53,5	135%	0,64	0,60	36%	40%
54,5	140%	0,62	0,58	38%	42%
55,4	145%	0,59	0,57	41%	43%
56,3	150%	0,57	0,55	43%	45%

Pente	10	20
0%	10,00	20,00
5%	10,01	20,01
10%	10,02	20,05
15%	10,06	20,11
20%	10,10	20,20
25%	10,15	20,31
30%	10,22	20,44
35%	10,29	20,59
40%	10,38	20,76
45%	10,47	20,94
50%	10,57	21,15
55%	10,68	21,37
60%	10,80	21,60
65%	10,92	21,84
70%	11,05	22,10
75%	11,18	22,36
80%	11,32	22,63
85%	11,46	22,91
90%	11,60	23,20
95%	11,74	23,49
100%	11,89	23,78
105%	12,04	24,08
110%	12,19	24,39
115%	12,34	24,69
120%	12,50	25,00
125%	12,65	25,30
130%	12,81	25,61
135%	12,96	25,92
140%	13,12	26,23
145%	13,27	26,54
150%	13,43	26,85

D'autre part, il est important de préciser l'habitat dans lequel on se trouve. Sur la feuille de terrain, veuillez cocher ou noter le code CORINE qui correspond à l'habitat de la placette. Afin de le déterminer a priori ou pour apporter des précisions, il peut se révéler intéressant de noter les **caractères stationnels** ou les **informations phytoécologiques** principales caractérisant le milieu.

Remarques : 1. pendant qu'une personne s'occupe de relever ces informations, l'autre peut commencer à mettre en place les jalons à 10 et 20 m en suivant les azimuts 0, 133 et 267 grades.

2. Afin d'éprouver rapidement la qualité du plan de localisation, les placettes peuvent être toutes matérialisées par une équipe puis échantillonnées par une autre. Lors du passage de la deuxième équipe, le manque d'informations pour localiser certaines placettes pourra être souligné et le plan de localisation amélioré dès la première campagne.

4. Echantillonnage

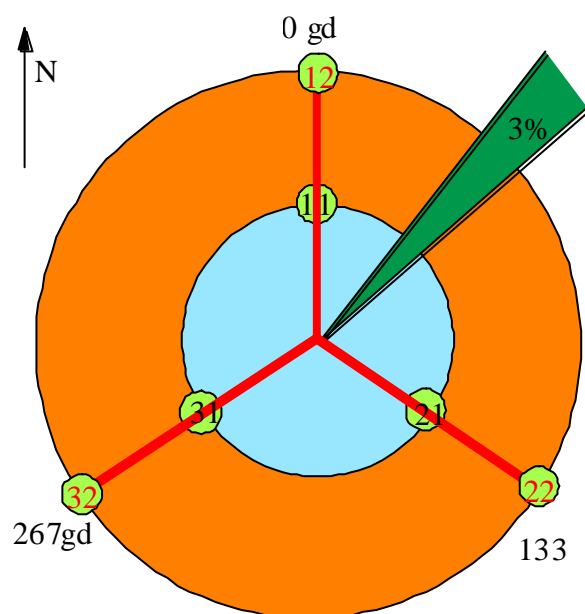
4.1. Temps de réalisation

Sous des conditions idéales (plaine, plusieurs repères, lignes...), deux personnes expérimentées peuvent échantillonner jusqu'à 8 placettes par jour. Si le terrain est accidenté, il est rare que plus de 4 placettes soient achevées, ceci dû en particulier au temps de déplacement entre les placettes. Pour donner un ordre d'idée et en incluant le temps de formation, de déplacement, de saisie des données, on arrive facilement à un total de **120 jours homme** pour la mise en place de 180 placettes.

4.2. Types et techniques d'échantillonnage

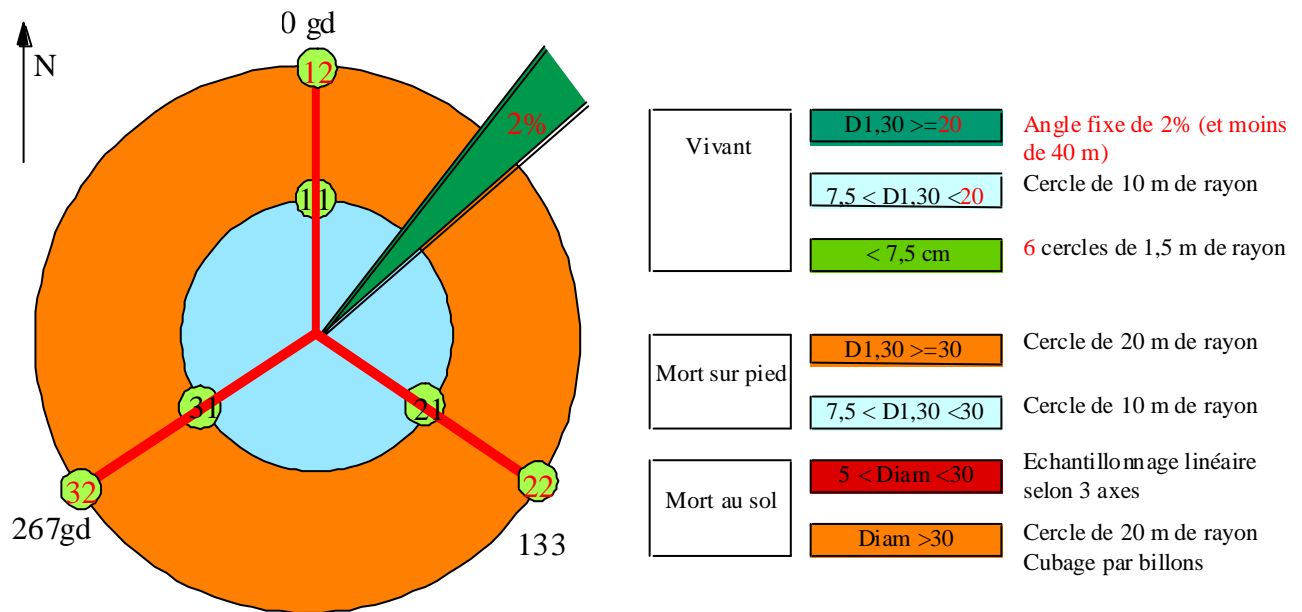
Toutes les distances indiquées ci-dessous – y compris celles pour les transects – sont des distances horizontales – donc après correction de la pente.

En montagne :



Vivant	$D_{1,30} \geq 30$	Angle fixe de 3%
	$7,5 < D_{1,30} < 30$	Cercle de 10 m de rayon
	$< 7,5 \text{ cm}$	6 cercles de 1,5 m de rayon
Mort sur pied	$D_{1,30} \geq 30$	Cercle de 20 m de rayon
	$7,5 < D_{1,30} < 30$	Cercle de 10 m de rayon
Mort au sol	$5 < \text{Diam} < 30$	Echantillonnage linéaire selon 3 axes
	$\text{Diam} > 30$	Cercle de 20 m de rayon Cubage par billons

En plaine :



L'échantillonnage est réalisé par **au moins deux personnes**. L'une, au centre de la placette, prend les azimuts et saisit les données sur la feuille de terrain, l'autre prend les mesures, juge l'intérêt écologique de chaque arbre et donne sa distance au centre de la placette.

Il n'y a pas d'ordres définis pour réaliser l'échantillonnage. Certains voudront commencer par les transects et la régénération, d'autres préféreront finir avec ces relevés. Cependant, au début, il peut être utile de laisser cette opération pour la fin. En effet, en laissant les jalons, on apprend à visualiser plus rapidement les distances.

Au départ, plusieurs tours seront certainement nécessaires pour réaliser les relevés. Par exemple, en suivant la feuille de terrain fournie, on peut décider de prendre « tous les plus de 30 » (vivants, morts sur pied, morts au sol) en un tour (pour éviter les erreurs, commencer à 0 grade en tournant dans le sens horaire) ; puis, lors du deuxième tour, de prendre les perches vivantes et mortes sur pied.

Remarque : une fois la technicité et le coup d'œil acquis et dans de bonnes conditions, un seul tour peut être suffisant pour relever les arbres précomptables et les perches.

4.3. Arbres vivants de diamètre \geq 30 cm en montagne et 20 cm en plaine

Ces arbres sont échantillonnés avec des placettes de type « **angle fixe** ». L'angle retenu correspond à 3% en montagne et 2% en plaine (avec une distance maximale de 40 m en plaine¹). Autrement dit, un arbre sera compté si son diamètre (cm) est supérieur à 3 fois la distance (m) au centre en montagne et 2 fois en plaine (avec une distance maximale de 40 m en plaine).

Remarque : Il est possible d'utiliser un relascope de Bitterlich pour identifier les plus « probants ». Mais, il reste indispensable d'aller vérifier les diamètres et la distance au centre pour chacun d'eux afin de vérifier s'il rentre bien dans le ratio de 3% ou de 2%. Dans le cas contraire, l'arbre peut être noté en **arbre limite**. Cet arbre n'interviendra pas dans les calculs de volume, d'accroissement en volume mais sera, par contre, utilisé dans d'autres bases de données.

Pour ces arbres, on relèvera :

- Le numéro de l'arbre : il s'agit soit du numéro de l'arbre sur l'inventaire précédent soit d'un numéro attribué à chaque arbre lors du premier relevé :
- L'essence (voir la liste des essences forestières et les abréviations utilisées)
- L'azimut **en grades**
- La distance au centre en mètres
- La pente dans le cas où la pente n'est pas automatiquement corrigée,
- Deux diamètres perpendiculaires (D1 correspondant au diamètre perpendiculaire au rayon de la placette)
- Les codes écologiques selon les critères (voir dernière page).

4.4. Arbres vivants de diamètre $<$ 30 cm en montagne ou 20 cm en plaine

Ces arbres sont échantillonnés sur un cercle de 10 m de rayon. Les informations recueillies sont pratiquement les mêmes que pour les arbres de diamètre \geq 30 cm en montagne ou 20 cm en plaine. Les différences sont les suivantes :

- Une seule mesure de diamètre : les arbres de petite dimension ne sont en général pas méplats.

¹ Nous avons choisi cette limite car il nous semble illusoire de vouloir aller chercher les arbres trop loin, notamment dans des conditions où le sous-étage est développé.

- L'origine végétative de l'arbre est notée ainsi : O / N (colonne taillis). Elle doit permettre de détecter une différence de longévité.

Remarque : Les données pour les arbres vivants seront notées dans le même tableau sur la fiche de terrain.

4.5. Régénération

Les tiges seront comptabilisées sur 6 placettes de rayon 1,5 m disposées en étoile le long des transects à 10 m et 20 m du centre de la placette (voir schéma).

On relèvera ici :

- Le **numéro** de la sous-placette (noté 11, 21 et 31, puis 12, 22, 32: voir schéma, et non A, B et C).
- L'essence
- O ou N en fonction de l'origine végétative du pied,
- Le **nombre de tiges** de la même essence pour chaque classe de diamètre
- Le **pourcentage** de recouvrement de semis (moins de 50 cm de hauteur) issus de la même essence,
- Indiquer si l'essence est abrutie ou non. (O/N)

Remarque : Le taillis non précomptable (tiges de plus de 50 cm de haut et de 2,5 cm de diamètre) est également à relever. Comme pour les semis, on distinguera 3 classes.

Exemple :

Ss-placette	Essence	Taillis	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Recouvrement	Abrouissement
21	HET	N	2	3	0	5%	N
21	HET	O			1		N

Classes de semis (rappelées sur la feuille de terrain).

Classe 1 : $0,5 < H < 1,5$ m

Classe 2 : $H > 1,5$ m et $D < 2,5$ cm

Classe 3 : $2,5 \text{ cm} < D < 7,5$ cm

Semis < 50 cm noté en recouvrement (%).

4.6. Arbres morts au sol de diamètre ≥ 30 cm

En fonction de la longueur de la pièce au sol ou d'autres critères (décroissance significative, fourche, stades de décomposition très différents), on peut choisir de **découper l'arbre en billons** de longueur variable. Si le billon < 5 m de long, ne prendre que le diamètre médian (Dm). Dans le cas où le billon est > 5 m de long, mesurer les 3 diamètres (Dini, Dfin, Dm). Dans le seul cas des arbres morts au sol (> 30 cm et transects), un arbre pourra être représenté par une ou plusieurs lignes (plusieurs billons, branches d'un même individu).

Pour chaque arbre échantillonné, indiquer :

- Le **numéro de l'arbre** (puisque'il y a la possibilité d'avoir plusieurs billons par arbre),
- L'essence (si l'identification semble impossible, noter RES, FEU ou IND)
- L'azimut du billon vu du centre (prendre le bout du billon au diamètre le plus gros : NB: dans le cas d'un billon faisant partie d'une pièce de bois déjà localisée – même numéro d'arbre – cette donnée pourra être reconstituée au bureau),
- La distance au centre (prendre le bout du billon au diamètre le plus gros ; NB: dans le cas d'un billon faisant partie d'une pièce de bois déjà localisée – même numéro d'arbre – cette donnée pourra être reconstituée au bureau),
- L'orientation du billon (azimut du billon à partir du bout du billon au diamètre le plus gros ; NB: dans le cas d'un billon faisant partie d'une pièce de bois déjà localisée – même numéro d'arbre – cette donnée pourra être reconstituée au bureau),
- Le diamètre médian (cm) et si nécessaires les diamètres initiaux et finaux,
- La longueur de la pièce de bois (en m) – ne pas oublier de ne prendre en compte que la partie de l'arbre dont le diamètre est supérieur à 30 cm.
- La proportion du billon en contact avec le sol (%),
- L'origine de la pièce au sol (origine chablis – la pièce de bois est reliée à sa souche ; code C– ou exploitation (purges & co) – code E – ou branche ou houppier tombé au sol et sans trace d'exploitation – code B) : vaut C ou E ou B ; Ne pas relever les souches (S) dans ce cadre
- Le stade de décomposition du billon noté 4-3

Rappel : Du fait de la découpe 30 cm, les diamètres médians, initiaux et finaux doivent tous être supérieurs à 30 cm.

Remarque : Lorsque la pièce de bois est limite, seule la partie à l'intérieur de la placette est mesurée.

Stades de décomposition

Ecorce

1. Présente sur tout le billon
2. Présente sur plus de 50% de la surface
3. Présente sur moins de 50% de la surface
4. Absente du billon

Pourriture du bois

1. Dur ou non altéré
2. Pourriture <1/4 du diamètre
3. Pourriture comprise entre 1/4 et 1/2 du diamètre
4. Pourriture comprise entre 1/2 et 3/4 du diamètre
5. Pourriture supérieure à 3/4.

4.7. Arbres mort au sol de diamètre compris entre 5 et 30 cm

L'échantillonnage est ici constitué de **3 transects linéaires de 20 m de longueur, disposées en étoile** (azimuts nord, 133 et 267 grades - soit une distance totale échantillonnée de 60 m par placette). Ces transects peuvent être matérialisés de différentes manières :

- Par l'implantation de jalons à 10 et 20 m ou
- Par l'utilisation de « décamètres » réenrouleurs (avec correction de la pente via vertex)

Les données issues de l'échantillonnage linéaire seront intégrées de cette façon :

- Numéro du transect : 11 si la pièce de bois appartient aux 10 premiers mètres du premier transect, 12 si elle appartient aux 10 derniers mètres du premier transect, 21 pour les 10 premiers mètres du second transect,
- Essence (si l'identification semble impossible, noter R.D, F.D ou IND)
- Distance au centre (optionnel)
- Diamètre (mesuré au niveau de l'intersection),
- Angle de la pièce par rapport au sol (degrés),
- Contact avec le sol sous forme d'une variable binaire : O / N,
- Type ou Origine de la pièce de bois au sol: L'origine de la pièce au sol (origine chablis –la pièce de bois est reliée à sa souche ; code C– ou exploitation (purges &

co) – code E – ou branche ou houppier tombé au sol et sans trace d'exploitation – code B) : vaut C ou E ou B ; Ne pas relever les souches (S, SE ou SN) dans ce cadre.

- Stade de décomposition.

Remarque : Ici, le stade de décomposition ainsi que le fait qu'il y ait contact ou non avec le sol sont appréciés **à l'endroit de la prise de diamètre.**

4.8. Arbres morts sur pied

Les arbres morts sur pied sont, en général, relevés en même temps que les arbres vivants. Ils correspondent aussi bien aux arbres qui viennent de dépérir qu'aux volis et aux souches. Ils sont inventoriés en utilisant deux cercles concentriques de 10 et 20 m de rayon. Pour le cercle de 10 m, le diamètre de précomptage est de 7,5 cm. Il est de 30 cm pour le cercle de 20 m.

Les deux types d'arbres requièrent des relevés identiques, que sont :

- Le numéro de l'arbre,
- L'essence,
- L'azimut (gr) depuis le centre de la placette,
- La distance (m) au centre,
- La pente, au cas où elle ne peut être corrigée automatiquement,
- Le diamètre (à 1,30 m pour les types A ou V, médian autrement),
- La **hauteur**,
- Les codes écologiques (cf. dernière page) – sauf pour les souches: SE ou SN,
- Le type : A (arbre), V (volis), SE (souche issue d'exploitation) et SN (souche issue de volis ou autre morte naturelle) (anciennement, SE et SN étaient regroupées en S) ;
- Le stade de décomposition,

Remarque : Les données pour les arbres morts sur pied quelque soit leur diamètre seront saisies dans le même tableau sur la fiche de terrain.

Types d'arbres morts sur pied

Type A : il correspond aux bois morts qui peuvent être cubés en utilisant le même tarif de cubage que pour les arbres vivants. C'est le cas des arbres qui viennent de dépérir, ou bien




















des arbres qui ont perdu une partie de leurs rameaux fins, mais pas de parties importantes de leur squelette.

Type V : il comprend les volis de hauteur supérieure à 1,30 m, ainsi que les arbres ayant perdu une partie importante de leur squelette. Ces objets seront cubés en appliquant au diamètre à 1,30m une décroissance métrique par défaut de 1cm/m et en estimant sur le terrain une hauteur. Le choix de la décroissance métrique pourra être adapté localement.

Type SN : il comprend les volis – ou autre arbres dont la mort debout dont la mort est d'origine naturelle – de hauteur inférieure à 1,30 m. On échantillonne toutes les souches de plus de 30 cm de diamètre.

Type SE : il comprend les souches - de hauteur inférieure à 1,30 m – issues d'exploitation par l'homme. On échantillonne toutes les souches de plus de 30 cm de diamètre.

Codification écologique : relevés de microhabitats

Conformation arbre	500	Présence du squelette du houppier (<i>arbres morts uniquement</i>)	520		520	
		Branches mortes dans le houppier (<i>arbres vivants uniquement</i>)	530	>10% et <25% de branches mortes (par rapport au volume total)	531	
				Entre 25% et 50% de branches mortes dans le houppier.	532	
				≥50% de branches mortes dans le houppier	533	
		Tête de houppier (<i>arbres vivants uniquement</i>)	540	Tête cassée, avec ou sans substitution par une nouvelle tête. La cassure ne doit pas être complètement cicatrisée.	540	
		Individus fourchus	550	Fourche complètement cassée avec absence d'une des branches principales	551	
		Rejets de souche	560	Présence d'au moins 5 rejets de souche ou de tronc ≥50 cm de longueur	561	
		<i>Pour les codes 600 la position devra être précisée</i> <i>Pied de l'arbre : <1m</i> <i>Tronc: >1m jusqu'au bas du houppier</i> <i>Houppier</i>			p t h	
Micro-habitats	600	Présence de champignon	610	Carpophore de polypore: entre 1 et 2. Diamètre de fructification >5cm de diamètre.	611	
				Carpophore de polypore >3. Diamètre de fructification >5cm de diamètre.	612	
				Carpophore de polypore en cascade recouvrant plus de 10cm de long	613	
		Présence de Cavités	620	Cavité d'origine trou de pic avec ouverture >2cm de diamètre.	621	
				Cavité d'origine naturelle (cariés, etc) avec ouverture >5cm de diamètre.	622	
				Cavités de pics en chaînes: au moins 3 cavités avec entrées séparées de moins de 2m.	623	
				Grande Cavité de pied.	624	
				Grande Cavité de pied avec présence importante de terreau.	625	
		Présence de Fentes (atteinte du bois)	630	Fente causée par la foudre : ≥3 m de long avec atteinte de l'aubier	631	
				Fente ≥25cm de long et 2 cm de profondeur.	632	
		Caractéristiques de l'écorce	640	Ecorce déhiscente sur une surface minimum de 5cm x 5cm et 2cm de décollement.	641	
				Ecorce déhiscente sur une surface minimum de 5cm x 5cm et 2cm de décollement, avec présence de pourriture sous l'écorce.	642	
				Absence d'écorce sur une surface ≥5 cm x 5cm.	643	
				Eclatement noir de l'écorce éventuellement accompagné de sève/résine, indication d'une blessure ou maladie	644	
		Blessures, galles...	650	Blessure récente ≥10 cm de diamètre.	651	
				Présence d'un chancre ≥ 10 cm de diamètre	652	
				Présence d'un balais de sorcière ou brogne: prolifération dense de branches	653	
		Présence de coulée de résine	660	Coulée de résine/sève fraîche ≥30cm de long ou plus de 5 coulées de petites tailles au même endroit.	661	
				Coulée de résine/sève faible indiquant une blessure mineure	662	
		Présence importante de lierre, bryophytes	670	Bryophytes (mousses) sur >1/2 surface développée	671	
				Lierre sur >1/2 surface développée	672	

Annexe 1.2 : Protocole de relevé IBP

FICHE DE RELEVÉ IBP relevé par parcours (rubriques IBP obligatoires en gras)

<p>PEUPELEMENT (rubriques facultatives pour l'IBP)</p> <p>Structure (F=futaie, T=taillis) :</p> <p>* avec $T < 25\%$: F régulière / F 2 étages / F irrégulière</p> <p>* avec $T > 25\%$: mélange [F riche (>25%) + T] / mélange [F pauvre (>25%) + T] / T sans F</p> <p>Couvert : fermé > 75 % / entrouvert : 40 - 75 % / ouvert < 40 %</p> <p>Antécédent : non boisé (terres agricoles, friches...)/ boisé</p> <p>Phase sylvigénétique : irrégulière / rajeunissement (semis-perchis) avec - sans régé. / initiale (PB + qq BM) / optimale (BM-GB) / terminale (TGB-GB) / déclin (morts, régé abs)</p> <p>Sylvofaciès (liste des essences et % couvert) :</p> <p>a - de l'étage dominant (ou à couvert libre) :</p> <p style="padding-left: 20px;">C ≥ 15% :</p> <p style="padding-left: 20px;">C < 15% :</p> <p>b - sous-étage significatif (C > 25% et h > 5-7m) :</p> <p>Type peuplement (plan de gestion) :</p> <p>Peuplement (complément de description : Ho, D...) :</p> <p>Type d'habitat potentiel :</p> <p>Station (catalogue) :</p> <p>Forme d'humus :</p>	<p>REFERENCES DU RELEVÉ</p> <p>Nom du relevé : _____</p> <p>Date : _____</p> <p>Surf. parcourue (ha) : _____</p> <p>Surf. totale (si parcours partiel) : _____</p> <p>Nom des observateurs : _____</p> <p>Commentaire sur le relevé : _____</p> <p>LOCALISATION DU RELEVÉ</p> <p>Département : _____ Commune : _____</p> <p>Site (forêt, massif) : _____</p> <p>Sous-site (tènements ou critères diag. IBP) : _____</p> <p>Nom forêt - n° de parcelle : _____</p> <p>Propriétaire, gestionnaire : _____</p> <p>Contact accès forêt : _____</p> <p>Coordonnées (et réf.) : _____ Alt. (m) : _____</p>
---	--

CRITERES DE DIAGNOSTIC IBP	
Version IBP : _____	Surface décrite : peuplement / type de peuplement / placette
Domaine : atlantique / continental / méditerranéen / htes montagnes	Type de parcours : en plein / partiel
Etage : planitiaire et coll. / montagnard / subalpin / supra ou mésoméditerranéen	
Fertilité : fertile à moy. fertile / peu ou très peu fertile	

Facteurs liés au peuplement et à la gestion forestière				
RELEVÉ IBP v2.6.3 AC - voir Fiche de définition IBP	A	Essences forestières autochtones	<p>Liste des autochtones (plafonnée à 5 essences) : _____</p> <p>Couvert libre de l'ensemble des autochtones : <1/10 (10%) / ≥1/10 (10%)</p> <p>Liste des exotiques (non utilisées pour le calcul de l'IBP) : _____</p>	
	B	Structure verticale végétation	Liste strates ≥1/10 (10%) : herb. + semi-lign. / feuillage bas / feuillage intermédiaire / feuillage haut	
	C	Bois mort sur pied de grosse circonférence (BMP)	Nombre de BMP (plafonné à 3/ha) = _____	
	D	Bois mort au sol de grosse circonférence (BMS)	<p>Nombre de BMS (plafonné à 3/ha) = _____</p> <p>Présence de petits bois morts au sol : oui / non</p>	
	E	Très gros bois vivants (TGB)	Nombre de TGB (plafonné à 5/ha) = _____	
	F	Arbres vivants porteurs de microhabitats (mh)	<p>Nombre de microhabitats (plafonné à 2 mh/type/ha et total 6 mh/ha) :</p> <p>cavité à terre ou bois carié = _____ bois apparent = _____</p> <p>cavité vide = _____ cavité remplie d'eau = _____</p> <p>fente ou décollement d'écorce = _____ lierre, gui ou autres lianes (>1/3) = _____</p> <p>coulée de sève (résine exclue) = _____ champignon = _____</p> <p>charpentière ou cime brisée (d>20 cm) = _____ bois mort dans houppier (>20% ou d>20) = _____</p>	
	G	Milieux ouverts :	<p>PC présent (surf. > 5%) → score 2, sauf au subalpin score 5</p> <p>PC quasi-abs. (surf. ≤ 5%) → indiquer surf. pour les 3 types :</p> <p style="padding-left: 20px;">. surf. PC (m²) = _____</p> <p style="padding-left: 20px;">. surf. T (m²) = _____</p> <p style="padding-left: 20px;">. long. L (m) = _____</p> <p style="text-align: right; padding-right: 20px;">x 2m → surf. (m²) = _____</p> <p style="text-align: right; padding-right: 20px;">} total (%) plaf. à 6%</p>	
	total 1 (valeur absolue & relative)			0 - 2 - 5
	Facteurs liés au contexte, résultant de l'histoire ou des conditions stationnelles, mais pouvant être modifiés par l'activité forestière			
	H	Continuité temporelle de l'état boisé	Signes de discontinuité temporelle (murette, terrasse...): _____	0 - 2 - 5
I	Habitats aquatiques	Liste (plafonné à 2 types / relevé) : source / ruisseau / rivière ou fleuve / bras mort / mare / étang / lac / tourbière / marais / zone marécageuse / fossé humide non entretenu	0 - 2 - 5	
J	Milieux rocheux (>1%)	Liste (plafonné à 2 types / rel.) : paroi non ombragée / paroi ombragée / éboulis stable ou instable / blocs / dalle / autres affleurements rocheux / tas de pierre, murette, ruine / grotte / gouffre ou gdes diaclases fraîches	0 - 2 - 5	
total 2 (valeur absolue & relative)				
TOTAL GENERAL (valeur absolue & relative) = _____				

**Annexe 1.3 : Protocole de relevé
d'abrutissement par la méthode
Aldous**

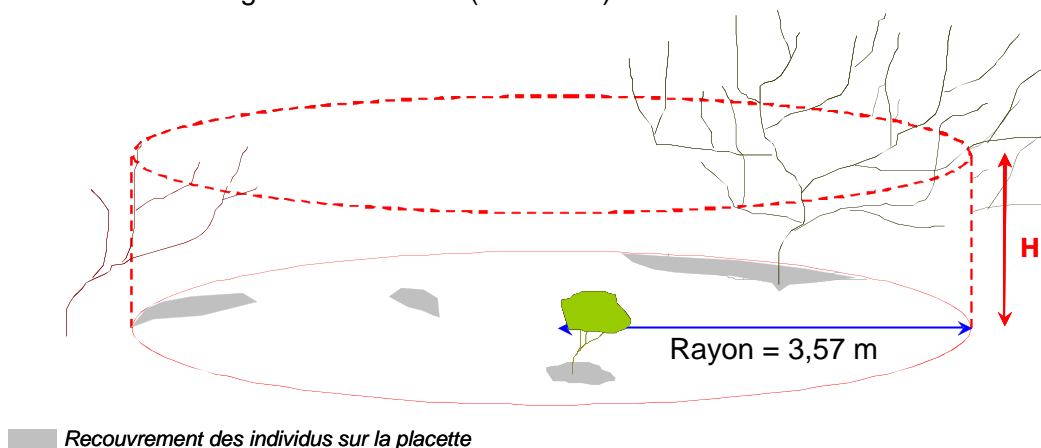
Relevés de végétation – relevés d'Aldous

Les mesures réalisées sur la végétation permettent d'évaluer l'abondance et la composition de la végétation disponible pour les cervidés (Chevreuil et Cerf élaphe) et les bovidés (Chamois), ainsi que son utilisation par ces animaux. Sur les sites d'étude, des relevés de végétation de type Aldous ont été effectués. Nous avons employé la méthode Aldous (ALDOUS, 1944), modifiée par le Cemagref (BALLON *et al.*, 1992).

Sur un point d'échantillonnage, nous avons inventorié trois sous-placettes circulaires de 40 m² de superficie, soit 3.57 m de rayon. Sur ces sous-placettes, nous avons fait un inventaire exhaustif des espèces ligneuses et semi-ligneuses présentes. Puis, pour chaque espèce, nous avons évalué la proportion de surface occupée par chaque espèce (taux de recouvrement, %), ainsi que la proportion de tiges abruties par les animaux (taux d'abrutissement, %). L'évaluation repose sur l'estimation visuelle des proportions de recouvrement et d'abrutissement selon des classes (0-1%, 1-5%, 5-20%, 20-50%, 50-75%, 75-100%).

Les relevés sont réalisés à la fin de l'hiver, avant le débourrement de la végétation lignifiée. Dans le cas des massifs à Chevreuil, l'évaluation s'est faite sur une hauteur de 1,2 mètre, correspondant à la limite accessible par l'animal et en présence de Cerf élaphe l'évaluation s'est faite sur une hauteur de 2,0 mètres (Figure 13ci-dessous).

Au total, nous avons inventorié 187 points d'échantillonnage des 213 placettes GNB, soit 561 sous-placettes (Tableau 5). Du fait de la pose d'une clôture et du gyrobroyage, nous n'avons pas effectué d'estimations de taux d'abrutissement sur les 3 sous-placettes d'un point d'échantillonnage à Rambouillet (RMB-967).



Dispositif d'inventaire de gagnage selon le protocole Aldous (ALDOUS, 1944; modifiée par BALLON *et al.*, 1992). Hauteur de l'inventaire, H = 1,2 m si Chevreuil uniquement ; H = 2,0 m en présence de Cerf élaphe.

Annexe 1.4 : Protocole d'inventaire de la flore vasculaire

Le relevé de la flore vasculaire inclut quatre volets :

- volet 1 : relevé d'abondance-dominance des plantes herbacées et les ligneux d'une hauteur inférieure à 2 m.
- volet 2 : relevé topographique
- volet 3 : relevé des couverts des différentes strates
- volet 4 : relevé pédologique.

Matériel nécessaire :

- Musette ou sac à dos
- Planchette et crayons
- Flores
- Loupe aplanétique (éventuellement binoculaire pour déterminations « labo »)
- Sacs pour récolter les échantillons à déterminer au laboratoire
- Appareil photo
- Boussole
- Clisimètre (gradué en %)
- Télémètre
- Ruban de géomètre d'au moins 20 m
- Jalon
- Tarière pédologique et/ou pioche
- Mètre de menuisier
- Couteau à lame solide
- Pipette d'acide chlorydrique diluée (HCl droguerie diluée 1 volume HCl + 3 volumes d'eau)
- Clé de détermination des principales formes d'humus.

Volet 1 : relevé d'abondance-dominance des plantes herbacées et les ligneux d'une hauteur inférieure à 2 m

Avant d'aller sur le terrain :

Adapter une liste d'espèces prédéfinie en adéquation avec le fond floristique du site et la saisir dans la fiche de terrain.

Une fois sur le terrain :

Commencer par noter en haut de la fiche le numéro de placette, les noms des opérateurs, la date et le nom du massif.

Ce relevé ne concerne que les plantes herbacées et les ligneux vivants, qui au moment du relevé, ont une hauteur totale inférieure à 2 m. Seuls sont pris en compte les individus prenant racine à l'intérieur de la placette

La surface de relevé est de 1018 m², correspondant à un disque de 18 m de rayon centré sur le centre de la placette.

Il est réalisé par **deux botanistes**, en **milieu de saison de végétation** à savoir, idéalement Juin pour les massifs de plaine et Juillet pour les massifs de montagne.

L'effort de recherche standard et chronométré est de 35 minutes (mais qui peut osciller entre 30 et 40 min) : affectation des coefficients d'abondance-dominance (CAD) compris mais en ne comptant pas le temps nécessaire à la consultation des flores ou à un examen prolongé des individus. **Le temps de recherche est à indiquer sur la fiche de relevé.**

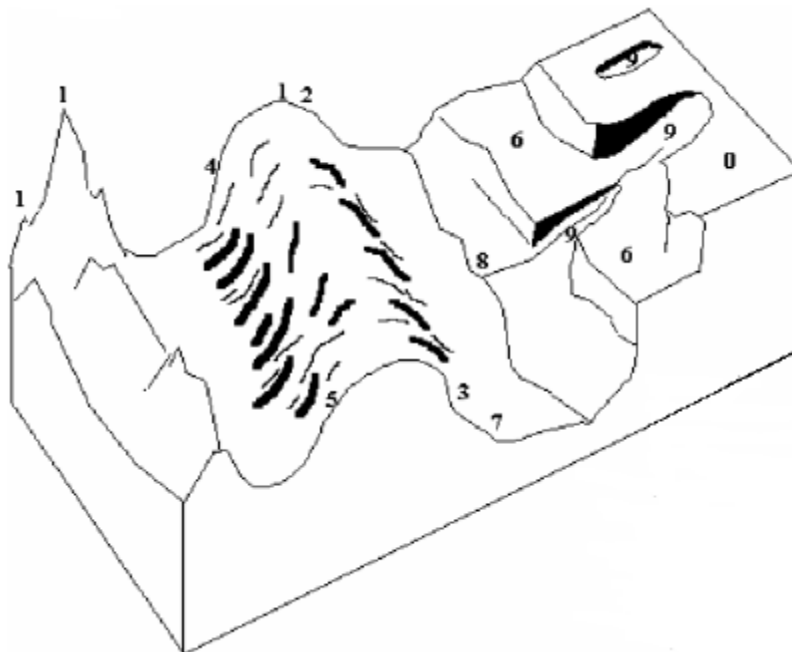
Il s'agit d'affecter un **coefficient d'abondance dominance suivant la méthode de Braun-Blanquet (B1932) (colonne cad)** à chaque espèce présente dans le relevé. Pour les espèces non listées avant d'aller sur la placette, les ajouter sur une nouvelle ligne. Il est préférable de réaliser le relevé en deux temps : d'un part de cocher la présence de chaque espèce (colonne p), puis à la fin du relevé d'affecter les CAD de façon consensuelle entre les deux opérateurs (cela permet d'éviter les erreurs de notation ou de saisie si utilisation d'un ordinateur de terrain).

Les catégories de CAD sont rappelées dans le tableau ci-dessous :

CAD
i : 1 individu et rec < 5 %
+ : ind. peu abond et rec < 5 %
1 : recouvrement < 5 %
2 : recouvrement 5 à 25 %
3 : recouvrement 25 à 50 %
4 : recouvrement 50 à 75 %
5 : recouvrement > 75 %

Volet 2 : relevé de la topographie

Noter dans la case topographie le type de position topographique en s'inspirant des types de l'IFN/IGN :



0	Terrain plat	Position plane ou de plateau ou de plaine avec une pente < 5 %
1	Sommet	Crête de toute nature, sommet vif, sommet arrondi ou escarpement
2	Haut de versant	Partie supérieure d'un versant
3	Mi-versant concave	Partie moyenne d'un versant (pente \geq 5 %) de forme générale déprimée ou banquette ou terrasse de moins de 6 m de largeur
4	Mi-versant rectiligne	Partie moyenne d'un versant (pente \geq 5 %) de forme droite
5	Mi-versant convexe	Partie moyenne d'un versant (pente \geq 5 %) de forme généralement saillante
6	Replat	Zone horizontale d'une largeur moyenne supérieure à 30m et de pente < 15 % intercalée dans un versant ou banquette ou terrasse de plus de 6 m de largeur
7	Bas de versant	Partie inférieure d'un versant
8	Vallée ou fond de vallon large	Dépression très ouverte en fond de vallon ou vallée large de plus de 50 m
9	Dépression ou fond de vallon étroit	Dépression encaissée ou situation de confinement ou fond de vallon étroit ou combe

Mesurer la pente en % et noter l'exposition suivant les 8 directions cardinales (N, NE, E, SE, S, SW, W, NW)

Volet 3 : relevé des couverts des différentes strates

Dans le mini-tableau « Couvert Strates % », noter en % le couvert estimé visuellement des différentes strates à l'échelle du relevé floristique (correspondant à un disque de 18 m de rayon centré sur le centre de la placette). Un arbre d'une hauteur donnée verra tout son couvert affecté à la strate correspondant à sa partie la plus élevée.

Les strates sont :

- La strate « bryophytes » : terricoles et humicoles
- La strate « herbacée » (composée des ligneux de moins de 2 m et des herbacées)
- La strate « a » de 2 à 8m
- La strate « A » de 8 à 16 m
- La strate « AA » au-dessus de 16m.

Volet 4 : relevé pédologique

Dans le mini-tableau « SOL », effectuer un sondage du sol à la tarière ou à la pioche, dans la mesure du possible jusqu'à atteindre la roche ou le plancher argileux et sur une profondeur d'au moins 50 cm. Noter :

- La texture du sol 10 cm sous la surface (cf. triangle du service de la carte des sols de l'Aisne, dit de Jamagne);
- La profondeur en cm d'un enrichissement en argile, texture AL ou AS (**Profondeur XA**) ;
- La profondeur en cm de l'apparition d'une texture à prépondérance argileuse, texture AS, AL, A ou Alo (**Profondeur AX**) ;
- La profondeur en cm d'apparition d'une effervescence de la terre fine à l'acide chlorhydrique (**Prof. HCl terre fine**)
- La profondeur d'apparition d'une hydromorphie diffuse correspondant à 5 à 20% de la surface marquée par des tâches rouilles et claires d'hydromorphie (**Prof. Hydromorphie 1**)
- La profondeur d'apparition d'une hydromorphie correspondant à 20 à 40% de la surface marquée par des tâches d'hydromorphie (**Prof. Hydromorphie 2**)
- La profondeur d'apparition d'une hydromorphie nette correspondant à plus de 40% de la surface marquée par des tâches d'hydromorphie (**Prof. Hydromorphie 3**)
- La profondeur en cm à laquelle on estime que plus de 50% du volume du sol est composé d'éléments grossiers de taille supérieure à 2 mm (**Profondeur > 50 % éléments grossiers**)
- Le pourcentage du volume constitué d'éléments grossiers dans les premiers 50 cm (ou jusqu'à la profondeur de sondage si celle-ci est inférieure à 50 cm) (**% éléments grossiers** sur 50 cm)
- La profondeur en cm du sondage (**Profondeur Sondage**) puis la cause de l'arrêt du sondage (**Cause arrêt**) : mettre « Volontaire » si l'arrêt s'est effectué alors

que vous pouviez continuer à creuser sinon indiquer la nature de l'obstacle
(Cailloux, Roche...)

- La forme d'humus suivant le référentiel suivant (**Forme Humus**) :
 - JABIOL, B., BRÊTHES, A., PONGE, J.F., TOUTAIN, F. et BRUN, J.J. (1995) - *L'humus sous toutes ses formes*. ENGREF, Nancy. 63 p.
 - o Revu par JABIOL, B., HÖLTERMANN, A., GÉGOUT, J.C., PONGE, J.F. et BRÊTHES, A. (2000) - Typologie des formes d'humus peu actives. Validation par des critères macro- et micromorphologiques, biologiques et chimiques. *Etude et Gestion des Sols*, **7** (2) : 133-154.
- Enfin , toute observation relative au relevé pédologique (**Observations Sol**).



GNB FLORE VASCULAIRE - p 1
Flore vasculaire du sous-bois (0 à 2 m)

N°	
----	--

Opérateurs : _____ Date : ____/____/20__ Massif : _____

Nom latin	p	ca d
Acer campestre		
Acer platanoides		
Acer pseudoplatanus		
Adoxa moschatellina		
Aegopodium podagraria		
Agrimonia eupatoria		
Agrostis capillaris		
Agrostis stolonifera		
Ajuga reptans		
Alliaria petiolata		
Allium ursinum		
Anemone nemorosa		
Angelica sylvestris		
Anthoxanthum odoratum		
Aquilegia vulgaris		
Arctium minus		
Arum maculatum		
Asplenium scolopend.		
Astragalus glycyphyllos		
Athyrium filix femina		
Berberis vulgaris		
Brachypodium pinnatum		
Brachypodium sylvat.		
Bromus hordeaceus		
Bromus ramosus		
Bromus sterilis		
Bupleurum falcatum		
Buxus sempervirens		
Calamagrostis epigejos		
Calamintha menthifolia		
Campanula trachelium		
Cardamine heptaphylla		
Cardamine pratensis		
Carex alba		
Carex digitata		
Carex flacca		
Carex halleriana		
Carex hirta		
Carex montana		
Carex pallescens		
Carex pilulifera		
Carex remota		
Carex sylvatica		
Carpinus betulus		
Castanea sativa		
Centaurium erythraea		
Cephalanthera rubra		
Cerastium fontanum		
Circaea lutetiana		
Cirsium arvense		
Cirsium vulgare		
Clematis vitalba		

Nom latin	p	ca d
Colchicum autumnale		
Convallaria majalis		
Cornus mas		
Cornus sanguinea		
Corylus avellana		
Crataegus laevigata		
Crataegus monogyna		
Cruciata laevipes		
Cytisus scoparius		
Dactylis glomerata		
Daphne mezereum		
Daphne laureola		
Daucus carota		
Deschampsia cespitosa		
Dryopteris carthusiana		
Dryopteris filix mas		
Epipactis atrorubens		
Epipactis helleborine		
Euonymus europeus		
Eupatorium cannabinum		
Euphorbia amygdaloid.		
Euphorbia cyparissias		
Euphorbia dulcis		
Fagus sylvatica		
Festuca gigantea		
Festuca heterophylla		
Fragaria vesca		
Frangula alnus		
Fraxinus excelsior		
Galeopsis tetrahit		
Galium aparine		
Galium mollugo		
Galium odoratum		
Geranium robertianum		
Geum urbanum		
Glechoma hederacea		
Hedera helix		
Helleborus foetidus		
Heracleum sphondylium		
Hieracium pilosella		
Hippocrepis comosa		
Holcus lanatus		
Holcus mollis		
Hordelymus europaeus		
Hypericum montanum		
Hypericum perforatum		
Hypericum pulchrum		
Hypochoeris radicata		
Ilex aquifolium		
Inula conyza		
Juncus effusus		
Juniperus communis		

Nom latin	p	ca d
Lamium galeobdolon		
Lapsana communis		
Laserpitium latifolium		
Lathyrus linifolius		
Leucanthemum vulgare.		
Ligustrum vulgare		
Listera ovata		
Lonicera periclymenum		
Lonicera xylosteum		
Luzula luzuloides		
Luzula multiflora		
Luzula pilosa		
Malus sylvestris		
Melampyrum pratense		
Melica nutans		
Melica uniflora		
Melittis melissophyllum		
Mercurialis perennis		
Mespilus germanica		
Milium effusum		
Moehringia trinervia		
Mycelis muralis		
Myosotis arvensis		
Neottia nidus-avis		
Orchis mascula		
Orchis purpurea		
Origanum vulgare		
Ornithogalum pyrenaic.		
Paris quadrifolia		
Phyteuma nigrum		
Phyteuma spicatum		
Picris hieracioides		
Pinus sylvestris		
Plantago lanceolata		
Poa chaixii		
Poa nemoralis		
Poa trivialis		
Polygonatum multiflorum		
Polygonatum odoratum		
Populus tremula		
Potentilla reptans		
Potentilla sterilis		
Primula elatior		
Primula veris		
Prunella vulgaris		
Prunus avium		
Prunus mahaleb		
Prunus spinosa		
Pteridium aquilinum		
Pyrus pyraeaster		
Quercus petraea		
Quercus pubescens		



GNB FLORE VASCULAIRE - - p 2

N°

Nom latin	p	ca d
Quercus robur		
Ranunculus acris		
Ranunculus auricomus		
Ranunculus ficaria		
Ranunculus repens		
Ranunculus tuberosus		
Rhamnus cathartica		
Ribes alpinum		
Ribes rubrum		
Ribes uva-crispa		
Roegneria canina		
Rosa arvensis		
Rosa canina		
Rubus caesius		
Rubus fruticosus		
Rubus idaeus		
Rubus saxatilis		
Salix caprea		
Salix cinerea		
Sambucus nigra		
Sanicula europaea		
Scilla bifolia		
Scrophularia nodosa		
Senecio jacobaea		
Serratula tinctoria		
Sesleria caerulea		
Silene dioica		
Silene latifolia		
Silene vulgaris		
Solanum dulcamara		
Solidago virgaurea		
Sonchus asper		
Sorbus aria		
Sorbus aucuparia		
Sorbus domestica		
Sorbus torminalis		
Stachys officinalis		
Stachys sylvatica		
Stellaria holostea		
Succisa pratensis		
Tamus communis		
Taraxacum officinale		
Teucrium chamaedrys		
Teucrium scorodonia		
Thalictrum minus		
Tilia cordata		
Tilia platyphyllos		
Tragopogon pratensis		
Ulmus glabra		
Ulmus minor		
Urtica dioica		
Valeriana officinalis		

Nom latin	p	ca d
Veronica chamaedrys		
Veronica montana		
Veronica officinalis		
Viburnum lantana		
Viburnum opulus		
Vicia sepium		
Vinca minor		
Vincetoxicum hirundinaria		
Viola hirta		
Viola odorata		
Viola reichenbachiana		
Viola riviniana		

Topographie :	

Observations :

Couvert strates %	
AA (h > 16 m)	
A (8 à 16 m)	
a (2 à 8 m)	
h (lign. < 2 m et Herb.)	
m (bryophytes)	

Effort de recherche (')	
35' hors déterminations sur flore, impérativement compris entre 30 et 40' (à adapter suivant la situation). Surface : 1018 m² (rayon de 18 m)	

CAD	
i : 1 individu et rec < 5 %	
+ : ind. peu abond et rec < 5 %	
1 : recouvrement < 5 %	
2 : recouvrement 5 à 25 %	
3 : recouvrement 25 à 50 %	
4 : recouvrement 50 à 75 %	
5 : recouvrement > 75 %	

SOL	cm
Texture à 10 cm	
Profondeur XA	
Profondeur AX	
Prof. HCl terre fine	
Prof. Hydromorphie 1 (5 à 20 % taches, diffus)	
Prof. Hydromorphie 2 (20 à 40 % taches)	
Prof. Hydromorphie 3 (> 40 % taches, net)	
Profondeur > 50 % éléments grossiers	
% éléments grossiers sur 50 cm	
Profondeur Sondage	
Cause arrêt :	
Forme Humus :	
Observations Sol :	

Version Avril 2013

Annexe 1.5 : Protocole d'inventaire bryologique

Protocole publié dans les actes des premières rencontres françaises de bryologie (14-16 octobre 2011, Paris)

Résumé

But : Ce protocole est destiné à inventorier les bryophytes, un des 7 groupes taxonomiques étudiés dans le cadre du projet Gestion, Naturalité, Biodiversité (GNB ; <https://gnb.cemagref.fr/>), dont le but est de quantifier la réponse de la biodiversité à l'exploitation forestière en comparant des parcelles exploitées et des parcelles non exploitées.

4 types de bryophytes sont étudiés

- Bryophytes terricoles présentes sur la terre nue
- Bryophytes humicoles présentes sur les humus
- Bryophytes épixyliques présentes sur les arbres morts
- Bryophytes corticoles présentes sur les écorces des arbres

Supports : Les bryophytes sont inventoriées sur les arbres vivants et le bois mort debout ou au sol quelle que soit l'essence forestière. Ces supports sont préalablement tirés au sort à partir de l'inventaire dendrométrique. Les espèces terricoles et humicoles, quant à elles, sont relevées sur 3 cercles de 2 mètres de rayon ainsi que sur une assiette de chablis. Enfin, sur l'ensemble de la placette, un inventaire complémentaire de 30 minutes est réalisé, notamment sur des zones intéressantes telles que rochers, houppiers tombés au sol ou essences forestières peu communes (supports qui auraient pu passer entre les mailles du tirage au sort).

Période

Les relevés sont à réaliser de préférence de mi-avril à mi-juin et de septembre à octobre, au moment de la saison de reproduction qui est variable selon les espèces, afin d'observer les capsules souvent essentielles pour passer du genre à l'espèce.

Principe du travail

Le protocole s'appuie sur les placettes GNB de 20 m de rayon définies dans le cadre du protocole

"*Medd : protocole de suivi des espaces naturels protégés*" (Bruciamacchie, 2005)². Deux principaux types de relevés sont effectués sur chaque placette :

- Relevés de la diversité spécifique sur des supports de différentes natures

² Bruciamacchie M., 2005. *Protocole de suivi d'espaces naturels protégés*. ENGREF - MEDD, Nancy, 40 p.

- 5 relevés sur du gros bois vivant
 - 3 relevés sur des petits bois vivants
 - 5 relevés sur du gros bois mort au sol
 - 5 relevés sur des souches
 - 5 relevés sur des chandelles
- } Préalablement tirés au sort à partir de l'inventaire dendrométrique*
-
- 3 relevés au sol
 - 5 relevés sur des petits bois morts
- } Sur les transects 0 gr, 133 gr et 267 gr
-
- 1 relevé sur une assiette de chablis
- } La plus proche du centre de la placette

*NB : Le tirage au sort est surnuméraire afin de parer aux imprévus (arbre tombé, billon de bois mort déplacé, etc...).

- Inventaire complémentaire chronométré de 30 min sur l'ensemble de la placette

Il est conseillé de travailler en binôme. L'un prend les notes et met les échantillons sous enveloppe pour les analyses en laboratoire tandis que l'autre prospecte : cela permet à l'observateur de garder l'œil en continu sur le support à inventorier.

Saisie des données :

L'opérateur dispose de 2 fiches :

- La fiche "dendro" est une copie du relevé dendrométrique. Elle permet de localiser sur le terrain les supports, tirés au sort, à inventorier. Elle indique les caractéristiques de ces supports de la manière suivante :

Massif	Code du massif étudié (ex : Ventron => VEN)
Numpla GNB	Code identifiant la placette GNB
Essence	Code essence
Type objet	Nature et numéro de la pièce étudiée (ex : bois vivant => BV, arbre mort debout => BMD, bois mort au sol=> BMS)
Type BM	Précision par rapport au type de bois mort (ex : arbre avec houppier => A, chandelle => V, souche => S) et pour le type de bois vivant (ex : billon relié à un arbre presque entier ou à une galette => C, rémanent issu de l'exploitation => E)
Azimut	Valeur numérique de l'azimut de l'arbre depuis le centre de la placette exprimé en grades entre 0 et 400
Distance	Distance en mètres entre l'objet et le centre de la placette
Diam1	Valeur numérique donnée en cm. Elle correspond à la première mesure du diamètre de l'objet
Diam2	Valeur numérique donnée en cm. Elle correspond à la seconde mesure du diamètre de l'objet
Diam med	Valeur numérique donnée en cm. Elle correspond au diamètre médian pour les BMS de grande taille
Longueur	Valeur numérique donnée en m. Elle correspond à la longueur de la pièce pour BMS ou à la hauteur de la pièce pour MV

- La fiche "saisie bryo" (**Annexe I**) est utilisée pour établir la liste des espèces présentes sur chacun des supports ainsi que leur abondance.

Lorsque les supports présentent des compartiments distincts, ils font l'objet de plusieurs relevés (un par compartiment) : la notion de support désigne la pièce étudiée (bois mort debout, souche, bois vivant...etc.) alors que la notion de compartiment correspond à une subdivision du support (tronc/branche pour les arbres debout, flanc/ section pour les souches). La légende des colonnes est la suivante :

Équipe	Nom des personnes réalisant les relevés
Date du relevé	Date de réalisation du relevé
Heure début	Heure de début du relevé
Heure fin	Heure de fin du relevé
Code massif	Code identique au code "massif" de la fiche "dendro"
Parcelle	Désignation du numéro de la parcelle forestière
Code placette	Code identique au code "numpla_GNB" de la fiche "dendro"
Durée	Durée totale de l'inventaire
Sol/arbre	Inscrire "S" pour les relevés effectués au sol et "A" pour ceux effectués sur les arbres
Type objet (support)	Reporter le code "type objet" de la fiche "dendro" pour ce qui est issu du tirage au sort. Sinon indiquer - P1, P2, P3,... pour les 5 petits bois morts au sol - AC pour l'assiette de chablis - S1, S2, S3,... pour les 3 relevés au sol
Compartiment T/B	Inscrire "T" pour les bryophytes observées sur le tronc et "B" pour celles observées sur une branche
Type BM	Ne concerne que les bois morts debout et les bois morts au sol Reporter le code de la colonne "Type BM" de la fiche "dendro" Pour BMD (ex : arbre avec houppier => A, chandelle => V, souche => S) Pour BMS (ex : billon relié à un arbre presque entier et à la galette => C, rémanent issu de l'exploitation => E)
BM F/S	Pour le bois mort de type souche, inscrire "S" pour les relevés effectués sur la section et "F" pour ceux effectués sur les flancs
N° transect	Inscrire le numéro de l'azimut du transect (0, 133 ou 267 gr) pour les bryophytes au sol et sur les petits bois morts
Surf	Classe de surface occupée (en %) par l'ensemble des bryophytes sur surface étudiée. On adoptera les classes suivantes adaptées de Bardat et Aubert (2007) : <ul style="list-style-type: none"> ➤ classe 0 : aucune bryophyte observée ➤ classe I : recouvrement < 5 % ➤ classe II : recouvrement 5 % ≤ R < 25 % ➤ classe III : recouvrement 25 % ≤ R < 50 % ➤ classe IV : recouvrement ≥ 50 %
Nom taxon	Nom des taxons identifiés sur les supports analysés. Les espèces sont notées autant de fois qu'elles sont présentes sur des supports ou compartiments différents

Surf espèce	Classe de surface occupée (en %) pour chaque espèce sur la surface étudiée
Angle	Colonne à renseigner pour le bois vivant et le bois mort debout type chandelle. Evaluation de l'inclinaison de l'arbre par rapport au sol en utilisant les 3 classes suivantes : <ul style="list-style-type: none"> ➤ classe A : inclinaison < 15° ➤ classe B : inclinaison 15° ≤ I < 45° ➤ classe C : inclinaison ≥ 45°
Distance	Par rapport au centre de la placette pour les petits bois morts au sol (P)
Dim P	Renseigner le diamètre médian et la longueur
Dim AC	Renseigner la hauteur et la largeur de l'assiette de chablis
E	Pour les petits bois morts au sol, renseigner la classe de surface recouverte par de l'écorce : E1. Écorce présente sur tout le billon E2. Présente sur plus de 50% de la surface E3. Présente sur moins de 50% du bois E4. Absente du billon
D	Pour les petits bois morts au sol, renseigner la classe de décomposition, appréciée à l'aide d'un couteau qu'on enfonce dans le bois : D1. Dur et non altéré D2. Pourriture < ¼ du diamètre D3. Pourriture comprise entre ¼ et ½ du diamètre D4. Pourriture comprise entre ½ et ¾ du diamètre D5. Pourriture supérieure à ¾ du diamètre
Support inventaire complémentaire	Indiquer la nature du support sur lequel les espèces supplémentaires ont été trouvées lors de l'inventaire chronométré de 30 min
Remarques	Rubrique libre

Détail des tâches à réaliser

Avant de procéder à l'inventaire des espèces sur les supports désignés par le protocole, l'opérateur indique les informations générales sur la fiche "saisie bryo", à savoir : les noms des opérateurs, la date du relevé, le code massif, le numéro de la parcelle forestière, le code de la placette et enfin l'heure de début du relevé. Les informations de la fiche "dendro" sont reprises du relevé dendrométrique.

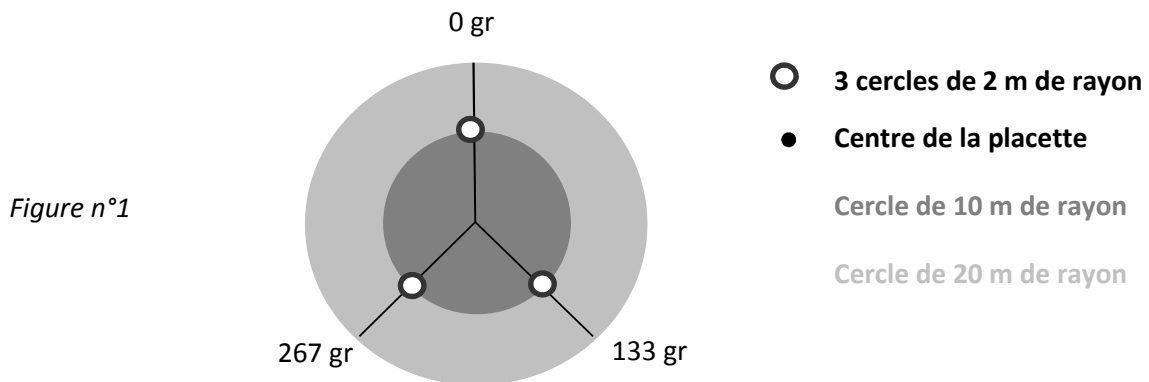
Récolte d'échantillons lors de l'inventaire : l'opérateur placera sous enveloppe les échantillons à déterminer, en indiquant la date, les codes Massif et placette, le support (code + identifiant) et le nom(ou numéro) provisoire de l'échantillon, suivi d'un "?".

L'opérateur reportera, sur la fiche "saisie bryo", le nom (ou numéro) provisoire de l'échantillon écrit sur l'enveloppe suivi d'un point "?". Une fois l'identification de l'espèce réalisée en laboratoire, ce nom ou numéro provisoire sera remplacé par le nom validé du taxon sur la fiche "saisie bryo". Les espèces qui auront été traitées au laboratoire doivent être surlignées en rouge dans la fiche "saisie bryo" et conservées en herbier.

NB. Afin de pouvoir récolter les espèces qui nécessiteront un examen au laboratoire, Irstea et l'ONF ont fait des demandes d'autorisation de prélèvements auprès du Ministère en charge de l'Environnement, dans le cadre du projet.

Le sol : Il s'agit de la surface plus ou moins humifère exempte de bois mort identifiable. La microtopographie peut conduire à un déterminisme écologique différent dû à la présence de microhabitats liée à l'activité de la méso et macrofaune (ex : taupinière, turricules de vers de terre).

Les inventaires seront effectués sur 3 cercles de 2 m de rayon, situés à 10 m du centre de la placette, aux azimuts 0 gr, 133 gr et 267 gr.



Les opérations à réaliser sont les suivantes :

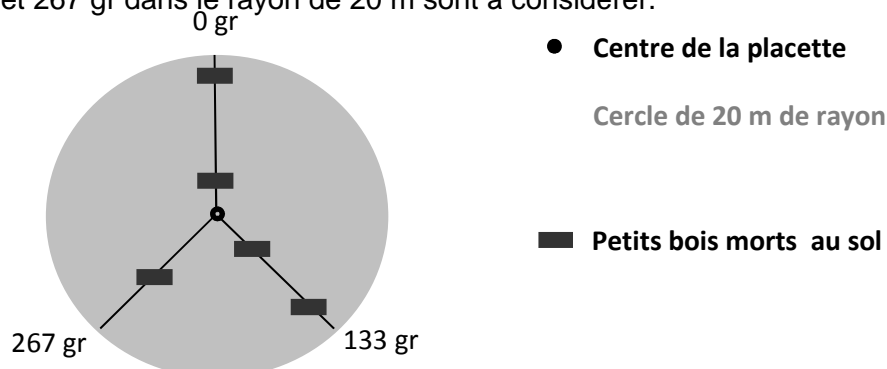
- Renseigner en premier lieu, les colonnes "type objet", "n° transect" et "sol/arbre"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons (une ligne par taxon)
- À l'aide de l'abaque présentée en **Annexe II**, évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en adoptant les classes suivantes de Bardat et Aubert (2007) :
 - classe 0 : aucune bryophyte observée
 - classe I : recouvrement < 5 %
 - classe II : recouvrement $5 \% \leq R < 25 \%$
 - classe III : recouvrement $25 \% \leq R < 50 \%$
 - classe IV : recouvrement $\geq 50 \%$

Cette donnée est à signaler une seule fois par relevé, dès la première ligne du support étudié, dans la colonne "surf" de la fiche "saisie bryo".

- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que ci-dessus, à l'aide de l'abaque de l'**Annexe II**.

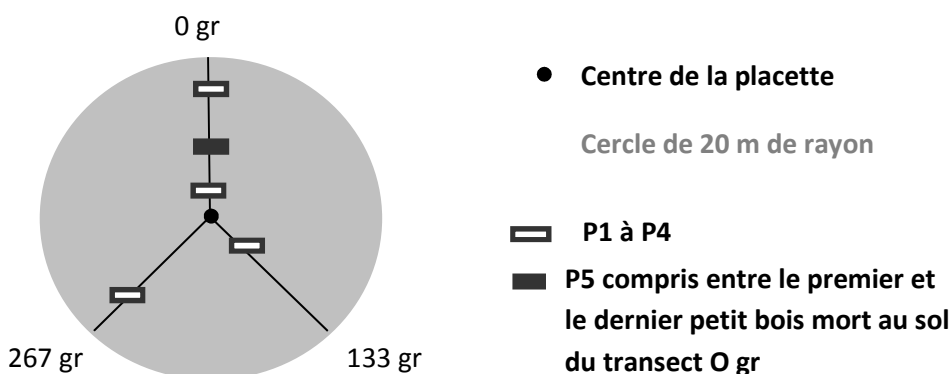
Les petits bois morts au sol : les inventaires se réalisent sur les bois morts d'un diamètre compris entre 5 et 30 cm. Seuls les bois morts au sol interceptés par les transects des azimuts 0 gr, 133 gr et 267 gr dans le rayon de 20 m sont à considérer.

Figure n°2



Le protocole prévoit d'échantillonner 5 petits bois morts au maximum sur l'ensemble des transects. Ils pourront faire l'objet d'un examen approfondi et pourront être retournés. Il s'agit des premiers et derniers bois morts interceptés sur chaque transect. Si le nombre total de pièces ainsi définies est inférieur à 5, on pourra compléter avec les autres petits bois compris entre le premier et le dernier de chaque transect (Figure n°3). Ce nombre pourra être inférieur à 5 si évidemment il y a moins de 5 petits bois morts sur l'ensemble des 3 transects de la placette.

Figure n°3



Si le diamètre intercepté correspond à une branche d'un bois mort déjà étudié, l'opérateur ne retiendra pas cet objet.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "type objet" (tous les bois identifiés sont codés de P1 à P5 selon l'ordre dans lequel l'observateur les trouve), "n° transect", "distance", "dim P", "E" et "D". Pour ces deux dernières informations, la codification est la suivante :

Ecorce	Décomposition/Pourriture du bois
E1. Présente sur tout le billon	D1. Dur et non altéré
E2. Présente sur plus de 50% de la surface	D2. la pointe du couteau s'enfonce sur moins de ¼ du diamètre
E3. Présente sur moins de 50% du bois	D3. la pointe du couteau s'enfonce entre ¼ et ½ du diamètre
E4. Absente du billon	D4. la pointe du couteau s'enfonce entre ½ et ¾ du diamètre
	D5. la pointe du couteau s'enfonce sur plus de ¾ du diamètre

- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe III**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe III**)

Le bois vivant : les inventaires s'effectuent sur 5 arbres d'un diamètre supérieur ou égal à 30 cm tirés au sort dans le rayon de 20 m et 3 arbres d'un diamètre inférieur à 20 cm tirés au sort dans le rayon de 10 m. Les arbres seront étudiés depuis la base du tronc jusqu'à une hauteur de 2 m. Le nombre d'arbres inventoriés pourra être inférieur à 5 (respectivement 3) par placette si évidemment il y a moins de 5 (respectivement 3) bois vivants \geq 30 cm de diamètre (respectivement $<$ 20 cm de diamètre).

Toute branche présente sur la hauteur étudiée sera également inventoriée. S'il y a plusieurs branches, seule la plus basse sera étudiée. L'inventaire des espèces sur cette branche s'arrêtera à la première fourche identifiée ou, à défaut, à une longueur de 1 m.

En conséquence, au cours du relevé, l'opérateur précise dans la colonne "compartiment T/B" de la fiche "saisie bryo", si l'espèce est présente sur le tronc : "T" ou sur une branche basse : "B". L'espèce est notée autant de fois qu'elle est présente sur des compartiments différents d'un même support.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "compartiment T/B" et "angle". Pour renseigner la colonne angle, évaluer l'inclinaison de l'arbre par rapport au sol en utilisant les 3 classes suivantes :
 - classe A : inclinaison $<$ 15°
 - classe B : inclinaison $15^\circ \leq I < 45^\circ$
 - classe C : inclinaison $\geq 45^\circ$

- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe III**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe III**)

Le bois mort debout : les inventaires s'effectuent sur 2 types de supports :

- 5 chandelles naturelles d'un diamètre ≥ 30 cm dans un rayon de 20 m.
- 5 souches d'un diamètre ≥ 30 cm telles qu'elles sont désignées par l'inventaire dendrométrique

Les inventaires seront effectués depuis la base du tronc jusqu'à une hauteur de 2 m.

Toute branche présente sur la hauteur étudiée sera également inventoriée. S'il y a plusieurs branches, seule la plus basse sera étudiée. L'inventaire des espèces sur cette branche s'arrêtera à la première fourche identifiée ou, à défaut, à une longueur de 1 m. En conséquence, l'opérateur doit préciser dans la colonne "compartiment T/B" si l'espèce est présente sur le tronc : "T" ou sur une branche basse : "B".

L'espèce sera notée autant de fois qu'elle est rencontrée sur des compartiments différents d'un même support.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "compartiment T/B", "type BM".
 - Si le support est une chandelle, l'observateur doit remplir la colonne "angle" selon les classes suivantes :
 - classe A : inclinaison $< 15^\circ$
 - classe B : inclinaison $15^\circ \leq I < 45^\circ$
 - classe C : inclinaison $\geq 45^\circ$
 - Si le support étudié est une souche, l'observateur doit remplir la colonne "BM F/S"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe III**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe III**)

Le gros bois mort au sol : les inventaires se réalisent sur 5 bois morts au sol d'un diamètre supérieur à 30 cm tirés préalablement au sort dans le rayon de 20 m. Les inventaires s'effectuent sur une longueur de 2 m, depuis la base du bois mort, en considérant que celle-ci correspond au plus fort diamètre.

Tous les bois identifiés sont codés BMS1, BMS2, BMS3...etc., dans la colonne "type objet". Dans la colonne "type BM", l'opérateur précise s'il s'agit d'un billon relié à un arbre presque entier et à la galette ("C"), d'un rémanent issu de l'exploitation ("E") ou d'une branche ou bois ne constituant pas le corps de la grume proprement dite ("B").

Pour tous les bois morts au sol, toute branche présente sur la hauteur étudiée sera également inventoriée. S'il y a plusieurs branches, seule la plus proche de la base du bois mort sera étudiée. L'inventaire des espèces sur cette branche s'arrêtera à la première fourche identifiée ou, à défaut, sur une longueur de 1 m. En conséquence, au cours du relevé, l'opérateur précise dans la colonne "compartiment T/B", si l'espèce est présente sur le tronc ("T") ou sur une branche basse ("B").

L'espèce sera notée autant de fois qu'elle est rencontrée sur des compartiments différents d'un même support.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "compartiment T/B", "type BM"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe III**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe III**)

Les assiettes de chablis : Une seule assiette de chablis sera inventoriée par placette ; elle sera codée "AC". Les observateurs choisiront l'assiette la plus proche du centre de la placette. Les inventaires concernent uniquement la partie du sol piégée par le système racinaire, généralement peu ou pas humifère. Ils seront réalisés sur toute la surface de l'assiette de chablis, c'est-à-dire des deux côtés.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "distance" et "dim AC"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons

- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment

Complément chronométré d'inventaire : les observateurs compléteront leurs relevés par un inventaire libre d'une durée de 30 min en indiquant pour chaque taxon relevé le type de support concerné. Ce dernier sera à indiquer dans la colonne "support inventaire complémentaire" de la fiche "saisie bryo". Ce complément permet de prospecter des zones riches telles que les rochers, les houppiers tombés au sol ou les essences forestières peu communes qui n'ont pas forcément été sélectionnées par le tirage au sort.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "type objet" et "support inventaire complémentaire" en indiquant dans la première Inv_Comp
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons

Annexe II

Abaque des classes de recouvrement pour les relevés au sol

Le cercle de 2 m de rayon ayant une surface de 12.56 m²,

- **5%** de cette surface seraient représentés par un carré de 0,79 m de côté
- **25%** par un carré de 1,77 m de côté
- **50%** par un carré de 2,50 m de côté

Codification des classes :

- classe 0 : aucune bryophyte observée
- classe I : recouvrement < 5 %
- classe II : recouvrement $5 \% \leq R < 25 \%$
- classe III : recouvrement $25 \% \leq R < 50 \%$
- classe IV : recouvrement $\geq 50 \%$

Annexe III

Abaque des classes de recouvrement pour les relevés sur troncs de bois vivants et gros bois mort au sol

Diamètre à 1 mètre (en m)	Surface du cylindre de 2 m de haut	Côté du carré (en cm) qui correspondrait à un recouvrement de ...		
		5%	25%	50%
0,05	0,314	12,53	28,02	39,63
0,1	0,628	17,72	39,63	56,05
0,15	0,942	21,71	48,54	68,65
0,2	1,257	25,07	56,05	79,27
0,25	1,571	28,02	62,67	88,62
0,3	1,885	30,70	68,65	97,08
0,35	2,199	33,16	74,15	104,86
0,4	2,513	35,45	79,27	112,10
0,45	2,827	37,60	84,07	118,90
0,5	3,142	39,63	88,62	125,33
0,55	3,456	41,57	92,95	131,45
0,6	3,770	43,42	97,08	137,29
0,65	4,084	45,19	101,05	142,90
0,7	4,398	46,89	104,86	148,29
0,75	4,712	48,54	108,54	153,50
0,8	5,027	50,13	112,10	158,53
0,85	5,341	51,68	115,55	163,41
0,9	5,655	53,17	118,90	168,15
0,95	5,969	54,63	122,16	172,76
1	6,283	56,05	125,33	177,25
1,05	6,597	57,43	128,43	181,62
1,1	6,912	58,79	131,45	185,90

Annexe 1.6 : Protocole d'inventaire mycologique

Objectif

La comparaison de la biodiversité forestière entre forêts exploitées et non exploitées est un des thèmes importants de recherche appliquée sur la biodiversité forestière en Europe (Paillet et al. 2010). Pourtant, peu de données sont disponibles sur le sujet en France et même en Europe tempérée, et encore moins dans la littérature scientifique. L'objectif du projet GNB est de quantifier la réponse de la biodiversité (différents groupes taxinomiques) à l'exploitation forestière en comparant des parcelles exploitées à des parcelles non exploitées depuis au moins 20 ans, et de tester la relation existant entre différents indicateurs de biodiversité et des mesures de biodiversité faites sur le terrain. Les champignons et tout particulièrement les espèces lignicoles sont parmi les groupes susceptibles de fournir une réponse différente selon l'intensité de gestion (Paillet et al. 2010). On observe par exemple des cortèges originaux dans les réserves intégrales comme à Fontainebleau (Vidonne, 2007). Les polypores sont les acteurs principaux de la décomposition du bois et constituent une porte d'entrée très importante de la biodiversité saproxylique (Dajoz, 2007). Les champignons lignicoles ont donc logiquement été retenus comme un des sept groupes taxinomiques relevés dans le cadre du projet GNB.

Plus encore que pour le reste de la biodiversité, très peu d'études comparant forêts exploitées et non-exploitées ont été réalisées sur les champignons lignicoles en Europe tempérée. Citons une publication récente effectuée dans le sud de l'Allemagne : Müller et al 2007. Les auteurs ont étudié les assemblages de champignons lignicoles dans les forêts de hêtre. Ils ont mis en évidence la différence de composition entre champignons des forêts exploitées et ceux des forêts non exploitées. Certaines espèces présentes dans les réserves sont absentes des forêts intensivement exploitées.

Nous souhaitons dans cette note présenter et expliquer le protocole d'inventaire mycologique retenu dans le cadre du projet GNB.

Dispositif

Le protocole s'appuie sur les relevés dendrométrique effectués dans le cadre du protocole « Medd » : protocole de suivi d'espaces naturels protégés. Ces relevés associent des relevés sur surface fixe (placette circulaire de 20 m de rayon), des relevés sur surface variable (placettes circulaires à la jauge 1 ou 2), et des relevés par transect. La surface de la placette à surface fixe, 1250 m², est cohérente avec les recommandations de la littérature (Huhndorf et al, 2007).

Les études réalisées signalent aussi le lien entre l'essence, les dimensions du support, l'état de décomposition et la biodiversité des champignons lignicoles. C'est pourquoi un des

objectifs du protocole est de relever la biodiversité fongique lignicole pour les différents supports du relevé dendrométrique. Ces relevés par support sont complétés par un relevé surfacique permettant une analyse à l'échelle du cercle de rayon 20m. Deux types de relevés sont donc effectués sur chaque placette :

- des relevés sur support ou pièce de bois. Les supports correspondent à peu de choses près à tous les supports relevés dans le cadre du protocole « Medd ».
- un relevé complémentaire au niveau de l'ensemble de la placette

Champ taxonomique

Les relevés mycologiques concernent toutes les espèces lignicoles c'est-à-dire les champignons dont les fructifications apparaissent sur le bois : sur les arbres vivants ou sur le bois mort.

Nous avons retenu de n'effectuer qu'un seul passage sur chaque placette. Ces choix permettent d'envisager l'intervention des mycologues sur un plus grand nombre de placettes que pour des inventaires plus complets ou plus répétitifs.

Cette approche est justifiée par la durée limitée du programme et des moyens disponibles pour effectuer les relevés.

L'originalité du protocole est d'intégrer toutes les espèces lignicoles et en particulier les "croûtes" et les polypores appliqués au substrat. En France, l'ordre de grandeur du nombre total de ces Basidiomycètes est de 1500 espèces. En règle générale, l'identification de ces Aphylophorales notamment les Corticiés nécessite l'utilisation du microscope mais repose sur des critères bien établis repris par les clés de détermination.

Les espèces que nous avons de fortes chances de rencontrer sont donc :

- parmi les Basidiomycètes : les espèces « poroïdes » : polypores à chapeau et polypores appliqués au substrat et les espèces « corticioïdes » et « stéréoïdes ». En prenant le référentiel français des Basidiomycètes, cela recouvre les ordres ou familles suivantes : Auriculariales, Coniophoraceae, Corticiales pp, Exobasidiales, Gloeophyllales, Gomphales pp, Hericiales, Hymenochaetales, Lachnocladias, Polyporales, Schizophyllales, Stereales, Trechisporales pp, Thelephorales pp et Tremellales ; les Basidiomycètes à lames : espèces pleurotoïdes et agaricoïdes (Pleurotus, Pholiota, Lentinus, Pluteus, Mycena,...).
- parmi les Ascomycètes, les Pyrénomycètes lignicoles (genres Xylaria, Ustulina, Daldinia, Hypoxylon, Nectria, Diatrype...) et autres Ascomycètes

Nous noterons aussi des indices de présence de certaines espèces facilement observables sur le bois mort à savoir les rhizomorphes du genre *Armillaria* (cordons noirs) et les colorations vertes du bois dues à des pézizes du genre *Chlorociboria*.

Les ouvrages de détermination pour les Basidiomycètes sans lames sont : Eriksson & Ryvarden (1973,1975,1976), Eriksson et al (1978,1981,1984), Hjorstad et al.(1987,1988), Jülich (1984), Breitenbach & Kränzlin (1986), Berniccia (2005), Berniccia et al (2010) ainsi que les différentes monographies et clés.

Pour les Ascomycètes, seront utilisés Dennis(1981), Breitenbach & Kränzlin(1981), Berthaud (1984), le bulletin n°133 de la fédération mycologique Dauphiné Savoie (1994) et les diverses clés.

La nomenclature adoptée est celle du nouveau référentiel français des Basidiomycètes(terminé) et du nouveau référentiel des Ascomycètes(en cours). Nous excluons les "Myxomycètes" de ces inventaires.

Abondance

Pour les relevés sur pièces de bois comme pour le relevé complémentaire à l'échelle de la placette, nous avons choisi, comme c'est conseillé dans l'étude Müller et al. (2007), de ne noter que la présence des espèces. Relever le nombre de fructifications pour une espèce donnée est faisable pour les grands polypores mais est impossible dans le cas de consoles imbriquées ou de fructifications en croûtes. De plus, ces différents sporophores peuvent correspondre à un seul individu.

Méthodologie : relevés sur le terrain

Repérage de la placette

La position des placettes est relevée au GPS. On utilisera le GPS pour retrouver les centres ou à défaut on pourra utiliser boussole et topofil après avoir repéré azimuth et distance sur carte. Dans la pratique, il est indispensable que les centres des placettes soient rafraîchis : peinture sur arbres voisins ou jalons et indications avec de la rubalise depuis les routes d'accès.

Matérialisation de la placette

A partir du centre de la placette, on utilisera un télémètre pour se repérer par rapport aux limites des 20 mètres de la placette. En cas d'impossibilité d'utiliser le télémètre, l'opérateur repère et matérialise la limite de 20 m selon les azimuts 0, 133 et 267 grades à l'aide de ruban décamétrique.

Saisie des données sur le terrain

L'opérateur dispose de 3 fiches : la fiche « dendro », la fiche « support » et la fiche « myco ».

La fiche-dendro est une photocopie du relevé dendrométrique sur laquelle on codifiera les supports.

La fiche-support complètera les relevés dendrométriques des bois morts au sol (cf. suite).

La fiche-myco sera utilisée pour les relevés mycologiques en lien avec les supports ou la placette. les colonnes suivantes sont prévues (cf suite) : colonne code support - colonne abondance (0 si pas d'espèce; 1 si espèce présente sur un support ou dans placette) - colonne Dans_placette (Oui ou Non; suivant que l'espèce est ou non dans les 20 m centraux) - Tronc-houppier (T ou H ; suivant que l'espèce est sur la partie Tronc ou Houppier ou les deux de la pièce de bois; uniquement pour les relevés support)

Relevés sur gros bois vivants

Tous les bois relevés par l'inventaire dendrométrique d'un diamètre à 1,3 m supérieur à 30 cm y compris ceux qui sont en dehors des 20 mètres sont à échantillonner. Ils seront **codés V1, V2, etc...sur la fiche-dendro** et pourront être codés par avance. A partir des relevés dendrométriques (diamètre et azimut), l'opérateur repère ces bois vivants et effectue depuis le sol le relevé des espèces fongiques. Il se sert les cas échéant d'une scie emmanchée pour prélever des échantillons de champignons à une hauteur inférieure ou égale à 3 mètres. Cela implique que les espèces déterminées au-delà de la hauteur de 3 mètres sont des espèces déterminables à vue alors que les autres peuvent faire l'objet d'un examen microscopique.

Sur la fiche-myco, il note successivement le numéro de la placette, le code du support (V1,...) et les champignons présents. Il note autant de fois l'espèce qu'elle est présente sur des supports différents. Il précise si le champignon est présent sur le tronc ou dans le

houppier (Tronc ou Houppier). La limite entre tronc et houppier est fixée au diamètre 30 cm. Si le spécimen est présent à la fois sur le tronc et dans le houppier, cela donne deux relevés.

Si l'opérateur n'observe pas de champignons sur un support, il est inutile de le noter sur la fiche. Ces indications par défaut seront reprises en salle.

La rubrique « Dans-placette » n'est pas à remplir.

Si le champignon doit être examiné au laboratoire, l'opérateur lui attribue le numéro de l'espèce indéterminée à la suite du numéro de la placette. Il reporte ce numéro sur la fiche myco et sur l'enveloppe contenant le spécimen ou un échantillon du spécimen. Les échantillons à déterminer des relevés suivants seront numérotés à la suite.

Remarques: Si un bois vivant n'est pas retrouvé, l'opérateur indique en observation sur la fiche dendro. Si le statut du bois vivant a changé (bois mort debout, bois au sol,...) l'opérateur l'indique en observations dans la fiche dendro en face de la ligne correspondante.

Relevés sur les bois morts debout

Tous les gros bois morts sur pied individualisés par l'inventaire dendrométrique sont à inventorier. Dans certains cas, ils pourront être situés au-delà du rayon de 20 m. Il peut s'agir de souches de plus de 40 cm de haut. Tous ces supports sont **codés** sur la fiche dendro : **D1, D2,...** Ils peuvent être codés d'avance.

A partir des relevés dendrométriques (diamètre et azimuth), l'opérateur repère ces bois mort sur pied. Il effectue depuis le sol le relevé des espèces fongiques. L'opérateur note sur la **fiche-myco** le n° de placette, le code du support, le code de l'espèce fongique : nom ou numéro. Il note autant de fois l'espèce qu'elle est présente sur des supports différents. Il note 0 associé à un nom d'espèce dans la rubrique abondance en cas d'absence d'observation de champignon.

Les rubriques « Dans-placette » et « Tronc-houppier » ne sont pas à remplir.

Remarques: Si un bois mort debout n'est pas retrouvé, l'opérateur indique en observation sur la fiche dendro. Si le statut du bois a changé (bois au sol), l'opérateur l'indique en observations dans la fiche dendro en face de la ligne correspondante.

Relevés sur les gros bois morts au sol

Les gros bois morts individualisés par l'inventaire dendrométrique sont recherchés. On vérifie que les données dendrométriques correspondent à une seule pièce de bois. Si un bois a été cubé en plusieurs billons, on attribue le même code aux différents billons. Quand la correspondance a été faite avec les données dendrométriques, les **pièces sont codés (G1, ...)**. Attention, la codification ne peut pas être inscrite d'avance.

Rappelons que l'inventaire dendrométrique s'est intéressé à la partie du tronc de dimension supérieure à 30 cm et pour la partie présente dans la placette de 20 m. Le relevé mycologique va concerner la totalité du gros bois en distinguant le relevé sur le tronc, sur le houppier et en précisant ou non si le relevé est à l'intérieur ou à l'extérieur de la placette.

L'opérateur renseigne en premier la **fiche-support**. Si ce n'est déjà fait sur le relevé dendrométrique, il précise en premier l'azimut en grades et la distance en mètres du point du tronc du gros bois le plus proche du centre de la placette.

Il procède ensuite à un complément de relevé dendrométrique concernant la partie du bois attachée au tronc et d'un diamètre inférieur à 30 cm. Ce nouvel objet aura donc pour diamètre maximum 30 cm (Diam-max). On mesurera en cm le diamètre minimum (Diam-min) qui pourra être 0 cm. En plus, on mesurera l'encombrement de ce houppier (sa largeur en mètres) ainsi que sa longueur en mètres.

Si la limite des 20 mètres passe par la pièce de bois, on créera des objets supplémentaires séparés par cette limite.

Par exemple, un gros bois mort dont le tronc est intercepté par la limite de la placette à un diamètre de 40 cm comportera 3 pièces codées respectivement G1.1(tronc de diamètre supérieur 40 cm et situé dans la placette), G1.2 (tronc entre 40 cm et 30 cm et hors placette) et G1.3 (houppier hors placette).

L'opérateur code les objets et consigne les mesures dans la **fiche-support** : diamètre maximum et diamètre minimum en cm, encombrement et longueur en m. Il précise si l'objet est OUI ou NON dans la placette.

Sur la **fiche-myc**, il note le numéro de placette, le code support et le code espèce (nom ou n°). La colonne abondance est renseignée 0 en l'absence de champignons. Il note si le champignon est dans les 20 m centraux en notant O(Oui) ou N(Non) dans la colonne « Dans_placette ». Il note dans la colonne « Tronc-houppier » si le champignon est présent sur la partie tronc ou la partie houppier.

On utilisera une lampe et un miroir pour améliorer les observations près du sol, dans les cavités ou sous le tronc s'il est soulevé. On ne cherchera pas à déplacer le bois.

Les autres renseignements concernant les degrés d'altération du bois (écorce et pourriture) notés par l'inventaire dendrométrique ne sont pas à reprendre.

Remarques:

Il n'est pas toujours facile de retrouver les gros bois mort au sol mesurés par l'inventaire dendrométrique. Soit parce qu'ils ne sont pas toujours localisés (azimut, distance) dans les relevés ou (et) soit qu'ils ont été mesurés en plusieurs billons. Ce travail de recherche pourra être facilité si on dispose de la fiche terrain dendrométrique qui précise le nombre de billons et un schéma avec leur position dans la placette. Si manifestement, le gros bois mort a été déplacé, l'opérateur l'indique en observations dans la fiche dendro en face de la ligne correspondante. Si le gros bois mort n'est pas retrouvé, l'opérateur indique sur la fiche dendro. L'opérateur ne cherchera pas à désigner un éventuel remplaçant.

Relevés sur petits bois morts au sol des transects

Dans l'inventaire dendrométrique, les diamètres des petits bois morts (de plus de 5 cm de diamètre) interceptés par les azimuts 0 gr (transect 1), 133 gr (transect 2) et 267 gr (transect 3) ont été mesurés. Les degrés d'altération (écorce et pourriture) ont été notés.

Nous prévoyons d'échantillonner au maximum 6 petits bois interceptés. **Ils** pourront faire l'objet d'un examen approfondi et **pourront être retournés**. Il s'agit des premiers et derniers petits bois interceptés sur chaque transect. Si le nombre total de pièces ainsi défini est inférieur à 5, on pourra compléter avec les autres petits bois interceptés sur le reste des transects de façon à échantillonner 5 petits bois par placette. Ce nombre pourra être inférieur à 5 si on a moins de 5 petits bois morts relevés au total. Dans la pratique, il est conseillé de commencer par les transects les moins riches en petits bois.

Si le diamètre intercepté correspond à une branche d'un gros bois mort déjà inspecté, on ne retiendra pas cet objet. On remplacera ce support par le suivant s'il est le premier du transect ou par le précédent s'il est le dernier sur le transect.

De même, le support ne sera pas échantillonné et sera remplacé comme précédemment si c'est une branche d'un gros bois mort situé en dehors de la placette.

Par contre, si un support intercepté d'un diamètre maximum inférieur à 30 cm dépasse la limite des 20 mètres, on retiendra deux objets (voire 3 objets) pour la description mais cela ne comptera que pour un échantillon par rapport à la limite des 6 petits bois échantillonnés.

Les petits bois morts prospectés seront codés : P1 à P6. Ils seront remis en place après examen. Pour le cas particulier d'un petits bois codé P6 à cheval sur la placette, le code de chaque pièce sera P6.1, P6.2 voire P6.3 si on a 3 pièces.

Un complément de relevé dendrométrique sera réalisé et consigné dans la **fiche-support**. On indiquera le n° de placette, le code support, la distance en mètres par rapport au centre de la placette, le numéro de transect (1,2 ou 3), le diamètre maximum en cm (Diam-max), le diamètre minimum en cm (Diam-min), l'empattement (diamètre maximum en m) et la longueur en m.

Sur la **fiche-myco**, on note le numéro de placette, le code support et le code espèce (nom ou n°).

La colonne abondance est renseignée 0 en l'absence de champignons.

Les rubriques « Dans_placette » et « Tronc-houppier » sont à remplir comme pour les gros bois morts au sol.

Remarques :

Il n'est pas toujours aisé de retrouver les petits bois morts au sol. Si on a noté la localisation entre 0-10 m ou 10-20 m, cela permet de les retrouver plus facilement. De plus, ces petits bois sont susceptibles d'être déplacés du fait du gibier ou de la neige en montagne voire au cours de la mise en œuvre du protocole. Si un petit bois prévu à échantillonner est manifestement déplacé, on le prend en compte en notant sur la ligne de la fiche-support : "déplacé". Si on ne retrouve pas la pièce prévue au protocole, elle sera remplacée, le cas échéant, par une autre pièce du protocole dendrométrique. L'opérateur ne cherchera pas à désigner un éventuel remplaçant non mesuré dans le protocole dendrométrique.

Relevés en plein dans la placette

L'inventaire est complété par les observations réalisées à l'intérieur de la placette en dehors des supports signalés précédemment. On se repère à l'aide du télémètre ou par rapport aux limites matérialisées de la placette. Il peut s'agir de petits bois morts, de bois mort sur pied

de petite dimension ou de bois vivant. Pour limiter la perturbation dans la placette, on ne retourne pas ces petits bois mort. Les relevés se limitent à la hauteur de 3 mètres.

On note dans la **fiche-myco**, le nom de l'espèce (ou son numéro) et le numéro de la placette. Les rubriques code_support, « Dans_placette » et « Tronc-houppier » ne sont pas à remplir.

Saisie des données en salle

La détermination des espèces prélevées dans les enveloppes nécessite des examens microscopiques. Il faut noter ces déterminations avec les placettes et les supports. A l'issue de ce travail, l'opérateur peut saisir les données sur le fichier suivant. Ce fichier comprend les onglets suivants :

Info_placettes : ce sont les renseignements à fournir sur le nom des opérateurs, la date et le temps passé sur les placettes

Dendro: il s'agit d'une copie du fichier dendro

Dendro_codé: il s'agit du fichier dendro comportant les codes support

Dendro_myco :il s'agit du complément de données dendrométriques relevé sur le terrain dans la fiche-support

Relevé_myco : c'est le relevé correspondant à la fiche-myco en notant l'absence d'espèce et en codant les espèces fongiques : 4 première lettres du nom de genre et 4 premières lettre du nom d'espèce.

Code_sp: liste des codes d'espèces

Myco_sp: liste de toutes les espèces avec le code, le nom complet et des précisions sur le statut trophique et le statut IUCN. Egalement indications éventuelles de clichés et de numéros d'herbier.

Temps passé

Il est prévu **1 seul passage** dans la saison (en automne)

Le temps de terrain est estimé de **4 placettes à 6 placettes par jour par équipe de 2.**

Le temps au laboratoire et en salle est estimé au moins égal au temps de terrain.

Ce temps est difficile à estimer et dépend des espèces rencontrées. Ce temps peut être réduit au fur et à mesure des relevés et de la connaissance du site. Certaines espèces seront communes à plusieurs relevés.

Matériel dendrométrique

- Plan de la forêt avec localisation des placettes et indications pour retrouver le centre des placettes ou coordonnées GPS. Avant l'inventaire mycologique, il est recommandé d'indiquer les centres de placette avec de la peinture sur les arbres et de signaler le centre à l'aide d'un piquet visible.
- Boussole, télémètre de type Vertex avec compensation automatique de pente ou décamètre pour matérialiser les limites des placettes, compas au cm, jalons ou rubalise.
- Planchette, crayon et copie papier et version informatique des relevés dendrométriques du protocole « Medd ».

Matériel pour la mycologie

Sur le terrain : boîtes, panier, loupe, couteau, petite scie avec manche, lampe, miroir, carnet, crayon et enveloppes.

Au laboratoire : loupe binoculaire, microscope à micromètre, lames, lamelles et réactifs, dessiccateur.

Références bibliographiques

Dajoz, R., 2007. Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier - II [Forest Insects. Role and diversity of insects in forest ecosystems]. Tec & Doc Lavoisier, Paris.

Huhndorf S, Lodge DJ, Wang CJ, Stokland N- 2004: Macrofungi on woody substra in Biodiversity of Fungi – Inventory and Monitoring Methods. Elsevier.

Küffer 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. Springer 2005.

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

Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, B., Bijlsma, R.J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, L., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.T., Schmidt, W., Standovár, 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101-112.

Stokland, J. & Sippola, A-L., 2004. Monitoring protocol for wood-inhabiting fungi in the Alberta Biodiversity Monitoring Programme. Report for the Science Committee of the Alberta Biodiversity Monitoring programme. 58 p.

Vidonne, J-P - 2007. Liste des espèces et récoltes Aphylophorales de Fontainebleau. *Bulletin Association Naturaliste Vallée Loing*. Vol.83/1.

Annexe 1.7 : Protocole d'inventaire des chiroptères

**Note récapitulative des protocoles à appliquer sur les chiroptères en forêt, Cas des
Réserves Biologiques et des Ilots de Vieux Bois.**

Laurent Tillon,
Animateur du réseau mammifères ONF

Novembre 2011.

Les éléments qui suivent complètent le récapitulatif des protocoles à appliquer sur les chiroptères en forêt, de juin 2010. Se référer à cette synthèse pour les aspects bibliographiques (Tillon, mars 2008).

L'objectif de ce document est de poser clairement des protocoles standard, permettant à terme de comparer si besoin les sites entre eux au niveau national. De plus, ils s'appuient sur de nombreuses années de tests, permettant d'établir les méthodes les plus performantes pour inventorier les chiroptères sur des sites précis. Ils sont donc à respecter scrupuleusement.

1- Protocoles à utiliser pour un inventaire de chiroptères en Réserve Biologique.

Pour inventorier les chiroptères dans une réserve biologique, plusieurs étapes sont nécessaires. L'objectif est d'établir un point 0, et pose les bases d'un possible suivi à moyen ou long terme, tant de la richesse spécifique que de l'activité par espèce.

Les étapes à respecter sont :

- analyse de la bibliographie et des données déjà existantes en bases,
- prospection sur les sites souterrains, bâtis ou autres ouvrages d'art,
- inventaire en période d'activité des animaux, avec détection ultrasonore, puis sur les sites les plus propices (activité importante au détecteur, milieux potentiellement très favorables), capture aux filets cumulée à la détection ultrasonore.

1.1- Le volet détection ultrasonore.

En période d'activité, plusieurs passages sont nécessaires afin d'évaluer au mieux l'activité par espèce sur un site, et pour rechercher l'exhaustivité en espèces sur le point d'écoute :

- En plaine, 3 passages s'imposent lors de cette phase (avril-mai, juin-juillet et août-septembre). Elle peut être cumulée en journée avec la visite des sites souterrains, bâtis et autres. On appliquera le protocole MCD30, en prenant soin de changer l'ordre de réalisation des points d'une session à l'autre.
- En montagne ou région méditerranéenne, 2 passages suffisent (soit parce que les rigueurs du climat réduisent trop fortement l'activité en début de saison, donc 2 passages en juin-juillet et août-septembre, soit parce que la chaleur est trop élevée en juillet-août en région méditerranéenne : avril-mai-mi-juin et septembre-mi-octobre). Elle peut être cumulée en en prenant soin de changer l'ordre de réalisation des points d'une session à l'autre.

Nombre et disposition des points d'écoute.

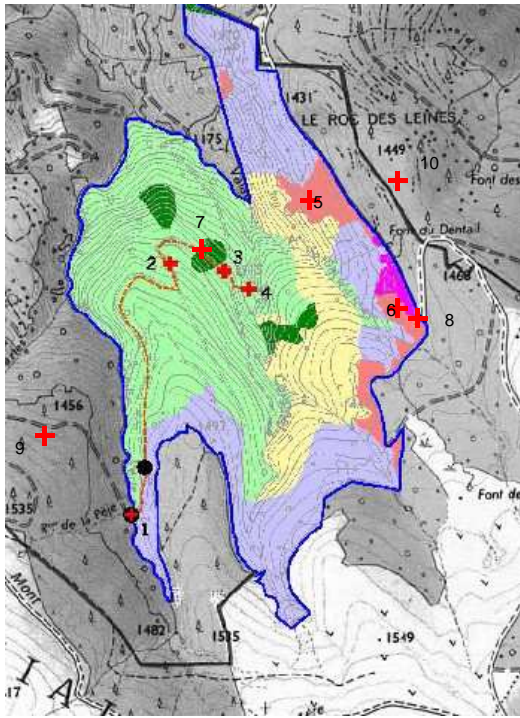
A lui seul, un point d'écoute de 30 minutes n'apporte que 40% de la richesse spécifique observable sur une nuit entière d'écoute sur un point donné, et seulement 50% pour des points de 45 minutes (Archaux 2008). En répétant un point d'écoute plusieurs fois, ce chiffre augmente sensiblement, et permet d'atteindre plus de 70% pour les points de 45mn, et 80% pour les points de 30mn répétés 3 fois. De fait, pour aller à l'espèce et lister le cortège présent sur un point, nous préconisons 3 passages de 30mn, sinon 2 passages de 45mn, à réaliser sur les 4 premières heures de la nuit (attention, tenir compte du déplacement entre les points lors de la programmation d'un inventaire complet).

Dans le cas d'un inventaire sur une réserve biologique, un seul point ne peut pas être suffisant. Afin d'aller vers l'exhaustivité sur l'ensemble du site, nous préconisons au moins 10 points d'écoute (de 30 ou 45mn), répartis comme suit :

- 6 points à l'intérieur de la réserve, ciblés sur le barycentre de la RB pour l'un d'entre eux (si possible, en fonction de l'accès de nuit), puis sur des habitats particuliers concentrant l'activité des chiroptères en forêt (mares et autres points d'eau, arbres morts debout ou concentration de bois mort au sol, îlots d'arbres creux, peuplements surannés...),
- 2 points sur les lisières de la réserve (sur des sites de transit potentiellement favorables) : allées forestières en voûte, carrefours, lisière entre 2 peuplements d'âge très différent, en bord de point d'eau...),
- 2 points sur des peuplements forestiers présents à proximité (moins de 500m des bordures de la réserve), et présentant si possible des habitats différents de ceux présents dans la réserve (par ex. résineux vs feuillus), proposant des habitats de chasse diversifiés de ceux de la réserve, et donc un cortège de proies différent pouvant attirer d'autres espèces de chiroptères détectés dans la réserve. Ces taxons,

même s'ils n'ont pas été détectés pendant l'inventaire « dans » la réserve, font partie intégrante du peuplement de chiroptères présents dans la zone de réserve, et peuvent potentiellement utiliser la RB en dehors des phases d'inventaire.

Fig. 1 : Exemple de dispositif d'observation des chiroptères dans une réserve biologique.



L'image ci-contre présente un dispositif mis en place en zone de montagne, avec 10 points d'écoute (croix rouges) mis en place dans différents habitats dans la réserve (du point 2 au point 7), dont les points 2 et 3 sur un petit layon permettant le déplacement des observateurs, et favorise la dispersion des animaux en activité de chasse. Les autres points sont répartis entre de la hêtraie, de la hêtraie sapinière, et un éboulis. Les points 1 et 8 sont disposés sur les entrées de la réserve, en bordure de celle-ci, sur un chemin. Enfin, les 9 et 10 sont à proximité immédiate de la réserve, mais dans d'autres types de peuplements (point 9 sur une plantation d'épicéa).

Les points noirs correspondent aux sites de capture.

Le cumul du nombre des points d'écoute permet de s'approcher de l'exhaustivité. Il contribue aussi à renseigner le gestionnaire sur le niveau d'activité, pour chaque taxon.

Les circuits seront réalisés dans un sens lors de la première session, puis dans l'autre sens la session suivante, pour éviter de se concentrer en début de nuit (période de sortie de gîtes, avec des concentrations localisées d'activité) sur un seul secteur. L'observateur peut maintenir le détecteur allumé lors de son déplacement entre chaque point, permettant la détection occasionnelle de certains taxons (sans capacité de comparaison entre différents sites, uniquement avec un objectif d'ajout de taxons sur une soirée donnée).

1.2- Le volet capture aux filets japonais.

La détection ultrasonore apporte la majeure partie des informations relatives à la liste des espèces fréquentant la réserve biologique et à leur niveau d'activité en fonction des saisons. Néanmoins, il n'est pas toujours possible d'identifier chaque séquence sonore. De plus, pour estimer la qualité d'un site pour une espèce, il est important de s'intéresser à

l'état des animaux (état sanitaire, statut reproducteur). Une espèce peut être présente sur une forêt, mais ne plus présenter d'indices de reproduction, ou montrer des carences (problèmes de croissance des juvéniles, parasitisme élevé, etc.). Seule la capture et l'examen d'individus permettent d'apporter des éléments supplémentaires indispensables à l'évaluation de l'état des populations d'un site donné.

Dans ce cas, il convient de faire appel à un spécialiste habilité à la capture de ces espèces (toutes sont protégées, et leur manipulation nécessite une autorisation spéciale). 2 captures seront réalisées dans la réserve, ou à proximité immédiate (moins de 500m de la réserve), dans la période août-octobre (à définir selon les sites).

On profitera de la capture pour réaliser des séquences d'écoute lors des périodes plus calmes devant les filets, et ainsi compléter l'inventaire.

1.3- Temps nécessaire.

Le travail de nuit nécessite la présence à chaque sortie d'un binôme d'opérateurs, pour des questions de sécurité. De plus, le temps d'accès et/ou l'analyse de sons imposent d'intégrer du temps supplémentaire aux phases de terrain. Enfin, seuls 5 à 6 points de 30mn et 4 de 45mn peuvent être réalisés au maximum par nuit pour respecter les 4 heures d'observation du début de nuit.

Cela se traduit donc par :

- zone de plaine : 2 opérateurs x 3 sessions détection x 3 jours(nuits) + 2 x 3 jours(nuits) de capture = 24 jours de terrain.
- Zone de montagne : 2 opérateurs x 2 sessions détection x 4 jours(nuits) + 2 x 3 jours(nuits) de capture = 22 jours de terrain.
- A ce temps s'ajoute 3 à 4 jours de rédaction de la synthèse et la rentrée dans la base de données naturalistes.

En fonction de la taille de la Réserve, plusieurs points d'écoute supplémentaires sont à ajouter. Finalement, on retiendra :

Surface	Nb points d'écoute (dans la réserve, en bordure, en dehors de la réserve)	Nb de points de capture
moins de 250 ha	10 (6, 2, 2)	2
de 250 à 500 ha	15 (9, 3, 3) en plaine, 12 en montagne (8, 2, 2)	2
de 500 à 1000 ha	15 (9, 3, 3) en plaine, 12 en montagne (8, 2, 2)	4
plus de 1000 ha	20 (12, 4, 4) en plaine, 16 en montagne (10, 3, 3)	4

En cas de mauvais temps, la réédition de l'inventaire l'année suivante peut être nécessaire. Dans le cas d'un suivi à moyen ou long terme, une réactualisation est nécessaire tous les 10 ans.

2- Protocoles à utiliser pour un inventaire de chiroptères dans un îlot de vieux bois.

Plusieurs questions se posent autour de la mise en place des îlots :

- place de la biodiversité dans les vieux peuplements en forêt,
- taille minimale de vieux peuplements nécessaires pour assurer le maintien de peuplements d'espèces liées aux vieux peuplements,
- organisation de la trame de vieux bois (îlots de vieillissement, îlots de sénescence, arbres conservés pour la biodiversité, morts ou vivants) et son rôle dans la conservation de la biodiversité notamment les chiroptères,
- objectif unique de conservation.

L'objectif ici présenté est d'établir un point 0, cet état de référence pouvant alimenter en données une réflexion globale sur le rôle des vieux peuplements pour la conservation de la biodiversité. Il pose les bases d'un possible suivi à moyen ou long terme, tant de la richesse spécifique que de l'activité par espèce, mais se suffit aussi à lui-même pour apporter une simple liste d'espèces sur une petite surface forestière.

Dans le cas présent, seulement 2 étapes sont nécessaires. Les étapes à respecter sont :

- analyse de la bibliographie et des données déjà existantes en bases,
- inventaire en période d'activité des animaux, avec uniquement de la détection ultrasonore.

La surface des îlots est trop petite pour suffire en terme de conservation pour une colonie de reproduction d'espèce forestière. Un groupe d'individus utilise des surfaces de forêts allant de quelques centaines d'hectares à plusieurs milliers. L'évaluation de l'état de conservation d'une espèce ou d'un groupe n'est donc pas pertinente à l'échelle d'un îlot, car il est trop dépendant de facteurs externes à l'îlot (effets de surfaces minimales). Cependant, on peut imaginer un programme spécifique visant à comprendre le fonctionnement d'un réseau d'îlots sur une forêt (connectés ou non par des corridors). Se rapprocher alors de spécialistes.

2.1- La détection ultrasonore.

Les consignes à respecter sont les mêmes que celles exposées pour les réserves biologiques.

Nombre et disposition des points d'écoute.

Le dispositif d'inventaire en îlot s'expose aux mêmes contraintes que celui des réserves biologiques. Néanmoins, la surface relativement petite des îlots (rarement plus de 10ha), permet de limiter le nombre de points à 6, permettant à la fois de se rapprocher de l'exhaustivité sur le site, mais aussi de comparer le cœur de l'îlot à son environnement immédiat. Il s'organise comme suit :

- 2 points à l'intérieur de l'îlot, ciblés sur le barycentre pour l'un d'entre eux (bien prévoir l'accès de nuit), puis sur un habitat particulier concentrant l'activité des chiroptères en forêt (mares et autres points d'eau, arbres morts debout ou concentration de bois mort au sol, îlots d'arbres creux, peuplements surannés...),
- 2 points sur les lisières de l'îlot (sur des sites de transit potentiellement favorables) : allées forestières en voûte, carrefours, lisière entre 2 peuplements d'âge très différent, en bord de point d'eau...), 2 points sur des peuplements forestiers présents à proximité (moins de 200m des bordures de l'îlot), et présentant si possible des habitats différents de ceux présents dans la réserve (par ex. résineux vs feuillus, jeune peuplement vs îlot), proposant des habitats de chasse diversifiés, donc un cortège de proies différent pouvant attirer d'autres espèces de chiroptères. Ces taxons, même s'ils n'ont pas été détectés pendant l'inventaire « dans » l'îlot, font partie intégrante du peuplement de chiroptères présents dans la zone, comme dans le cas d'une réserve biologique.

En zone de montagne, on peut limiter les points de 45 minutes aux 2 points dans l'îlot, puis 1 à 2 points en bordure, et seulement 1 point à proximité.

Les circuits seront réalisés dans un sens lors de la première session, puis dans l'autre sens la session suivante, pour éviter de se concentrer en début de nuit (période de sortie de gîtes, avec des concentrations localisées d'activité) sur un seul secteur. L'observateur peut maintenir le détecteur allumé lors de son déplacement entre chaque point, permettant la détection occasionnelle de certains taxons (sans capacité de comparaison entre différents sites, uniquement avec un objectif d'ajout de taxons sur une soirée donnée).

2.2- Temps nécessaire.

Le travail de nuit nécessite la présence à chaque sortie d'un binôme d'opérateurs, pour des questions de sécurité. De plus, le temps d'accès et/ou l'analyse de sons imposent d'intégrer du temps supplémentaire aux phases de terrain. Enfin, 6 points de 30mn et 4 à 5 de 45mn peuvent être réalisés au maximum par nuit pour respecter les 4 heures d'observation du début de nuit.

Cela se traduit donc par :

- zone de plaine : 2 opérateurs x 3 sessions détection x 2 jours(nuits) = 12 jours de terrain.
- zone de montagne : 2 opérateurs x 2 sessions détection x 2 jours(nuits) = 8 jours de terrain.

En cas de mise en place d'un inventaire sur des îlots présents dans une forêt, nous préconisons de rassembler les inventaires sur plusieurs îlots dans une même session pour limiter les déplacements des observateurs venant de loin. Pour 4 îlots réalisés pour 2 équipes en même temps, on arrive alors à seulement 18 jours en plaine (au lieu de 12 pour un seul îlot), et 14 en montagne.

En cas de mauvais temps, la réédition de l'inventaire l'année suivante peut être nécessaire. Dans le cas d'un suivi à moyen ou long terme, une réactualisation est nécessaire tous les 10 ans.

Réserves Biologiques et Ilots (et valable pour tous les inventaires), remarque importante :

L'identification des chiroptères par le biais de la détection ultrasonore est très compliquée, et peut nécessiter une confirmation par un expert. Le temps lié à cette consultation n'est pas à négliger, et peut demander de réserver jusqu'à 1 journée complète par session, pour l'intervention postérieure de cet expert.

Annexe 1.8 : Protocole d'inventaire de l'avifaune

INSTRUCTIONS POUR LE PROGRAMME STOC-EPS 2003

Introduction

Le but du suivi par échantillonnages ponctuels simples (EPS) est d'obtenir une évaluation des tendances d'évolution des effectifs de différentes espèces communes nicheuses de France. Le nombre de contacts avec une espèce en un point donné est une mesure de l'abondance de l'espèce dans le milieu. Si l'on totalise les contacts avec cette espèce dans tous les milieux du même type ou dans une région, et si l'on compare les valeurs obtenues au cours du temps, on peut apprécier la tendance d'évolution de l'espèce dans ce type de milieu ou à un niveau régional. Les programmes STOC-EPS et Capture sont complémentaires. Si le programme STOC-Capture permet d'obtenir des informations sur la structure des populations d'oiseaux communs, le programme STOC-EPS permet d'effectuer des échantillonnages sur des espèces et des sites beaucoup plus nombreux. Pour que le STOC-EPS soit un programme pérenne ouvert au plus grand nombre d'observateurs, on privilégie un protocole très simple. Le réseau national STOC-EPS fonctionnera sur la base d'une coordination nationale au sein du CRBPO et de coordinations régionales ou départementales, qui en assureront la pérennité.

1. Qu'est-ce qu'un EPS ?

Un EPS est un dénombrement de l'avifaune en un point où un observateur reste stationnaire pendant 5 minutes exactement. Il note tous les oiseaux qu'il entend ou voit, posés ou en vol, pendant cette durée. Toutes les espèces sont notées, et on comptabilise les contacts d'individus différents. Il appartient à l'observateur de juger si deux contacts sont à attribuer au même individu ou à deux individus différents. Les jumelles peuvent être utilisées pour identifier un oiseau détecté préalablement mais pas pour rechercher des oiseaux distants. De bonnes conditions météorologiques d'observation sont requises. Noter toutes les espèces inclut donc les moineaux domestiques, les pigeons bisets urbains, les groupes de martinets...

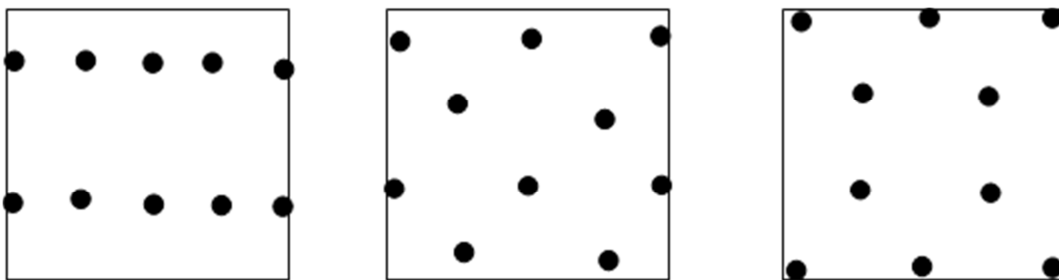
2. Le tirage aléatoire des carrés à prospecter et la répartition des EPS

Le tirage aléatoire des sites prospecter est indispensable pour obtenir une bonne représentativité des différents habitats disponibles, et pour pouvoir extrapoler les données

obtenues aux zones non échantillonnées, à un niveau local ou national. Le tirage aléatoire permettra de produire des données représentatives que l'on pourra analyser même en cas d'éventuelles modifications de l'habitat.

C'est le coordinateur national, au CRBPO, qui est chargé d'effectuer le tirage au sort des carrés qui abriteront les EPS, sur la base de la liste des noms de communes fournie par le coordinateur local de chaque région ou département. Le tirage aléatoire s'effectue dans un rayon de 10 kilomètres autour d'un point fourni par l'observateur (nom de commune), sur la base d'un carré de 4 km² (2 x 2 km) qui abritera 10 EPS. L'observateur répartit ensuite lui-même ses EPS dans le carré, avec des points de répartition homogène et relativement équidistants (au moins 300 mètres entre deux points). Tous les types d'habitat présents dans le carré devront être représentés sur les points d'écoute, dans leurs proportions respectives. Par exemple, si un village est présent, il faudra au moins un point en zone bâtie.

Exemples de répartition des EPS dans un carré :



Le coordinateur national fournit au coordinateur local une carte des carrés ainsi définis. En fait, pour chaque site (commune souhaitée), deux carrés sont tirés au sort ; le premier est le carré prioritaire à réaliser (couleur bleue), le second est un carré de remplacement (couleur rouge) qui peut être utilisé si le premier carré est impraticable (terrain privé inaccessible, grande surface en eau...). L'observateur peut, s'il le désire, effectuer des relevés sur les deux carrés. Quand plusieurs carrés apparaissent sur la fiche transmise à l'observateur, le carré qui lui est attribué est le carré central.

3. Consignes pratiques : le protocole STOC-EPS

3.1 Périodes et heure

Chaque EPS est effectué deux fois en période de nidification. Le premier passage a lieu en début de saison de reproduction (du 1^{er} avril au 8 mai) pour recenser les nicheurs précoces, le second a lieu entre le 9 mai et le 15 juin pour les nicheurs tardifs (notamment les

migrateurs transsahariens). Il est recommandé d'effectuer les deux passages à 4 à 6 semaines d'intervalle. Sous la contrainte de conditions météorologiques favorables, les deux passages seront effectués aux mêmes dates (à quelques jours près) et avec le même intervalle d'une année à l'autre. Pour un carré donné, les points seront tous effectués le même jour (lors d'un passage) et dans le même ordre (lors des différents passages). Pour les EPS réalisés en altitude, la date charnière est reculée au 15 mai. Chaque relevé sera effectué entre 1 et 4 heures après le lever du soleil (on évite ainsi le chorus matinal). Idéalement, le relevé commence vers 6 ou 7 heures du matin, et est terminé avant 10 heures.

3.2 Répartition des relevés d'année en année

Chaque EPS est réitéré chaque année exactement au même endroit, par le même observateur. On veillera à ce que les conditions d'observation soient aussi semblables que possible d'une année sur l'autre. La date, l'heure et l'ordre des points doivent être également similaires dans la mesure du possible pour un même carré.

Les carrés EPS étant issus d'un tirage au sort, il n'y a pas de contrainte sur la pérennité du milieu. Il ne faut pas abandonner un EPS si le milieu est modifié d'une année à l'autre, car le tirage au sort assure d'observer les modifications 'moyennes' du milieu concerné.

3.3 L'habitat

Un relevé détaillé de l'habitat est effectué autour de chaque point d'écoute (dans un rayon de 100 mètres autour du point), selon le protocole et les catégories fournis. Cette description est réalisée tous les ans. On distingue, si cela est pertinent, l'habitat principal d'un habitat secondaire différent mais moins représenté. Pour réactualiser le relevé habitat à partir de la deuxième année de suivi, l'observateur se sert du relevé initial qu'il recopie tel quel s'il n'y a pas de modifications, ou qu'il modifie si des changements sont notés.

3.4 Types de contact

La distance des contacts à l'observateur est notée selon trois catégories (moins de 25 mètres, entre 25 et 100 mètres, plus de 100 mètres). Il s'agit alors de noter les distances pour tous les contacts d'un même EPS. Ceci reste à réaliser de manière optionnelle, car il peut s'avérer difficile de noter à la fois les contacts et leur distance lors d'un point d'écoute de 5 minutes. On privilégiera alors la détection des contacts multiples à la prise de note sur

les distances. Toutefois, le modèle de fiche de terrain fourni avec le protocole aide grandement à la prise de telles données sur le terrain, et il est conseillé de l'utiliser et de relever les oiseaux selon les classes de distance proposées.

Pour la catégorie des oiseaux en vol direct : on comptabilisera par exemple un groupe d'étourneaux traversant la zone prospectée, mais les alouettes chantant en vol seront comptabilisées dans la catégorie de distance à l'observateur correspondante, pas comme oiseau en vol (car pas en vol direct). Les martinets et hirondelles volants sont par contre comptabilisés dans la catégorie 'en vol'. Les rapaces en vol de chasse sont notés dans la catégorie de distance correspondant au moment de leur détection par l'observateur.

Si l'on ne note pas les trois catégories de distance, on note tout de même à part les oiseaux observés en vol direct, dont l'effectif est repris dans le total (voir l'exemple).

4. La fiche habitat et la fiche relevé

Il y a deux types de fiches à compléter : une fiche habitat et une fiche relevé des observations d'oiseaux. Pour le relevé des contacts d'oiseaux sur le terrain, on peut conseiller de noter les individus sur une représentation graphique du point, et de remplir la fiche relevé ultérieurement. Cela peut notamment faciliter la prise de notes optionnelle sur les catégories de distance de contact. Sur la fiche, le numéro de département à reporter est le numéro administratif à deux chiffres (01 Ain...). Le numéro de carré à reporter est le numéro national à 6 chiffres, commençant par les deux chiffres du département. Pour faciliter la prise de notes sur le terrain, une représentation graphique d'un point d'écoute pourra être utilisée et est fournie avec ce protocole. Il s'agira par la suite de remettre les données au propre sur la fiche relevé, en utilisant les codes espèces fournis dans ce protocole.

4.1 La fiche habitat

Une fiche spécifique pour la description de l'habitat est complétée chaque année pour les 10 EPS de chaque carré, en reportant notamment les codes habitat, en se référant aux catégories fournies dans le protocole général. On reporte la description de l'habitat situé dans un rayon de 100 mètres autour du point d'écoute, en séparant s'il y a lieu l'habitat principal d'un habitat secondaire bien différent mais moins représenté. Ainsi, un petit bois en milieu agricole constituera un habitat secondaire, mais de petits groupes d'arbres ne seraient pas considérés comme tel.

Par exemple, pour l'habitat principal, on remplit la fiche habitat en renseignant les deux premières colonnes (1 et 2), qui correspondent à une description générale du milieu. La

colonne 1 se complète avec la lettre correspondant à la grande classe d'habitat telle que présentée dans les codes fournis (exemple : A, forêt). La colonne 2 se complète avec un chiffre issu de la première colonne de sous-catégories de chaque grande classe d'habitat de la liste des codes (exemple : 1, feuillus pour une forêt). Les colonnes 3 et 4 sont facultatives, mais permettent de décrire plus précisément le milieu, et peuvent contenir une ou deux valeurs qui décrivent au mieux le milieu (il est par exemple important de noter la présence ou l'absence de haies en milieu agricole). La colonne 3 se complète avec les chiffres de la deuxième colonne de sous-catégories dans chaque grande classe d'habitat, la colonne 4 avec les chiffres de la troisième colonne.

Un exemple de pertinence de notation d'habitat secondaire : un observateur fait un relevé sur un point en forêt, entre deux parcelles, l'une plantée en feuillus, l'autre en conifères. On notera deux habitats (l'un A1, l'autre A2) et non pas un seul habitat (A3 : forêt mixte, qui s'applique quand il y a mélange des essences sur les mêmes parcelles).

4.2 La fiche relevé

Une fiche relevé est à compléter pour chaque EPS. Sur chaque fiche doivent figurer le nom de l'observateur, le numéro du département, le numéro de carré (national), l'heure de début de suivi du point, la date et le numéro de passage (1 ou 2, correspondant aux deux périodes avant ou après le 8 mai). On note sur la fiche d'observation des informations sur la couverture nuageuse, la pluie, le vent et la visibilité, codés de 1 à 3 selon leur intensité (voir tableau ci-dessous).

Couverture nuageuse	Pluie	Vent	Visibilité
0 – 33% = 1	Absente = 1	Absent = 1	Bonne = 1
33 – 66% = 2	Bruine = 2	Faible = 2	Modérée = 2
66 – 100% = 3	Averses = 3	Moyen à fort = 3	Faible = 3

Dans la colonne 'espèce' doivent figurer les codes des espèces tel qu'ils sont utilisés dans les banques de données du CRBPO, c'est-à-dire les trois premières lettres du nom du genre, suivies des trois premières lettres du nom de l'espèce, en latin. Un code complet des espèces communes nichant en France est joint à ce protocole. Pour les espèces plus rares ne figurant pas dans la liste, le principe de codage reste le même (ex. : Roselin cramois CARERY). Attention toutefois aux exceptions : Grand Corbeau : CORRAX, Crave : PYRRAX, Rousserolle verderolle : ACRRIS, Outarde canepetière : TETRAX.

Cinq colonnes permettent de saisir pour chaque espèce le nombre d'oiseaux contactés, notamment selon les catégories de distance à l'observateur si celles-ci sont notées (3 colonnes). La quatrième colonne sert à reporter le nombre d'oiseaux observés en vol direct. La cinquième colonne sert à reporter le total des quatre colonnes précédentes, ou bien le nombre d'individus contactés pour chaque espèce quand les catégories de distance ne sont pas notées. Dans ce dernier cas, on reporte dans la colonne 'Total' tous les oiseaux contactés en vol et posés, et seules les colonnes 'Vol' et 'Total' sont complétées.

Il est demandé aussi de noter, sur la dernière ligne de la fiche relevé, le nombre d'oiseaux non identifiés (trop loin, observation trop furtive, chant inconnu...).

Une représentation graphique d'un point d'écoute est fournie pour faciliter la prise de notes optionnelle sur les catégories de distance. On peut ensuite recopier les contacts sur la fiche relevé une fois le carré terminé. Il est conseillé de remettre au propre les fiches relevés le plus tôt possible après le retour du terrain, le plus pratique étant de les saisir sur fichier informatique selon le modèle fourni au coordinateur local.

5. Les relevés de l'altitude et de la localisation des 10 EPS dans le carré

Dans l'optique de réaliser des analyses spatiales sur la répartition des espèces et des variations d'effectifs, il est demandé aux observateurs de donner, pour chaque carré EPS effectué :

- 1) l'altitude de chaque point EPS
- 2) une localisation des 10 points EPS dans le carré.

Pour déterminer la position des points dans le carré, il est demandé de superposer une grille de 10 x 10 cases identiques sur le carré, numérotées de 1 à 100 (de la gauche en haut vers le bas à droite), et d'indiquer pour chaque point, dans le relevé habitat, le numéro de la case dans laquelle se situe le point. Le fichier relevé de l'habitat se voit donc enrichi cette année de deux colonnes : 'altitude' et 'numéro de case', qui sont à compléter lors de la première année de suivi d'un carré (à faire en 2002 pour les observateurs ayant démarré un suivi en 2001). La localisation des EPS ne changeant pas par la suite, il n'est pas nécessaire d'envoyer chaque année ces informations. Si un point est à cheval sur plusieurs cases, vous tirez au sort une de ces cases et lui attribuez le point.

Nord
↑

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
91	92	93	94	95	96	97	98	99	100

6. Le transfert des données

Il est demandé aux observateurs de transmettre les données au coordinateur local le plus tôt possible dès la fin des relevés. C'est le coordinateur local qui est chargé de faire parvenir au coordinateur national une copie du fichier global de son secteur, sous forme informatisée. Ainsi, les données pourront être centralisées au niveau départemental et/ou régional, et au niveau national. Un logiciel de saisie des données est disponible pour chaque observateur : FEPS-2000, téléchargeable à l'adresse internet www.saxrub.fr, rubrique téléchargement, logiciel FEPS-2000.

Tous les ans, au plus tard pour le 1^{er} août, l'observateur fournit au coordinateur local une copie des fiches habitat et relevés des EPS, informatisées ou non (en accord avec le coordinateur local), comprenant donc la description des milieux et le bilan des deux passages. A cette même date, il est demandé au coordinateur locaux d'envoyer au coordinateur national la liste des carrés effectivement prospectés au printemps précédent.

Tous les ans, au plus tard pour le 1^{er} octobre, le coordinateur local fournit au coordinateur national une copie du fichier informatisé de tous les EPS de son secteur.

Un bilan national du programme STOC EPS est publié par le CRBPO dans une revue nationale d'ornithologie avant l'été suivant.

LES CODES HABITAT – STOC-EPS

A. Forêt (arbres > 5m de hauteur)

1 Feuillus	1 Semi-naturelle ou âges mélangés	1 Chêne
2 Conifères	2 Plantation équienne	2 Hêtre
3 Mixte (> 10% de chaque)	3 Plantation non-équienne	3 Erable
	4 Plantation mûre (> 10m de haut)	4 Châtaignier
	5 Jeune plantation (5-10m)	5 Autre essence feuillue
	6 Parc (arbres éparses et prairies)	6 Sapin
	7 Sous-bois dense	7 Epicéa
	8 Sous-bois modéré	8 Pin
	9 Sous-bois épars	9 Mélèze
	10 Bois mort présent	10 Autre essence conifère
	11 Bois mort absent	11 Autre essence

B. Buissons (ou jeune forêt < 5m de hauteur)

1 Forêt de régénération	1 Feuillus	1 Surtout grands (3-5 mètres)
2 Buissons calcicoles	2 Conifères	2 Surtout petits (1-3 mètres)
3 Lande	3 Mixte (10% de chaque)	3 Sous-bois dense
4 Jeune taillis	4 Buissons feuillus de marais	4 Sous-bois modéré
5 Nouvelle plantation	5 Buissons conifères de marais	5 Sous-bois épars
6 Coupe « à blanc »	6 Buissons mixtes de marais	6 Fougères
7 Autres	7 Feuilles persistantes	7 Pâturé
	8 Garrigue	
	9 Maquis	

C. Pelouses, marais et landes

1 Pelouse calcaire sèche	1 Haies avec arbres	1 Non pâturé
2 Lande herbacée	2 Haies sans arbres	2 Pâturé
3 Lande de bruyère	3 Lignes d'arbres sans haie	3 Foin
4 Pelouse humide naturelle	4 Autre limite de terrain	4 Beaucoup de fougères
5 Autres pelouses sèches	(mur, fossé...)	
6 Pelouse inondée/marais pâturé	5 Groupe isolé de 1-10 arbres	
7 Roselière	6 Pas de haie	
8 Autres marais ouverts	7 Montagne	
9 Marais salants	8 Digue	
10 Tourbières		
11 Marais salé		

D. Milieux agricoles

1 Prairie cultivée	1 Haies avec arbres	1 Non pâturé
2 Prairie non cultivée	2 Haies sans arbres	2 Pâturé
3 Mixité prairie / cultures	3 Ligne d'arbres sans haie	3 Céréales
4 Grandes cultures	4 Autre limite de terrain	4 Maïs
5 Verger / vignes / maraîchers	(mur, fossé...)	5 Tournesol
6 Autres types de cultures	5 Groupes isolés de 1-10 arbres	6 Colza
	6 Cour de ferme, basse-cour	7 Cultures à racines
	7 Pas de haie	8 Sol nu
		9 Autres cultures
		10 Rizières

E. Milieux bâtis ou urbanisés

1 Urbain	1 Bâtiments	1 Industriel
2 Suburbain	2 Jardins	2 Résidentiel
3 Rural	3 Parcs municipaux, zones de loisirs	3 Beaucoup d'arbres
	4 Traitement des eaux urbaines	4 Peu d'arbres
	5 Près d'une route (< 50 mètres)	5 Grande surface de jardins (> 450m ²)
	6 Près d'une voie de chemin de fer (< 50 mètres)	6 Moyenne surface de jardins (100 - 450 m ²)
	7 Décharge d'ordures	7 Faible surface de jardins (< 100 m ²)
		8 Beaucoup de buissons
		9 Peu de buissons

F. Milieux aquatiques

1 Mare (moins de 50 m ²)	1 Non utilisé/non perturbé	1 Eutrophique (eau verte)
2 Petit étang (50 - 450 m ²)	2 Sports nautiques	2 Oligotrophique (eau claire, peu d'algues)
3 Lac/réservoir (berges naturelles)	3 Pêche à la ligne	3 Dystrophique (eau noire)
4 Réservoir (berges non naturelles)	4 Activité industrielle	4 Bigarré (eau claire, beaucoup d'algues)
5 Carrière de gravier, de sable...	5 Traitements d'eaux usées	5 Courant faible / moyen
6 Ruisseau (< 3m de largeur)	6 Autres dérangements	6 Courant fort
7 Rivière (3m < largeur < 10m)	7 Activité industrielle	7 Dragué
8 Fossé inondé (< 2m de largeur)	8 Petites îles	8 Non dragué
9 Petit canal (2 - 5m. de largeur)		9 Rives nues
10 Grand canal (> 5m de largeur)		10 Rives avec végétation
11 Eaux saumâtres (salins, lagunes...)		11 Rives avec falaise
12 Fleuve / rivière large (> 10m)		

G. Rochers terrestres ou côtiers

1 Falaise	1 Montagne	1 Roche nue
2 Eboulis, pente rocheuse	2 Pas en montagne	2 Végétation basse présente (mousses, lichens...)
3 Pavement calcaire	3 Bord de mer	3 Graminées présentes
4 Autres sols rocheux	4 Fort dérangement par l'homme (grimpeurs, promeneurs...)	4 Buissons présents
5 Carrière		
6 Mine / abîme / terril		
7 Grotte		
8 Dune		

LES CODES ESPECES – STOC-EPS

ESPECE	CODE		
Accenteur alpin	PRUCOL	Coucou gris	CUCCAN
Accenteur mouchet	PRUMOD	Courlis cendré	NUMARQ
Aigle botté	HIEPEN	Crabier chevelu	ARDRAL
Aigle royal	AQUCHR	Crave à bec rouge	PYRRAX
Aigrette garzette	EGRGAR	Cygne tuberculé	CYGOLO
Alouette calandre	MELCAL	Echasse blanche	HIMHIM
Alouette calandrelle	CALBRA	Effraie des clochers	TYTALB
Alouette des champs	ALAARV	Engoulevent d'Europe	CAPEUR
Alouette lulu	LULARB	Epervier d'Europe	ACCNIS
Autour des palombes	ACCGEN	Étourneau sansonnet	STUVUL
Avocette élégante	RECAVO	Étourneau unicolore	STUUNI
Balbuzard pêcheur	PANHAL	Faisan de Colchide	PHACOL
Barge à queue noire	LIMLIM	Faucon crécerelle	FALTIN
Bécasse des bois	SCORUS	Faucon crécerellette	FALNAU
Bécassine des marais	GALGAL	Faucon hobereau	FALSUB
Bec-croisé des sapins	LOXCUR	Faucon pèlerin	FALPER
Bergeronnette des ruisseaux	MOTCIN	Fauvette à lunettes	SYLCON
Bergeronnette grise	MOTALB	Fauvette à tête noire	SYLATR
Bergeronnette printanière	MOTFLA	Fauvette babillarde	SYLCUR
Bernache du Canada	BRACAN	Fauvette des jardins	SYLBOR
Bihoreau gris	NYCNYC	Fauvette grisette	SYLCOM
Blongios nain	IXOMIN	Fauvette mélanocéphale	SYLMEL
Bondrée apivore	PERAPI	Fauvette orphée	SYLHOR
Bouscarle de Cetti	CETCET	Fauvette passerinette	SYLCAN
Bouvreuil pivoine	PYRPHY	Fauvette pitchou	SYLUND
Bruant des roseaux	EMBSCB	Fauvette sarde	SYLSAR
Bruant fou	EMBCIA	Foulque macroule	FULATR
Bruant jaune	EMBCIT	Fuligule milouin	AYTFER
Bruant ortolan	EMBHOR	Fuligule morillon	AYTFUL
Bruant proyer	MILCAL	Gallinule poule-d'eau	GALCHL
Bruant zizi	EMBCIR	Geai des chênes	GARGLA
Busard cendré	CIRPYG	Gélinotte des bois	BONBON
Busard des roseaux	CIRAER	Gobemouche à collier	FICALB
Busard Saint-Martin	CIRCYA	Gobemouche gris	MUSSTR
Buse variable	BUTBUT	Gobemouche noir	FICHYP
Butor étoilé	BOTSTE	Goéland argenté	LARARG
Caille des blés	COTCOT	Goéland brun	LARFUS
Canard chipeau	ANASTR	Goéland cendré	LARCAN
Canard colvert	ANAPLA	Goéland leucophée	LARMIC
Canard pilet	ANAACU	Goéland marin	LARMAR
Canard souchet	ANACLY	Gorgebleue à miroir	LUSSVE
Cassenoix moucheté	NUCCAR	Grand Corbeau	CORRAX
Chardonneret élégant	CARCAR	Grand Cormoran	PHACAR
Chevalier gambette	TRITOT	Grand Gravelot	CHAHIA
Chevalier guignette	ACTHYP	Grand Tétrás	TETURO
Chevêche d'Athéna	ATHNOC	Grand-duc d'Europe	BUBBUB
Chevêchette d'Europe	GLAPAS	Grande Aigrette	EGRALB
Chocard à bec jaune	PYRGRA	Gravelot à collier interrompu	CHAALE
Choucas des tours	CORMON	Grèbe à cou noir	PODNIG
Chouette de Tengmalm	AEGFUN	Grèbe castagneux	TACRUF
Chouette hulotte	STRALU	Grèbe huppé	PODCRI
Cigogne blanche	CICCIC	Grimpereau des bois	CERFAM
Cigogne noire	CICNIG	Grimpereau des jardins	CERBRA
Cinacle plongeur	CINCIN	Grive draine	TURVIS
Circaète Jean-le-blanc	CIRGAL	Grive litorne	TURPIL
Cisticole des joncs	CISJUN	Grive mauvis	TURILI
Cochevis de Thékla	GALTHE	Grive musicienne	TURPHI
Cochevis huppé	GALCRI	Grosbec casse-noyaux	COCCOC
Corbeau freux	CORFRU	Guêpier d'Europe	MERAPI
Cormoran huppé	PHAARI	Guifette moustac	CHLHYB
Corneille noire	CORCOR	Guifette noire	CHLNIG
Coucou geai	CLAGLA	Gypaète barbu	GYPBAR
Héron cendré	ARDCIN	Harle bièvre	MERMER
Héron garde-boeufs	BUBIBI	Pic tridactyle	PICTRI
Héron pourpré	ARDPUR	Pic vert	PICVIR
Hibou des marais	ASIFLA	Pie bavarde	PICPIC
Hibou moyen-duc	ASiotu	Pie-grièche à poitrine rose	LANMIN
Hirondelle de fenêtre	DELURB	Pie-grièche à tête rousse	LANSEN
Hirondelle de rivage	RIPRIP	Pie-grièche écorcheur	LANCOL
Hirondelle de rochers	PTYRUP	Pie-grièche grise	LANEXC
		Pie-grièche méridionale	LANMER

Hirondelle rustique	HIRRUS	Pigeon biset	COLLIV
Huîtrier pie	HAEOST	Pigeon colombin	COLOEN
Huppe fasciée	UPUEPO	Pigeon ramier	COLPAL
Hypolaïs icterine	HIPICT	Pingouin torda	ALCTOR
Hypolaïs polyglotte	HIPPOL	Pinson des arbres	FRICOE
Ibis sacré	THRAET	Pipit des arbres	ANTTRI
Lagopède alpin	LAGMUT	Pipit farlouse	ANTPRA
Linotte mélodieuse	CARCAN	Pipit maritime	ANTPET
Locustelle lusciniôide	LOCLUS	Pipit rousseline	ANTCAM
Locustelle tachetée	LOCNAE	Pipit spioncelle	ANTSPI
Loriot d'Europe	ORIORI	Pluvier guignard	CHAMOR
Lusciniolle à moustaches	ACRMEL	Pouillot de Bonelli	PHYBON
Marouette ponctuée	PORPOR	Pouillot fitis	PHYTRO
Martinet à ventre blanc	APUMEL	Pouillot siffleur	PHYSIB
Martinet noir	APUAPU	Pouillot véloce	PHYCOL
Martinet pâle	APUPAL	Râle d'eau	RALAHU
Martin-pêcheur d'Europe	ALCATT	Râle des genêts	CRECRE
Merle à plastron	TURTOR	Rémiz penduline	REMPEN
Merle noir	TURMER	Roitelet à triple bandeau	REGIGN
Mésange à longue queue	AEGCAU	Roitelet huppé	REGREG
Mésange bleue	PARCAE	Rollier d'Europe	CORGAR
Mésange boréale	PARMON	Rossignol philomèle	LUSMEG
Mésange charbonnière	PARMAJ	Rougegorge familier	ERIRUB
Mésange huppée	PARCRI	Rougequeue à front blanc	PHOPHO
Mésange noire	PARATE	Rougequeue noir	PHOOCH
Mésange nonnette	PARPAL	Rousserolle effarvate	ACRSCI
Milan noir	MILMIG	Rousserolle turdoïde	ACRARU
Milan royal	MILMIL	Rousserolle verderolle	ACRRIS
Moineau cisalpin	PASITA	Sarcelle d'été	ANAQUE
Moineau domestique	PASDOM	Serin cini	SERSER
Moineau friquet	PASMON	Sittelle corse	SITWHI
Moineau soulcie	PETPET	Sittelle torchepot	SITEUR
Monticole bleu	MONSOL	Sizerin cabaret (flammé)	CARCAB
Monticole de roche	MONSAX	Sterne caugek	STESAN
Mouette mélanocéphale	LARMEL	Sterne naine	STEALB
Mouette rieuse	LARRID	Sterne pierregarin	STEHIR
Mouette tridactyle	RISTRI	Sterne hansel	GELNIL
Nette rousse	NETRUF	Tadorne de Belon	TADTAD
Niverolle alpine	MONNIV	Tarier des prés	SAXRUB
Oedicnème criard	BUROED	Tarier pâtre	SAXTOR
Oie cendrée	ANSANS	Tarin des aulnes	CARSPI
Outarde canepetière	TETRAX	Tétras lyre	TETTET
Panure à moustaches	PANBIA	Tichodrome échelette	TICMUR
Perdrix bartavelle	ALEGRA	Torcol fourmilier	JYNTOR
Perdrix grise	PERPER	Tourterelle des bois	STRTUR
Perdrix rouge	ALERUF	Tourterelle turque	STRDEC
Perruche à collier	PSIKRA	Traquet motteux	OENHEN
Petit Gravelot	CHADUB	Traquet oreillard	OENHIS
Petit-duc scops	OTUSCO	Troglodyte mignon	TROTRO
Phragmite des joncs	ACRSCH	Vanneau huppé	VANVAN
Pic à dos blanc	DENLEU	Vautour fauve	GYPFUL
Pic cendré	PICCAN	Vautour moine	AEGMON
Pic épeiche	DENMAJ	Vautour percnoptère	NEOPER
Pic épeichette	DENMIN	Venturon montagnard	SERCIT
Pic mar	DENMED	Venturon corse	SERCOR
Pic noir	DRYMAR	Verdier d'Europe	CARCHL

FICHE HABITAT – STOC-EPS

Nom de l'observateur					Date			Département		N° carré		
N° point	Habitat principal					Habitat secondaire						
	1	2	3	4		1	2	3	4			
1												
2												
3												
4												
5												
6												
7												
8												
9												
10												

N° point	Altitude	N° case
1		
2		
3		
4		
5		
6		
7		
8		
9		
10		

FICHE RELEVÉ – STOC-EPS

Nom de l'observateur		Département	N° carré	N° point	Date
Heure début	1er ou 2e passage	Nuages	Pluie	Vent	Visibilité
ESPECE	Distances de contact			Vol	Total
	< 25m	25-100m	> 100m		
Non identifiée(s) :					

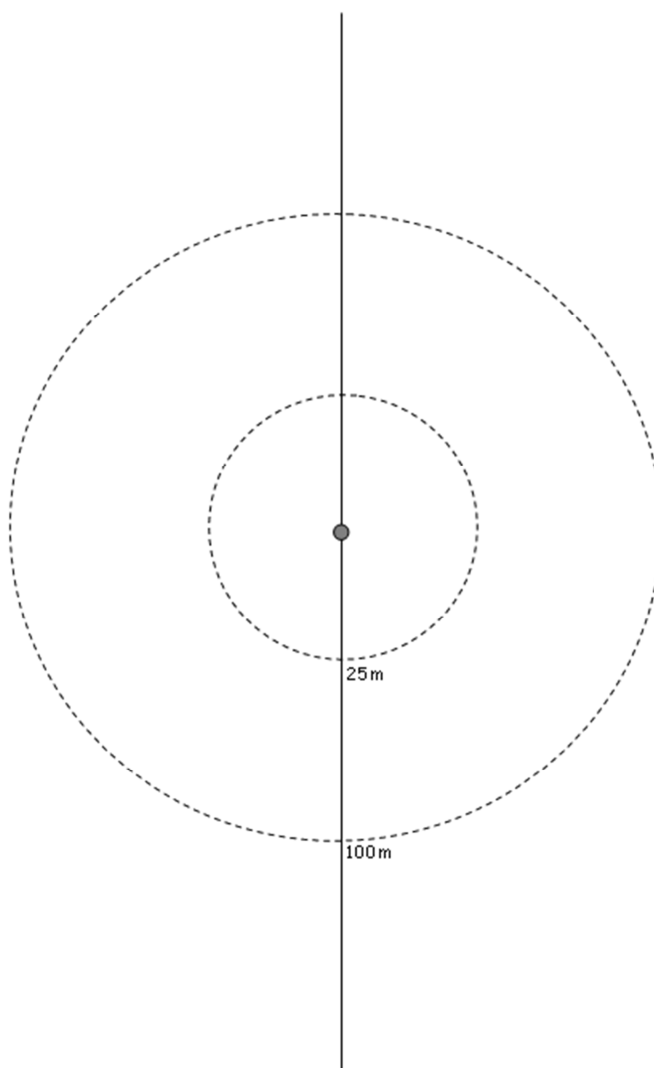
REPRESENTATION D'UN POINT D'ECOUTE POUR NOTER LES CONTACTS

STOC-EPS

N° POINT :

HEURE DEBUT :

METEO :

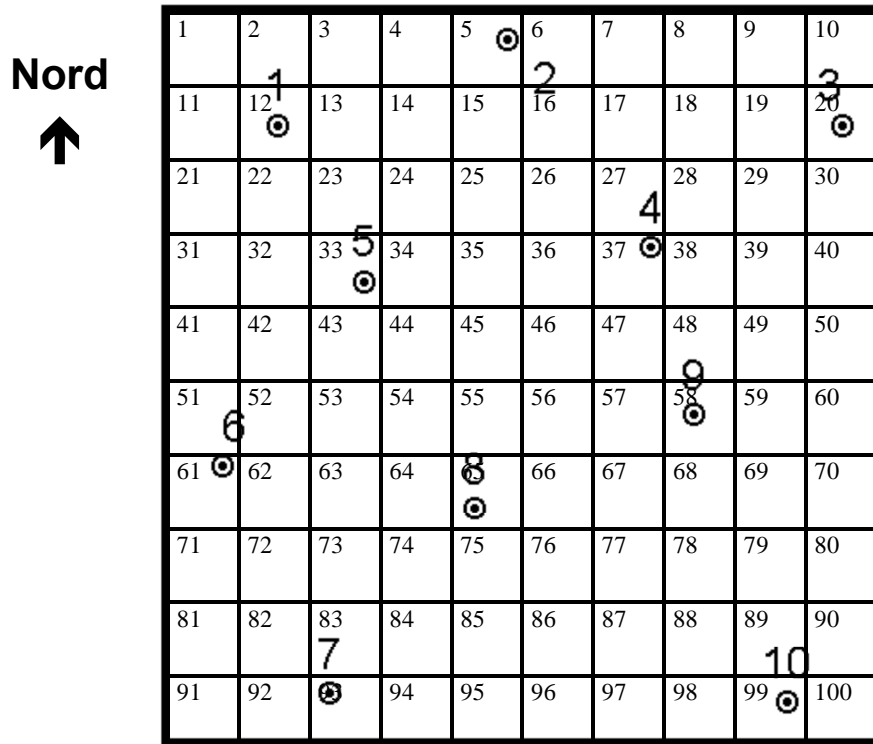
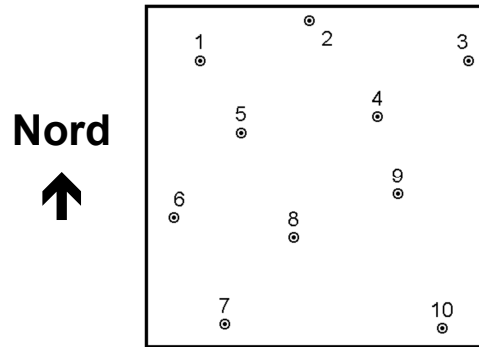


EXEMPLE DE FICHE HABITAT – STOC-EPS



Nom de l'observateur					Date			Département		N° carré		
MARTIN Michel					23/04/2001			79		790025		
N° point	Habitat principal						Habitat secondaire					
	1	2	3		4		1	2	3		4	
1	A	1	1	8	2	11	C	4	5		2	
2												
3												
4												
5												
6												
7												
8												
9												
10												

EXEMPLE DE RELEVÉ DE LOCALISATION DES 10 EPS



N° point	Altitude	N° case
1		12
2		5
3		20
4		37
5		33
6		61
7		93
8		65
9		58
10		99

EXEMPLE DE FICHE RELEVÉ – STOC-EPS

(correspondant à l'exemple de relevé terrain ci-joint)

Nom de l'observateur		Département	N° carré	N° point	Date
MARTIN Michel		79	790025	1	23/04/2001
Heure début	1er ou 2e passage	Nuages	Pluie	Vent	Visibilité
06 :30	1	3	1	1	1
ESPECE	Distances de contact			Vol	Total
	< 25m	25-100m	> 100m		
ERIRUB	2	1			3
SYLATR		2			2
SYLBOR	1				1
PHYCOL		1	1		2
PARMAJ	2	1			3
TURMER		1			1
STUVUL		1		14	15
FRICOE	1	1	2		4
DENMAJ		1			1
CIRCYA			1		1

Ou bien, si l'on ne note pas les catégories de distance :

ERIRUB					3
SYLATR					2
SYLBOR					1
PHYCOL					2
PARMAJ					3
TURMER					1
STUVUL				14	15
FRICOE					4
DENMAJ					1
CIRCYA					1

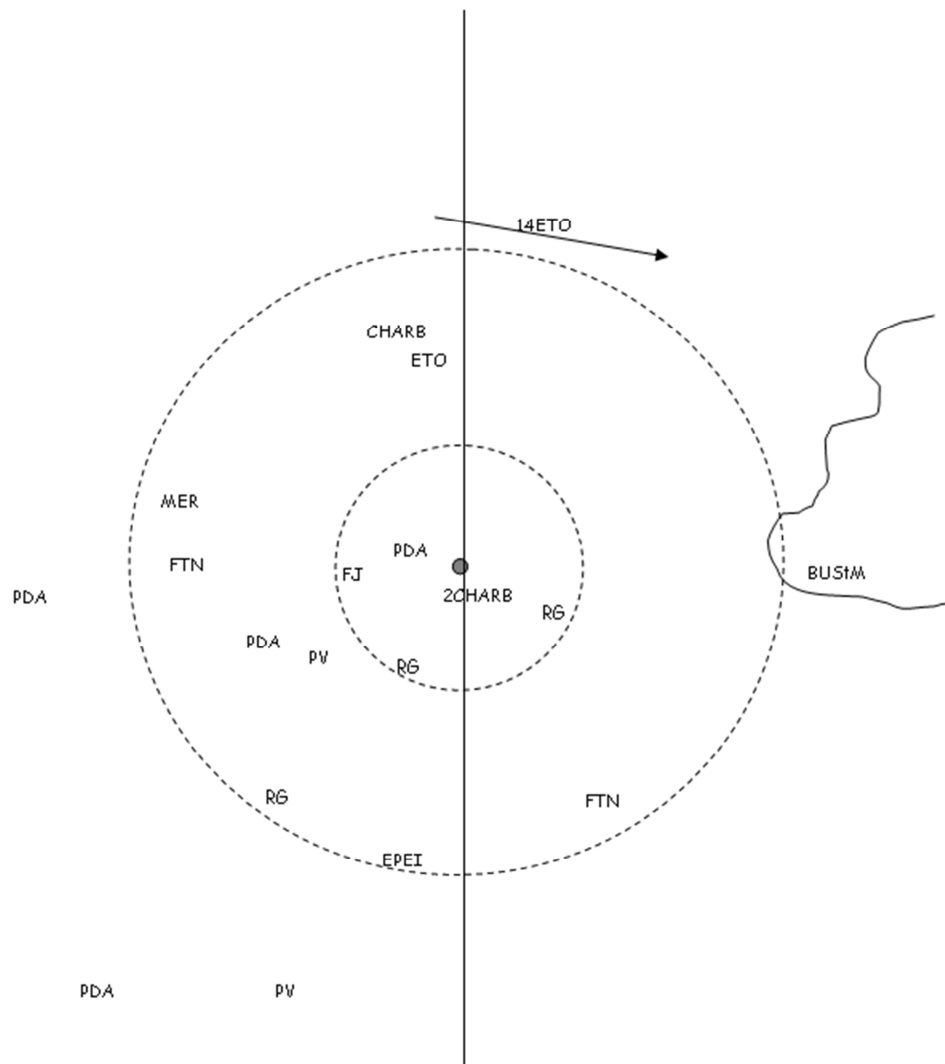
EXEMPLE DE RELEVÉ TERRAIN STOC-EPS

N.B. : vous pouvez utiliser des codes personnels pour noter les observations sur le terrain, le tout étant de bien utiliser les codes des noms latins pour remplir la fiche relevé.

N°POINT : 1

HEURE DEBUT : 6h30

METEO : RAS, nuages 80%



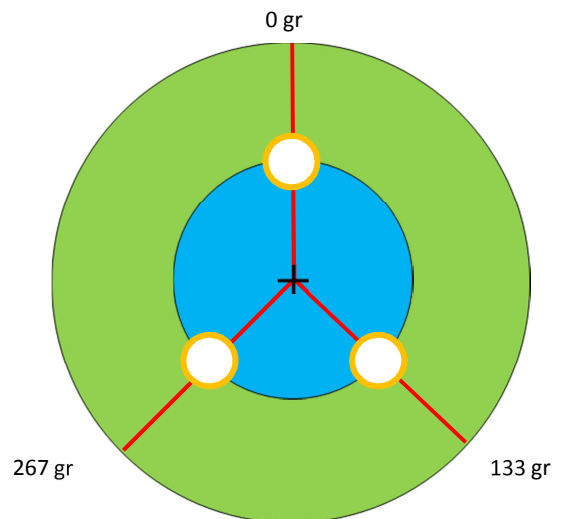
**Annexe 1.8 : Méthodes
d'inventaires des coléoptères
carabiques et saproxyliques
(issu de Pernot 2012)**

Insectes coléoptères carabiques



Positionnement des pièges à fosses

- ✘ Centre de la placette
- Cercle de 20 m de rayon
- Cercle de 10 m de rayon
- Piège à fosse
- Transect



La méthode d'échantillonnage consiste à enterrer au ras du sol 3 pièges à fosse (Barber) situés à 10 m du centre dans 3 directions 0, 133 et 267 grades pour assurer leur indépendance. Comme la surface supérieure du piège affleure au niveau du sol, les espèces qui circulent sont capturées : ce sont des pièges d'activité-densité. Les pots, d'une profondeur de 11 cm et de 8,5 cm de diamètre, contiennent un liquide de piégeage qui fait couler les insectes instantanément et les conserve.

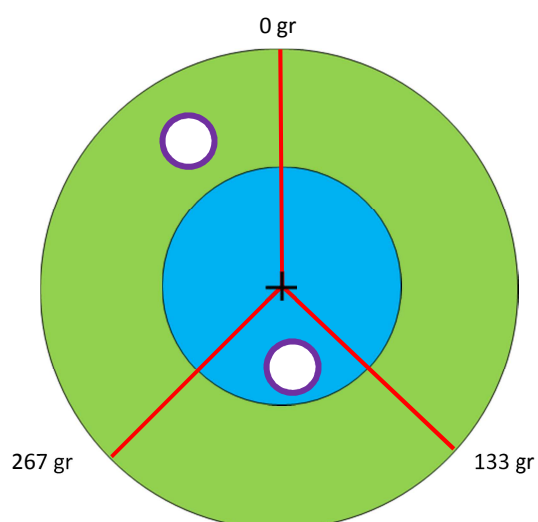
Les pièges sont laissés en continu sur le terrain pendant 3 mois. Cette période d'échantillonnage s'étend d'Avril à Juin pour les massifs de plaine et de Mai à Juillet pour les massifs de montagne. Malgré le fait qu'un relevé soit effectué mensuellement, par mesure de précaution, un toit en plastique est disposé à 5cm au-dessus des pièges afin d'éviter une inondation.

Insectes coléoptères saproxyliques



Positionnement des pièges à interception

- ✘ Centre de la placette
- Cercle de 20 m de rayon
- Cercle de 10 m de rayon
- Piège à interception
- Transect



La méthode d'échantillonnage consiste à disposer 2 pièges à interception : Polytrap par placette selon la disponibilité des supports puisqu'il est nécessaire d'avoir une branche horizontale pour attacher le piège. Il s'agit de pièges à interception pour des insectes en vol et notamment pour ceux à vol lourd tels que les insectes coléoptères saproxyliques. Quand ils rencontrent un obstacle, ces derniers ont un réflexe géotactique positif et se laissent tomber. Ainsi ils se retrouvent dans le flacon collecteur rempli d'une solution de piégeage non attractive. Comme pour les insectes coléoptères carabiques, ces pièges sont laissés en continu sur le terrain pendant 3 mois, font l'objet d'un relevé mensuel et sont mis en place d'Avril à Juin pour les massifs de plaine et de Mai à Juillet pour les massifs de montagne.

ANNEXE 2 : Publications liées au projet

Annexe 2.1 : Articles scientifiques

Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests - Bouget, C., Larrieu, L., Brin, A. (2014), Ecological Indicators, 36, 656-664

Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests

Bouget, C.(1)*, Larrieu, L.(2), Brin, A. (3)

(1) National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), 'Forest ecosystems' Research Unit, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

christophe.bouget@irstea.fr, tel. 00-33-2-38-95-05-42, fax. 00-33-2-38-95-03-59

(2) INRA, INPT/ENSAT/EIPURPAN, UMR 1201 Dynafor, F-31326 Castanet-Tolosan, France and Centre Régional de la Propriété Forestière de Midi-Pyrénées, 7 chemin de la Lacade, F-31320 Auzeville Tolosane, France.

Laurent.Larrieu@toulouse.inra.fr

(3) Université de Toulouse, Ecole d'Ingénieurs de Purpan, INPT, UMR Dynafor 1201, 75 voie du T.O.E.C., BP 57611, F-31076 Toulouse Cedex 03, France

antoine.brin@purpan.fr

* corresponding author

Abstract

Managing and monitoring forest biodiversity is challenging and rapid habitat assessment protocols should be developed to provide us with general key features based on field data.

A rapid habitat assessment protocol was implemented over a wide forest gradient in France to analyze surrogacy patterns and performance consistency of presumed key attributes for saproxylic beetle diversity (large trees, microhabitat-bearing trees with trunk cavities, fruiting bodies of saproxylic fungi, tree crown deadwood and sap runs, large logs and snags) and of stand openness. Data compiled in this study include standardized deadwood and window-flight trapped beetle data from 313 plots in oak, lowland and highland beech, lowland pine, highland spruce-fir and mixed temperate forests throughout France.

The most structuring factors for species richness and composition of saproxylic beetles were the density of cavity- or fungus-bearing trees and of snags, as well as the degree of openness in the 1-ha surrounding the stand. These key habitat features were nevertheless inconsistent over the different types of temperate forests, and for rare species versus all species combined. No one variable robustly explained variations in species richness in the deciduous or conifer forest types.

The influence of deadwood and “habitat trees” was affected by meso- and micro-climatic features. A significant effect of stand openness on saproxylic beetles was observed both in deciduous and in conifer forests, but only in lowlands. Effects on species richness due to an interaction between substrate availability and openness were observed in montane forests only.

Our results point toward the relevance of ecological attributes in tracking changes in saproxylic beetle biodiversity in specific forest contexts, but our study failed to identify any universal structural biodiversity indicators which could be surveyed in part with data from national forest inventories and used to track progress in sustainable forest management or in the protection of sensitive areas.

Key-words

Beetles; microhabitats; habitat trees; snags; biodiversity indicator; deadwood

Introduction

Saproxylic Invertebrates as indicators of sustainable forest management. As early as 1988, the Council of Europe exhorted European governments to use prioritarily saproxylic organisms, i.e. those associated to deadwood and related microhabitats, in the evaluation of forest conservation status (Recommendations

R(88)10 and 11). Since the 1990s in North America, Australia and many European countries, the fate of deadwood substrates in commercial forests has become an increasing concern in conservation planning and forest management where native species conservation and ecologically sustainable resource use are valued (Grove, 2002). In recent years forest managers have also become increasingly aware of the role both of trees with special characteristics (“habitat trees”) and of deadwood in maintaining a declining biodiversity (Harmon, 2001). In Europe, probably the best documented part of the world, saproxylic insects have been identified as a highly threatened group (Nieto and Alexander, 2010). Saproxylic beetles are the most well-studied species group and are commonly favoured as indicators of response to deadwood management (Siitonen, 2001) for logistical and ecological reasons (well-known taxonomy, inexpensive trapping, high sensitivity to changes in forest conditions, a wide range of ecological requirements). However, detailed taxonomic surveys are often prohibitively expensive and time-consuming. Therefore quick and easy direct or indirect biodiversity indicators to monitor saproxylic beetle biodiversity should be explored.

Rapid forest habitat assessment. Managing and directly monitoring forest biodiversity is challenging due to (i) the large number of species, (ii) the hardness of species identification and (iii) the wide variety of species habitat requirements. Using indirect structural characteristics to evaluate biodiversity levels may therefore be useful (Lindenmayer et al., 2000) to produce (i) relevant biodiversity indicators, (ii) better targets for sustainable forestry and (iii) more effective selection criteria for conservation areas. Tews et al. (2004) and Lindenmayer et al. (2006) suggested using keystone elements as targets to improve and monitor eco-friendly forest management. Quick and easy methods have been suggested to survey these key elements and shortly describe the habitat of forest organisms (Venier and Mackey, 1997). Presumed key attributes are already used in national environmental standards for forestry certification (FSC and PEFC). From the literature and some census data, we surveyed the rapid habitat assessment protocols where field data at stand level (e.g. indicators of High Conservation Value Forest, Jennings et al., 2003; European forest scorecards, Sollander 2000) are used to provide us with general key features. In Belgian forests, based on available field data from the state forest inventory, a standardised practical methodology has been developed to monitor certain important aspects of biodiversity that are both easily measurable and susceptible to changes through silvicultural practices (Van Den Meersschaut and Vandekerckhove, 2000). The methodology retains aspects of forest structure, tree

species composition and deadwood features as biodiversity indicators. High scores are given to very large trees (>80cm dbh), large snags and large logs, which are usually associated with a wide variety of microhabitats and have been acknowledged as being important to diversity. All these standards result from negotiations rather than ecological research. Following the Belgian methodology, we constructed a list of potential key habitat attributes for saproxylic beetles in temperate forests which we felt were appropriate in monitoring the impact of management on saproxylic resources and biodiversity.

Presumed key factors for saproxylic biodiversity. Our inventory of potentially relevant habitat attributes was based on their potential surrogacy value as shown in previously published environment-biodiversity studies. The deadwood components which are particularly at stake in managed forests were included. Some studies point out that the decline in deadwood quantity due to the negative impact of commercial forestry is stronger for some deadwood types, such as snags and large logs, than for the deadwood as a whole. From Sippola et al. (1998) for instance, snag density and large log density in managed stands in Finland were respectively only 7% and 5% of their normal levels in old-growth forests. Similarly, the density of microhabitat-bearing trees, sometimes called “wildlife trees” (Hodge and Peterken, 1998) or “habitat-trees” (Bäuerle and Nothdurft, 2011), is altered by forestry (Winter and Möller, 2008), in particular for certain microhabitat types such as cavities, cracks and lignicolous fungi (Larrieu et al., 2012).

In addition, several studies have demonstrated the importance for saproxylic beetles of large logs (Økland et al., 1996; Sverdrup-Thygeson, 2001), snags, microhabitat-bearing trees (e.g. Nilsson and Baranowski, 1994), very large trees (e.g. Grove, 2002) and more general forest features such as canopy closure in the immediate substrate surroundings (Stokland et al., 2012). However, the consistency of these key features had not yet been studied over a wide range of forest types (conifer vs deciduous, lowland vs montane...).

We used a rapid habitat assessment protocol to measure the density of large trees, microhabitat-bearing trees and large logs and snags, as well as stand openness, over a wide forest gradient in France. Analyzing the relationships between these environmental data and saproxylic beetle diversity (species richness and composition), we hoped to better understand surrogacy patterns of the presumed key attributes. From lowlands and highlands and in deciduous, coniferous and mixed forests in France, we tested the following set of questions:

1. With rapid habitat assessment, are selected key habitat features for saproxylic beetles consistent over temperate forests according to the dominant tree species?
2. Is the influence of deadwood and 'habitat trees' on biodiversity affected by meso-climatic (altitudinal level for beech) and micro-climatic features (stand openness)?
3. Are there critical thresholds at the stand scale in richness-environment relationships?
4. Are key habitat features consistent between rare species and all species combined?

Material and methods

Study areas, sampling design and stand characteristics

This study is based on extensive data compiled from 17 ecological projects conducted by two French laboratories: the National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea) and the Purpan Engineering School in a variety of French forests. We sampled 313 plots in 17 forest regions, i.e. large forests or groups of closed forests (fig. 1). The forests in hilly regions and in plains were designated as "lowland forests" (<1000m) and the montane and subalpine forests as "highland forests" (altitude variable). We distinguished six forest types based on the basal area of the dominant tree species: (i) fir or spruce highland forests and lowland pine forests; (ii) deciduous-dominated (402 traps, 15 sites): beech or oak forests; (iii) mixed forests (79 traps, 9 sites): mainly beech-fir highland forests and oak-pine lowland forests (Table 1). Inside each forest, plots were distant of hundreds of meters from each other.

Overall, 75% of the traps were located in recently harvested plots. Eight forest regions included both managed plots and plots unharvested for more than 30 years, 3 forest regions unharvested plots only. This management factor was strongly unbalanced in coniferous-dominated (managed pine vs unharvested spruce-fir plots) and in mixed plots (mostly managed).

Beetle sampling and identification, species characterization

Flying saproxylic beetles were caught in a total of 563 cross-vane flight interception traps (Polytrap™) traps. A sampling plot was about 0.5ha in size: 69 plots had one trap only, 239 plots had two traps, 4 plots had three traps and 1 plot had four traps. Inside each plot, multiple traps were set about 20 m from each other. The active insects were collected only one year from April to August; traps were suspended roughly 1.5 m above the ground. Saproxylic, i.e. depending "during some parts of

their life cycle, upon wounded or decaying woody material from living, weakened or dead trees” (Stokland et al., 2012), beetles were identified to the lowest possible taxonomic level. The following 51 families were included in the analyses: Aderidae, Alexiidae, Anobiidae, Anthribidae, Biphyllidae, Bostrichidae, Bothrideridae, Buprestidae, Cantharidae, Cerambycidae, Cerophytidae, Cerylonidae, Ciidae, Cleridae, Corylophidae, Cucujidae, Curculionidae Scolytinae, Dermestidae, Elateridae, Endomychidae, Erotylidae, Eucinetidae, Eucnemidae, Histeridae, Laemophloeidae, Latridiidae, Leiodidae Leiodinae, Lucanidae, Lycidae, Lymexylidae, Melandryidae, Melyridae, Monotomidae, Mordellidae, Mycetophagidae, Nitidulidae, Nosodendridae, Oedemeridae, Phloeostichidae, Prostomidae, Pyrochroidae, Salpingidae, Scarabaeidae, Scaptiidae, Silvanidae, Sphindidae, Tenebrionidae (incl. Alleculinae), Tetratomidae, Throscidae (Aulonothroscus only), Trogossitidae and Zopheridae. Staphylinidae and Cryptophagidae were not identified at the species level in all the elementary subsets due to the lack of available experts, and were therefore excluded before analysis. Rare species were defined as un-abundant and only locally distributed, according to the FRISBEE database (<http://frisbee.nogent.cemagref.fr/index.php/en/>).

Live trees and deadwood measurements

For the purpose of this study, forest conditions and potential key habitat features for saproxylic beetles were surveyed mainly during leaf-out according to a rapid stand description protocol (Larrieu and Gonin, 2008) in circular 1-ha plots centered around the traps.

We inventoried the number of large deadwood pieces (diameter > 40cm, length \geq 1m), distinguishing large standing deadwood pieces (LSDW) from large lying deadwood (LLDW), large live trees (LT, dbh> 67.5cm) and microhabitat-bearing live trees. We recorded four microhabitat types (Table 2): (i) "empty" cavities with or without mould (dcav), (ii) fruiting bodies of saproxylic fungi (dfun), (iii) sap runs (dsap), (iv) dead canopy branches and crown deadwood (dperdw). Microhabitats other than crown deadwood were only recorded when visible on the trunk. Trees with more than one microhabitat of the same type were counted only once, but trees bearing more than one microhabitat type were counted once for each microhabitat type. Because the leaf canopy may hinder observations of microhabitats and because microhabitats can occur on large branches as well as on the trunk, we expected an underestimation of their number for broadleaved tree species. The density of each individual microhabitat type was considered for analysis. The

threshold dimensions for large trees and deadwood were inspired by results in Grove (2002b), Larrieu and Cabanettes (2012) and Nilsson et al. (2002).

We also assessed stand openness (open) as the total proportion of open areas (clearings, edges) with a well developed herb layer composed of flowering plants in the 1-ha plot.

Data analysis

Our analytical strategy was based on the structure of the sampling design. We divided the plots into six forest type categories: oak, lowland beech, highland beech, pine, spruce or fir, mixed, and conducted glm models for each category. We considered deadwood, microhabitats and stand features as predictor variables describing forest conditions (Tab. 2). Total species richness, species composition (incl. singletons), rare species richness and rare species abundance per trap were the response variables describing beetle assemblages. To avoid the deleterious effects of zero false negatives and the subsequent bio-geographical effects on our ecological investigations, the empty cells in the species-trap matrix were encoded "0" if the species was caught by at least one other trap in the same forest (i.e. the species belonged to the regional species pool). "NA" was entered in the empty cell if the species was absent from all the traps in the forest.

The influence of environmental variables on response variables was analyzed using a generalized linear mixed model, with a Poisson error distribution. Due to variations in the number of traps per plot, analyses were conducted at the trap level. Within-plot traps were not pseudo-replications, but repeated measures (Pinheiro and Bates, 2000), with spatial variables (forest region, plot) as hierarchical random factors, and with an observation-specific random intercept to account for possible overdispersion (Elston et al. 2001), and environmental variables as outer covariates. Multi-model-averaged estimates (Burnham and Anderson 2002) determined the response of species richness or abundance to stand features. The most parsimonious model had the lowest Akaike AICc information criterion (Burnham and Anderson 2002). For each response variable, we generated the null model and models with all the valid combinations of two explanatory variables. We calculated the differences in the AICc scores between each model and the best model ($\Delta AICc$) as well as the Akaike weights for each model. All models with $\Delta AICc < 2$ were used in order to figure out the model-averaged estimates weighted by the model weights. Only significant variables ($p < 0.05$) with a relative contribution (i.e. the weight of evidence across all the models) > 0.05 were selected. Since co-linearity among predictor variables may lead to unreliable parameter estimates, we created correlation matrices to check for

co-linearity between explanatory variables. No variables had to be removed from the modeling process. The set of non-collinear predictors used in the models included “forest.type” and eight other variables is described in Table 2.

Environmental differences between forest types expressed in mean values of the eight environmental variables were tested with a multiple comparison of means (Tukey contrasts) in a Generalized Linear Model (GLM) with a Poisson structure (R `glht (multcomp)` function). Between-class comparisons were conducted in separate series: (1) oak vs beech, (2) pine vs spruce-fir, and (3) lowland beech vs highland beech.

Significant relationships in generalized linear models for total species richness were searched for thresholds. Threshold values were calculated by recursive partitioning and derived from estimates of breakpoints by means of maximally selected two-sample statistics (Hothorn et al., 2006). This method provides a conditional inference tree with p-values for one or more critical thresholds and a test procedure of their statistical significance. Only primary and significant ($p < 0.001$) thresholds are commented here. Based on 5,000 bootstrap samples, 80% confidence intervals (to define ranges more tightly than 95% CI) were calculated for all thresholds.

Significant relationships in generalized linear models for total species richness were searched for interaction with stand openness. We performed multiplicative generalized linear mixed models, with stand openness and the density of the precise saproxylic key feature (deadwood or microhabitats) as fixed effects, with spatial variables (forest, plot) as hierarchical random factors, and with a Poisson error distribution.

A Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP, Anderson & Willis 2003) was performed to investigate the effects of environmental variables on variations in species composition. The inertia was partitioned from Jaccard distance matrices on all explanatory environmental variables, since co-linearity among predictor variables is not a problem in CAP (Anderson & Willis 2003). We calculated total constrained inertia, the constrained inertia which was not explained by spatial factors only (NSCI), the marginal (intrinsic) inertia explained by each variable (with all other variables partialled out before analysis), the latter’s statistical significance by means of permutation tests (100 runs), and the relative contribution of each variable to NSCI.

All analyses were carried out with R software v. 2.12.0 (`lme4`, `vegan`, `MuMin`, `arm`, `party` and `boot` packages).

Results

The dataset used for analyses included 149,419 individuals from 738 species. A higher mean number of species per trap was caught in deciduous (34.85 ± 0.68) than in coniferous (28.32 ± 1.38) or mixed plots (26.27 ± 1.92), in spruce-fir (33.21 ± 2.21) than in pine (24.28 ± 1.20) stands, in oak (38.54 ± 1.01) than in beech (27.06 ± 1.10) forests. A similar species richness was detected in highland (28.80 ± 3.20) and in lowland (27.06 ± 1.10) beech traps. On average per trap, the mean number of rare species was low, but higher in spruce-fir (mean=3.67) than in other forest types (beech mean=1.08, oak mean=1.90, pine mean=0.76, mixed mean=1.0).

The ten factors used to describe the saproxylic environment (deadwood [2], microhabitats [4], large trees [1], stand openness [1], forest type [1], geography [1]) constrained 28% of the variation in species composition in oak data, 23% in lowland beech, 39% in highland beech, 36% in pine, 33% in spruce-fir and 46% in mixed data. Respectively 65%, 24% and 30% of this inertia was explained by the intrinsic effects of geographical factors in deciduous, coniferous and mixed forest data, undoubtedly due to the wide geographical range of the study. Overall, the nine non-geographical factors explained from 32% (oak) to 89% (spruce-fir) of the non-spatially constrained inertia (63% in lowland beech, 75% in pine, 76% in highland beech).

Contrasts in stand features between forest types throughout the sampling design

Contrasts in explanatory stand features were observed between forest types throughout the sampling design (Tab. 3). The densities of large lying and standing deadwood were higher in spruce-fir plots, than in beech and mixed plots and were strongly lower in oak and then in pine plots. The openness reached higher values in pine plots, and then in spruce-fir, mixed and oak plots, than in beech plots. Values for the density of large trees were higher in spruce-fir than in oak plots, and then in mixed, beech and pine plots, in order of importance. The microhabitat attributes also differed in the different forest types. The density of cavity-bearing trees was higher in highland beech than in spruce-fir and mixed plots, and then in lowland beech, oak and pine plots in order of importance. The density of sap-run-bearing trees showed similar values in all contexts. There were more crown-deadwood-bearing trees in oak than in lowland beech plots, and then in spruce-fir, mixed and highland beech plots. The density of crown-deadwood-bearing trees was lower in pine plots. Fungus-bearing trees were more abundant in highland beech than in lowland beech,

mixed and oak plots. They were scarcer in spruce-fir and then in pine plots. It should be kept in mind that pine plots were mostly located in lowland managed forests, whereas spruce-fir plots were all set in highland forest reserves (Tab. 1).

Species richness

The main environmental attributes affecting species richness differed among the forest types. The densities of large trees and sap-run-bearing trees never significantly drove species richness.

Deciduous forests. In lowland oak and beech forests the best models explaining species richness included the stand openness. In oak forests, a threshold was detected in the relationship between openness and richness ($T=40\%$), but it had a wide 80% confidence interval [20-96%]. In beech forests, species richness was also positively influenced by the density of crown-deadwood-bearing trees. No threshold was found in the habitat-richness relationship for this habitat variable. The influential stand features for species richness were quite different in highland and lowland beech forests (Tab. 4). In highland beech forests, the density of cavity-bearing trees and large standing deadwood significantly affected species richness. No threshold in the deadwood-richness relationship was observed. However, the effect of cavity-bearing tree density on species richness did show a deflation threshold ($T=21$, 80% IC=[16-28]). Nevertheless, it should be pointed out that the sample size was low to the right of the breakpoint value ($n=10$).

Coniferous forests. In pine and spruce-fir forests species richness was positively influenced by an increasing density of cavity-bearing trees (Tab. 4). The significant response of species richness to cavity density showed a critical threshold at $T=1$ (IC=[0-1]) in pine stands, which means that the number of saproxylic beetle species greatly increased as soon as there was at least one cavity-bearing tree in the 1-ha plot. In spruce-fir forests, the density of large standing and large lying deadwood and fungus-bearing trees also positively determined species richness. No thresholds were detected in habitat-richness relationships for these variables.

In mixed forests, the number of species was only influenced by the forest type (mainly oak-pine vs beech-fir; effect estimate = 0.164, $p<0.01$).

Species composition

Saproxylic beetle assemblages were driven differently by habitat features in deciduous, coniferous or mixed forests (Fig. 2). In beech forests, all habitat attributes except the density of crown-deadwood-bearing trees did significantly contribute to inertia: in order of importance, density of large trees (19%), large lying

deadwood (17%), large standing deadwood (13%), cavity-bearing trees (13%), fungus-bearing trees (12%), openness (11%) and sap-run-bearing trees (10%) (Fig. 2). Variations in assemblage composition were determined by openness (8%), sap-run-bearing trees (4%), large trees (4%) and fungus-bearing trees (4%) in oak plots. Only cavity-bearing trees (19%), fungus-bearing trees (15%) and large standing deadwood (15%) were significant drivers for species composition in highland beech stands. The species composition of saproxylic beetle assemblages was driven by openness (9%), large trees (7%) and cavity-bearing trees (7%) in pine stands, and by large lying deadwood (18%) in spruce-fir forests (Fig. 2). The forest type made the strongest contribution to inertia in mixed forests (12%), before cavity-bearing trees, large trees and crown-deadwood-bearing trees.

Rare species

Overall, inside a forest type, key habitat factors for species richness were not consistent for rare species and all species combined. In oak and highland beech forests, the density of large lying and standing deadwood positively influenced the abundance and the richness of rare species, respectively. In lowland beech and highland spruce-fir forests, the density of cavity-bearing trees positively affected the number of rare species individuals. In lowland beech plots, the density of fungus-bearing trees even significantly drove their species richness (Tab. 4). In lowland and highland beech forests, the density of sap-run-bearing trees was a pivotal feature for rare species abundance. An increasing density of crown-deadwood-bearing trees made the abundance of rare species increase in pine and mixed forests (Tab. 4).

Interaction effects of deadwood and microhabitat variables with stand openness on species richness

Only two microhabitat variables significantly interacted with stand openness to affect species richness. In highland beech and spruce-fir forests, the effect of cavity-bearing tree densities on species richness (see above) were strengthened by an increase in stand openness (interaction effect estimates +0.001, $p < 0.001$ and +0.001, $p < 0.05$, respectively). In spruce-fir forests, the effect of fungus-bearing tree density on species richness increased with stand openness (interaction effect estimates +0.003, $p < 0.001$).

Discussion

1. Key factors for assemblage-habitat relationships

Undoubtedly due to the wide geographical range of data compiled in our study - from continental to Atlantic contexts and from lowland to montane forests - most of the inertia was explained by the intrinsic effects of geographical factors. Notwithstanding this strong site effect, key habitat features for saproxylic beetles were not consistent over the different types of temperate forests. No common variable explained variations in species richness in the deciduous or conifer forest types explored in our study. Strong differences were also observed among dominant tree species. Density of cavities, presence of lignicolous fungi and snags, as well as the degree of openness in the 1-ha surroundings were the most convincing explanatory factors we found for saproxylic beetle species richness and composition in these French temperate forests.

Importance of large logs

In accordance with previous Scandinavian studies showing the importance of large logs for saproxylic beetles (Økland et al., 1996; Sverdrup-Thygeson, 2001), we found that the local density of large logs was a significant and positive predictor of total species richness in the spruce-fir plots. Large log density also significantly affected the number of rare species in oak plots and species composition in lowland beech and spruce-fir forests. No effect of the density of large logs on local species richness was demonstrated at a 1-ha scale in our study, whereas we observed a positive and significant effect of the volume of large lying deadwood at a 0.3-ha scale in a companion study of lowland oak and beech forests only (Bouget et al., 2013). The availability of large-diameter well-decayed logs is known to affect many rare species of wood-decaying fungi (Kruys et al., 1999) and saproxylic beetles (Siitonen and Saaristo, 2000; Sverdrup-Thygeson, 2001). The ecological mechanisms underlying increased species richness in larger logs were discussed in Brin et al. (2011): substrate heterogeneity, microclimatic stability and buffering effect, life span of the deadwood piece, quantity of available resources per piece of deadwood and bark thickness.

Importance of large snags

In our study, the number of standing dead trees influenced assemblages even more than large lying logs did. Nevertheless, it should be noted that the positive effect of large snag density on richness occurred only in montane forests (beech and spruce-fir). In our montane beech plots, the density of large snags favoured the number of

rare species. It has already been evidenced that large standing deadwood is a key deadwood type for saproxylic beetles in Scandinavian forests (Nilsson et al., 2001; Jonsell and Weslien, 2003), with a high number of characteristic species (Brunet and Isacsson, 2009, Bouget et al., 2012). Red-listed species are often associated to large diameter deadwood, but also to snags (Stokland et al., 2012). It should be underlined that snags often bear microhabitats which are less frequent on live trees (e.g. Larrieu and Cabanettes, 2012 for fir).

Importance of microhabitat density

Even though it is well known that several saproxylic species depend more on microhabitats in habitat trees than on deadwood (Alexander, 2002), the influence of microhabitat densities on saproxylic beetle assemblages is badly known (but see Winter and Moeller, 2008).

From our results, three microhabitats seem to play a pivotal role in beetle diversity. First, we found support for the important role cavity density plays in species richness in highland (beech and spruce-fir) and pine forests, but not in oakwoods. From our threshold analysis, we inferred that species richness in pine forests significantly increased as soon as the number of cavities in the neighbouring ha exceeded one unit. In highland beech forests, where cavities are less scarce, the breakpoint was far higher (21 cavity-bearing trees per ha). Cavity density also positively affected the abundance of rare species in lowland beech and spruce-fir forests. Tree cavities are actually complex microhabitats which may combine several elementary microhabitats according to their volume, their exposure, their height on the tree trunk (and their connection to the soil), their type of internal decay and wood mould (Stokland et al., 2012). The higher their density, the higher their probable diversity. Secondly, in accordance with previous studies (e.g. Komonen and Kouki, 2005), we found that the density of trees bearing fruiting bodies of lignicolous fungi affected species richness in spruce-fir forests, species composition in deciduous forests (beech and oak) and abundance and richness of rare species in lowland beech forests. Thirdly, the density of crown deadwood was a significant driver for species richness in lowland beech, for species composition in pine and mixed forests, and for rare species abundance in mixed forests. This perched deadwood, more frequent in the crown of some tree species (e.g. oak) than in others (e.g. beech), is a poorly studied component of forest deadwood (Bouget et al., 2011). Finally, even though sap runs are known to provide a very specific microhabitat for sap feeders and mycophagous beetles (Yoshimoto et al., 2005), their density was here a minor factor for beetle diversity.

In our results, microhabitat-bearing trees far better explained saproxylic beetle assemblages than large trees. The density of large trees, whether or not they contain microhabitats, does not seem to be a relevant indirect surrogate for saproxylic beetle richness (contrary to Grove, 2002). Tree diameter is actually an influencing factor for the frequency of cavities (Fan et al., 2003), the occurrence of certain rare microhabitats (Michel et al. 2011) and microhabitat number (Winter & Möller, 2008; Vuidot et al. 2011; Larrieu and Cabanettes, 2012) and density (Michel et al. 2011). Tree age may be a better driver for cavity occurrence (Ranius et al., 2009). Moreover, it would probably be more informative to define large trees using a variable diameter threshold according to the tree species and the soil fertility. Oak and beech trees grown on fertile soils often needs to be larger than 70cm in diameter to be considered as mega-trees, which simultaneously host heterogeneous microhabitats and reflect ecological continuity (Nilsson and Baranowski, 1994; Kolström et Lumatjärvi, 2000).

In addition to the individual contributions of specific deadwood or habitat tree features we explored in our study, their interaction effects (neighbouring or proximity effects) would be a promising field for future research.

2. The influence of deadwood and wildlife trees was affected by meso- and micro-climatic features

Our study confirms that canopy closure is an important attribute of the surrounding environment for saproxylic beetles (Stokland et al., 2012). Stand openness positively affected the species richness in lowland beech and oak forests. Canopy closure was also significantly structuring for species composition in lowland beech, oak and pine forests. These results were expected, as (i) numerous saproxylic beetle species live in sun-exposed dead wood (Lindhe et al., 2005) whereas others are known to prefer shady conditions (e.g. Brunet and Isacsson, 2009; Vodka et al., 2009), and (ii) open stands have generally shown higher species richness in northern nemoral (Ranius and Jansson, 2000; Brunet and Isacsson, 2009) and in temperate forests (Vodka et al., 2009; Hardersen et al., 2012).

This strong influence of openness on both species richness and composition could relate (i) to an ecological complementation effect: deadwood for larvae and nearby flowers for adults must both be present - the availability of flowers being a limiting factor; and/or (ii) to the micro-climatic effects of sun exposure on deadwood substrate quality (drier or moister, warmer or colder) or thermodynamic effects on the speed of insect development, which in turn influences habitat suitability.

It has been hypothesized that the effect of sun exposure is more structuring in northern boreal forests (Ranius et Jansson, 2000) than in temperate forests. We extended this mesoclimatic effect hypothesis to lowland versus montane contexts; sun exposure should be more structuring in montane than in lowland forests due to sharper microclimatic effects induced by openness in colder montane conditions. This expectation was invalidated by our results, since the effect of stand openness only occurred in lowlands, even though average stand openness was only slightly higher in lowland (18%) than in montane plots (11%) in our data.

It should nevertheless be remembered that effects on species richness resulting from the interaction between substrate availability and openness were found only in montane forests. The greater the openness, the higher the positive effect of cavity on richness in highland beech and spruce-fir plots (and the stronger the effect of fungus density in spruce-fir forests). In other words, in highland forests, more cavity-dwelling and fungivore beetle species select sun-exposed, drier tree cavities and fruiting bodies, respectively (e.g. Komonen and Kouki, 2005) than they do shaded ones (e.g. Jonsell et al., 2001). Despite a raw openness effect in oak plots, we did not find any evidence of an interaction effect between canopy closure and deadwood or microhabitat density for oak. Inversely, the analyses by Widerberg et al. (2012) revealed that increased openness around large oak trees increases species richness and abundance of oak-associated beetles.

When comparing lowland and montane beech plots, we did not reveal any consistent driver for species richness. The density of crown deadwood (on average higher in lowland than in highland beech plots) or cavity-bearing beech trees (on average higher in highland than in lowland plots) actually affected species richness only in lowland or montane forests, respectively. The density of large snags did influence both species richness and the number of rare species, but only in montane forests, although average density values were the same in lowland and highland plots (contrary to Christensen et al., 2005). In agreement with Brunet and Isacson (2010) who observed higher fungal activity in upland stands mainly due to higher precipitation, the density of polypore-bearing trees was higher in montane than in lowland beech forests. However, this parameter explained the abundance and richness of rare species in lowland plots only, where fungi were scarcer. These lowland/montane contrasts may be partly due to differences in deadwood profiles, resource scarcity and abiotic conditions in the two types of beech forests.

Perspectives

From rapid habitat assessment, structuring factors for the species richness and composition of saproxylic beetle populations in French temperate forests were identified (density of cavity- and fungus-bearing trees, snags, degree of openness). These key habitat features were nevertheless inconsistent over different types of temperate forests, and for rare species versus all species combined. No one variable robustly explained variations in species richness in the deciduous or conifer forest types.

To inspire relevant conservation measures, a rapid habitat assessment approach should be extended (i) to multi-taxonomic analyses, where other saproxylic groups (e.g. fungi) are included, and (ii) to forest types other than those explored in our study (e.g. highland larch and pine forests). More investigations could be led on mixed forests.

To improve our understanding of how key features can be used as surrogates for local biodiversity, further data should be explored.

First, more data on habitat-biodiversity relationships in naturally functioning forests is required to assess the surrogacy potential of our pre-defined key features. More reliable 'authenticity parameters' could be developed to evaluate 'biological diversity potential' rather than trying to determine precise surrogates for species richness itself (Dudley et al., 2005). Secondly, since saproxylic beetles are known to be affected by landscape structure (e.g. Okland et al., 1996), it would be useful to study how to aggregate local plot surveys, conducted at a 1-ha scale, into larger-scale parameters in order to analyze the effect of landscape-level habitat availability on local biodiversity. Thirdly, even though rapid habitat assessment only considers current habitat conditions, it would be informative to know if including data on the past continuity of the local deadwood supply strongly improves certain factors' explanatory power.

Our results point toward ecologically-relevant indirect biodiversity indicators which can be partly surveyed using field data from updated national forest inventories. These indicators can be identified in the field without heavy reliance on specialists, and they resonate with the public and policy makers (Dudley et al., 2005). Assessing structural elements such as openness or elements related to stand maturity such as large deadwood or microhabitats, is much easier than inventorying the species themselves, and would make it easier for forest stakeholders to track progress in sustainable forest management or to monitor protected areas.

Acknowledgements

This research was funded by the French Ministry in charge of the Ecology through the "Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques" (BGF) program (convention 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, n°CHORUS 2100 21 4 651). Part of this work was funded by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME), and European (FEDER) and French grants (Conseil Regional de Midi-Pyrenees). We are indebted to B. Nusillard, A. Lassauce, Y. Paillet, C. Moliard, G. Parmain (Irstea), T. Noblecourt, T. Barnouin, F. Soldati (ONF), H. Brustel, L. Valladares (EIP), J. Willm, L. Burnel (INRA) and all the local forest managers for their field and laboratory work, to F. Gosselin for helpful comments during the project and to Vicki Moore who reviewed the English manuscript.

References

- Alexander, K., 2002. The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland - a provisional annotated checklist. English Nature Research Reports, 467.
- Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*. 84, 511-525
- Bäuerle, H., Nothdurft, A., 2011. Spatial modeling of habitat trees based on line transect sampling and point pattern reconstruction. *Can. J. Forest Res.* 41, 4, 715-727
- Bouget, C., Brin, A., Brustel, H., 2011. Exploring the last biotic frontier: are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *For Ecol Manage.* 261, 2, 211-220
- Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X., Ricou, C., 2012. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv. Diver.* 5, 4, 264–278
- Bouget, C., Larrieu, L., Parmain, G., Nusillard, B., 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers. Conserv.*, in press
- Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Jactel, H., 2011. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *J. Insect Conserv.* 15, 5, 653-669
- Brunet, J., Isacson, G., 2009. Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *J. Insect Conserv.* 13, 515-528.
- Brunet, J., Isacson, G., 2010. A comparison of the saproxylic beetle fauna between lowland and upland beech forests in southern Sweden. *Ecol. Bull.* 53, 131–139

- Burnham, K. P., D. R. Anderson, Eds. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, second ed., Springer-Verlag, Berlin.
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ódor, P., Standovár, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For Ecol Manage.* 210, 267–282
- Dudley, N., Baldock, D., Nasi, R., Stolton, S., 2005. Measuring biodiversity and sustainable management in forests and agricultural landscapes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 360, 1454, 457-70.
- Elston, D. A., Moss, R., Boulinier, T., Arrowsmith, C., Lambin, X., 2001. Analysis of aggregation, a worked example: numbers of ticks on red grouse chicks. *Parasitol.* 122, 5, 563-569
- Fan, Z.F., Larsen, D.R., Shifley, S.R., Thompson, F.R., 2003. Estimating cavity tree abundance by stand age and basal area, Missouri, USA. *For. Ecol. Manage.* 179, 1-3, 231-242
- Grove, S.J., 2002a. Saproxylic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 1-23
- Grove, S.J., 2002b. Tree Basal Area and Dead Wood As Surrogate Indicators of Saproxylic Insect Faunal Integrity : A Case Study From the Australian Lowland Tropics. *Ecol. Indic.* 1, 3, 171-188
- Hardersen, S., Toni, I., Cornacchia, P., Curletti, G., Leo, P., Nardi, G., Penati, F., Piattella, E., Platia, G., 2012. Survey of selected beetle families in a floodplain remnant in northern Italy. *Bull. Insectol.* 65, 2, 199-207
- Harmon, M. E., 2001. Moving towards a new paradigm for dead wood management. *Ecol. Bull.* 49, 269-278
- Hodge S. J., Peterken G. F., 1998. Deadwood in British forests: priorities and a strategy. *Forestry.* 71, 99-112
- Hothorn, T., Hornik, K., Zeileis A., 2006. *Party: A Laboratory for Recursive Part(y)itioning*, <http://CRAN.R-project.org/>
- Jennings, S., Nussbaum, R., Judd, N., Evans, T., 2003. *The high conservation value forest toolkit (Three volumes)*. ProForest, Oxford
- Jonsell, M., Norlander, G. Ehnström, B., 2001. Substrate associations of insects breeding in fruiting bodies of wood decaying fungi. *Ecol. Bull.* 49, 173-194
- Jonsell, M., Weslien, J., 2003. Felled Or Standing Retained Wood - It Makes a Difference for Saproxylic Beetles. *For Ecol Manage.* 175, 1-3, 425-435.
- Kolström, M., Lumatjärvi, J., 2000. Saproxylic beetles on aspen in commercial forests: a simulation approach to species richness. *For Ecol Manage.* 126, 113–120

- Komonen, A., Kouki, J., 2005. Occurrence and abundance of fungus-dwelling beetles (Ciidae) in boreal forests and clearcuts: habitat associations at two spatial scales. *Anim. Biodivers. Conserv.* 28, 2, 137–147
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B.G., Lämås, T., Ståhl, G., 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Can. J. Forest Res.* 29, 178–186.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can. J. Forest Res.* 42, 1433-1445
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2012. Impact of sylviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in Montane Beech-Fir forests of the Pyrenees. *Eur. J. For. Res.* 131, 3, 773-786
- Larrieu, L., Gonin, P., 2008. L'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP) : une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Rev. Forest. Fr.* 6, 727-748
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., Fischer, J., 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 131, 3, 433-445
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conserv. Biol.* 14, 4, 941-950
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood - density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodivers. Conserv.* 14, 3033-3053
- Michel, A.K., Winter, S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *For Ecol Manage.* 257, 1453-1464
- Michel, A.K., Winter, S., Linde, A., 2011. The effect of tree dimension on the diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Can. J. Forest Res.* 41, 2, 300-308
- Nieto, A., Alexander, K.N.A., 2010. European Red List of Saproxylic Beetles, Publications Office of the European Union, Luxembourg
- Nilsson, S.G., Baranowski, R., 1994. Indicators of megatree continuity – Swedish distribution of click beetles (Coleoptera: Elateridae) dependent on hollow trees. *Ent. Tidskr.* 115, 81-97.
- Nilsson, S.G., Hedin, J., Niklasson, M., 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scand. J. For. Res. Suppl.* 3, 10-26

- Nilsson, S. G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J. M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G., Ranius, T., 2002. Densities of Large Living and Dead Trees in Old-Growth Temperate and Boreal Forests. *For Ecol Manage.* 161, 1-3, 189-204.
- Økland, B., Bakke, A., Hagvar, S., Kvamme, T., 1996. What Factors Influence the Diversity of Saproxyllic Beetles? a Multiscaled Study From a Spruce Forest in Southern Norway. *Biodivers. Conserv.* 5, 1, 75-100.
- Pinheiro, J.C., Bates, D., 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Statistics and Computing Series, Springer-Verlag, New York, NY
- Ranius, T., Jansson, N., 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxyllic beetles associated with old oaks. *Biol. Conserv.* 95, 85–94
- Ranius, T., Niklasson, M., Berg, N., 2009. Development of tree hollows in penduculate oak (*Quercus robur*). *For Ecol Manage.* 257, 303-310
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxyllic organisms : Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49, 11–41.
- Siitonen, J. Saaristo, L., 2000. Habitat requirements and conservation of *Phyto kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biol. Conserv.* 94, 211–220
- Sippola, A., 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
- Sollander, E., 2000. *European forest scorecards*. WWF International, Gland, Switzerland
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. *Biodiversity in deadwood*, Cambridge University Press, Cambridge
- Sverdrup-Thygeson, A., 2001. Can 'continuity indicator species' predict species richness or red-listed species of saproxyllic beetles? *Biodivers. Conserv.* 10, 815–832.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 1, 79-92
- Van Den Meersschaut, D., Vandekerckhove, K., 2000. Development of a stand-scale forest biodiversity index based on the state forest inventory, in: Hansen, M., Burk, T. (Eds), *Integrated tools for natural resources inventories in the 21st century*. Gen. Tech. Rep. NC-212, St. Paul, MN, U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, pp. 340-350.

- Venier, L., Mackey, B.G., 1997. A method for rapid, spatially explicit habitat assessment for forest songbirds. *J. Sustainable For.* 4, 99-118
- Vodka, S., Konvicka, M., Cizek, L., 2009. Habitat Preferences of Oak-Feeding Xylophagous Beetles in a Temperate Woodland: Implications for Forest History and Management. *J. Insect Conserv.* 13, 553-562.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol. Conserv.* 144, 1, 441-450
- Widerberg, M., Ranius, T., Drobyshch, I., Nilsson, U. Lindbladh, M., 2012. Increased openness around retained oaks increases species richness of saproxylic beetles. *Biodivers. Conserv.* 21, 3035-3059.
- Winter, S., Möller, G. C., 2008. Microhabitats in Lowland Beech Forests As Monitoring Tool for Nature Conservation. *For Ecol Manage.*, 255, 3-4, 1251-1261.
- Yoshimoto, J., Kakutani, T., Nishida, T., 2005. Influence of resource abundance on the structure of the insect community attracted to fermented tree sap. *Ecol. Res.* 20, 405-414

Figure captions

Fig. 1. Map of the 17 study sites in France (313 plots, 581 traps)

The plots (point numbers) were part of the following datasets (between brackets is the number of plots): 1: Auberive (24), 2: Ballons-Comtois (16), 3: TaillisA (6), 4: Chize (24), 5: Citeaux (12), 6: Combe Lavaux (8), 7 : Orleans (33), 8: Fontainebleau (25), 9: Mercantour (12), 10: Landes (19), 11: Orlu and Aston (18), 12: Rambouillet (60), 13: Tronçais (34), 14: Ventron (8), 15: VFP (27), 16 : Rebisclois (5), 17 : TaillisB (20)

Fig. 2. Relative marginal contribution to the non-spatial constrained inertia (variation in the response species-plot matrix) of explanatory stand features (deadwood, microhabitats, large trees, openness) from Canonical Analysis of Principal coordinates (CAP)

Variables: LSDW= Number/ha of large standing deadwood, LLDW= Number/ha of large lying deadwood, LT= Number/ha of large trees, dcav= Number/ha of cavity-bearing trees, dfun= Number/ha of fungus-bearing trees, dperdw= Number/ha of crown-deadwood-bearing trees, dsap= Number/ha of sap-run-bearing trees, open=open areas (%) in a 1-ha plot; ns = variables with non-significant marginal contribution

Table captions

Tab. 1 Sampling design of data compiled in this study, classified according to the main context variables: stand mixture, forest type and altitudinal level. Number of plots/traps (number of sites between brackets); for site number: see Fig. 1

Tab. 2. Description of stand features (deadwood, microhabitats, large trees, stand openness) explored in the study

Tab. 3 Environmental differences between the main forest types investigated in the study (mean +/- SE). Between-class comparisons were independently conducted in series (1) to (3).

Tab. 4 Multimodel-averaged estimates for stand features (deadwood, microhabitats, large trees, openness) determining the response of saproxylic beetle species richness (SRtot), of rare species abundance (ABrare) and richness (SRrare) (mixed-

effect models, with the forest as a random effect). Only significant responses (***) $p < 0.001$, ** $0.01 < p < 0.001$, * $0.05 < p < 0.01$) with a relative importance > 0.05 were displayed. Variables: LSDW= Number/ha of large standing deadwood, LLDW= Number/ha of large lying deadwood, Dcav= Number/ha of cavity-bearing trees, Dfun= Number/ha of fungus-bearing trees, Dperdw= Number/ha of crown-deadwood-bearing trees, open=open areas (%) in a 1-ha plot. The number/ha of large trees had no significant effect.

Figures

Figure 1

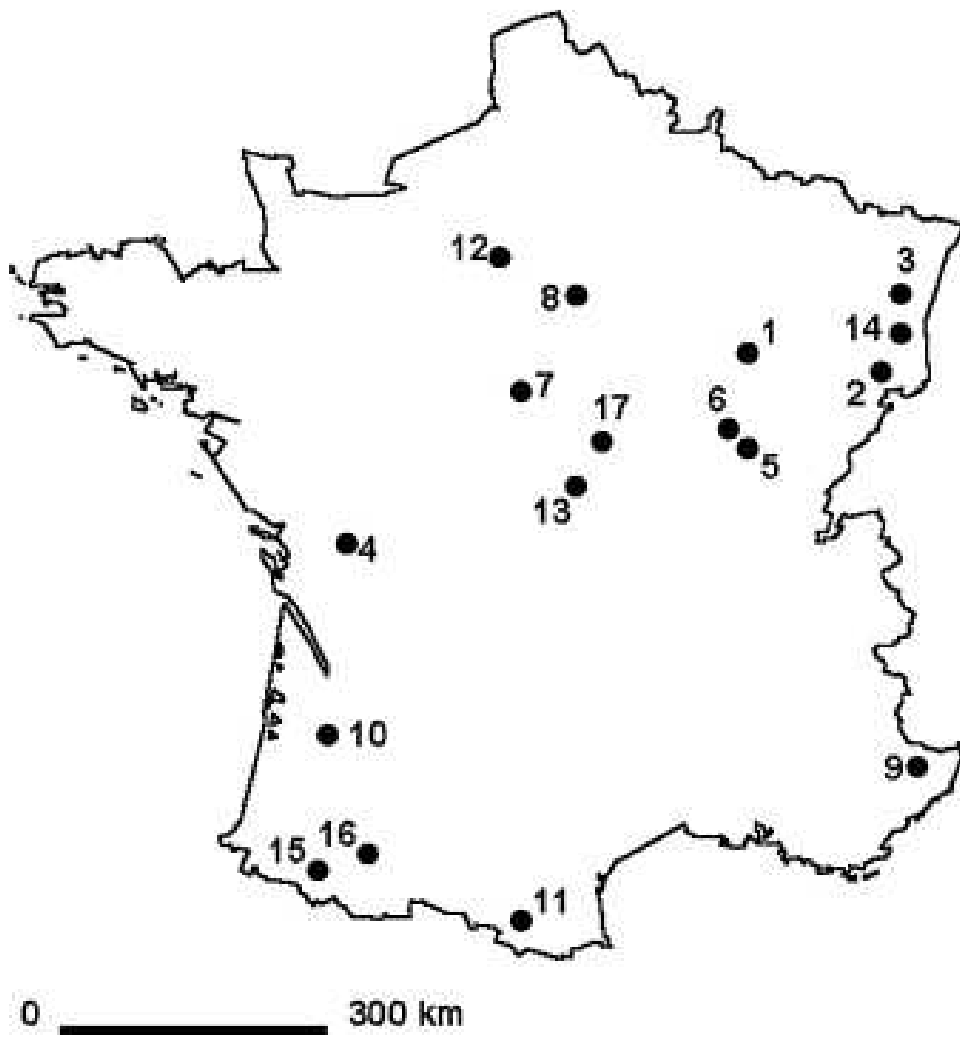
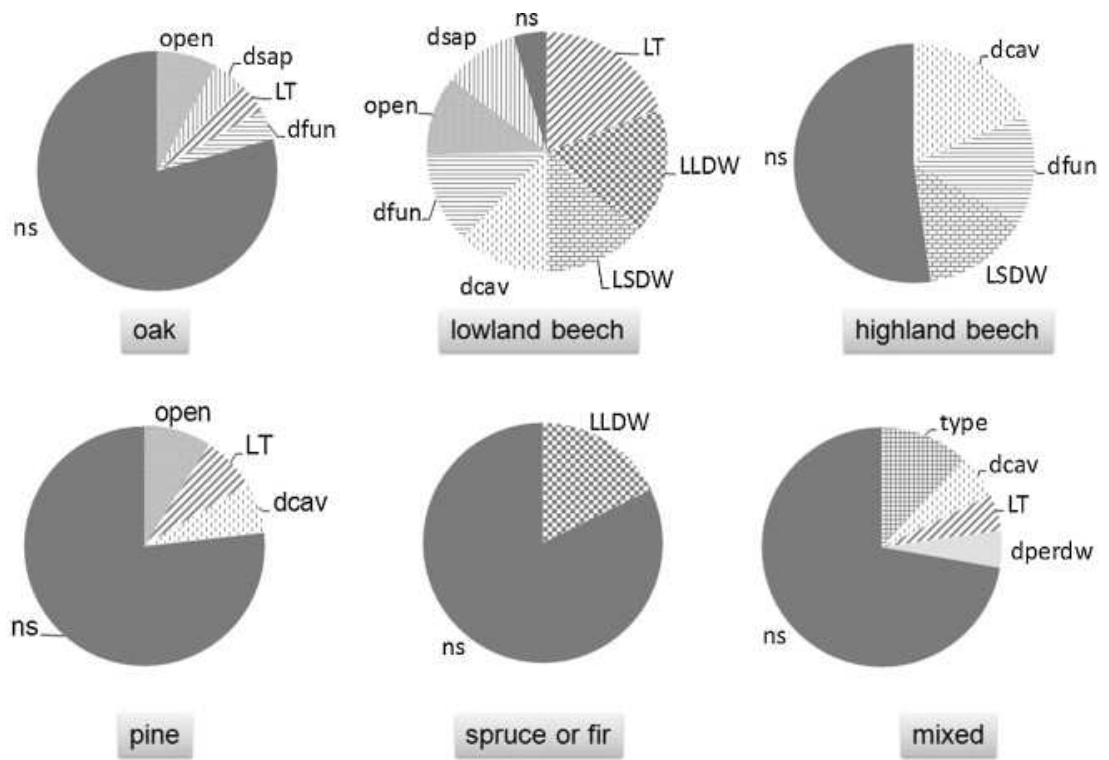


Figure 2



Tables

Tab. 1

Stand mixture	Forest type	highland	lowland	Managed	Unharvested	Total	Sites
Coniferous dominated	Fir or spruce	31/37			31/37	31 (2)	9, 15
	Pine	2/2	27/43	27/43	2/2	29 (3)	10, 7, 9
	Total	33/39	27/43	27/43	33/39	60 (4)	
Deciduous dominated	Beech	22/36	47/94	39/72	30/58	69 (9)	1, 4, 6, 8, 17, 13, 2, 11, 15
	Oak	2/5	137/271	117/232	22/44	139 (12)	1, 4, 5, 6, 8, 10, 7, 12, 3, 17, 13, 16
	Total	24/41	184/365	156/304	52/102	208 (15)	
Mixed (coniferous and deciduous)	Beech-fir	20/37	1/2	19/37	2/2	21 (3)	14, 11, 2
	Oak-pine	1/1	23/35	23/35	1/1	24 (5)	4, 8, 10, 7, 13
	Total	21/38	24/37	42/72	3/3	45 (8)	
Total		78/118	235/445	225/419	88/144	313 (17)	

Tab. 2

Variable	Abbreviation	Meaning	Mean +/- SE	range
Large deadwood	LSDW	Number/ha of large standing deadwood (diameter > 40cm)	2.91 +/- 0.23	0-26
	LLDW	Number/ha of large lying deadwood (diameter > 40cm)	5.74 +/- 0.52	0-57
Large trees	LT	Number/ha of large trees (dbh>67.5cm)	8.62 +/- 0.58	0-58
Microhabitats	Dcav	Number/ha of cavity-bearing trees: "empty" cavities with an entrance above 3 cm in width, woodpecker breeding and feeding holes, deep cavities formed between roots, cavities with mould with an entrance above 10 cm in width	7.86 +/- 0.55	0-161
	Dsap	Number/ha of sap-run-bearing trees: sap runs > 10 cm in length	0.37 +/- 0.05	0-9
	Dfun	Number/ha of fungus-bearing trees: fruiting bodies of tough or pulpy saproxylic fungi, >5cm in diameter	0.91 +/- 0.08	0-10
	Dperdw	Number/ha of crown-deadwood-bearing trees (large dead branches > 20 cm in diameter and > 1 m in length, crown deadwood volume > 20 % of the total crown wood volume)	5.69 +/- 0.56	0-37
Openness	open	Open areas (clearings, edges, areas with a well developed herb layer composed of flowering plants) (%)	16.43% +/- 1.61	0-100

Tab. 3

	LLDW	LSDW	LT	dcav	dsap	dfun	dperdw	open	
	(1) Oak	2.34+/- 0.199 ^a	1.19+/- 0.117 ^a	9.97+/- 0.668 ^b	5.70+/-0.261 ^b	0.36+/-0.046 ^b	0.98+/-0.077	8.16+/-0.436 ^b	14.72+/-1.666 ^b
Deciduous	(1) (3) Beech (lowland)	11.65+/- 1.715	3.98+/- 0.564	5.29+/- 0.796	7.06+/-0.507 ^a	0.27+/-0.050	1.06+/-0.162 ^a	5.69+/-0.740	5.96+/-1.081
	(3) Beech (highland)	6.88+/- 0.667	4.19+/- 0.613	5.88+/- 1.587	33.81+/-7.112 ^b	0.16+/-0.062	1.97+/-0.410 ^b	2.44+/-0.465	6.57+/-1.572
Coniferous	(2) Pine	0.62+/- 0.177 ^a	0.43+/- 0.167 ^a	0.70+/-0.368 ^a	0.90+/-0.368	0.16+/-0.078	0.11+/-0.055 ^a	1.39+/-0.447 ^a	52.03+/-6.950 ^a
	(2) Spruce-fir	19.92+/- 1.920 ^b	13.65+/- 1.157 ^b	16.76+/- 1.715 ^b	9.22+/-1.374	0.57+/-0.127	0.62+/-0.171 ^b	2.95+/-0.524 ^b	17.34+/-3.653 ^b
	Mixed	6.405 +/- 0.723 ^b	3.481 +/- 0.446 ^{a,b}	7.911 +/- 0.788 ^{a,b}	8.620 +/-0.932 ^c	0.456 +/-0.075 ^a	0.873 +/-0.176 ^b	2.785 +/-0.413 ^c	15.158 +/- 3.022 ^c

Tab. 4

Forest type	Deciduous			Coniferous		Mixed
	Oak	Lowland beech	Highland beech	Pine	Spruce or Fir	All
Large lying deadwood pieces	ABrare=0.149***				SRtot=0.151*	
Large standing deadwood pieces			SRtot=0.389*** SRrare=0.674*		SRtot=0.295***	
Number/ha Cavity-bearing trees		ABrare=1.205***	SRtot=0.741***	SRtot=0.332***	SRtot=0.149** ABrare=0.257*	
Fungus-bearing trees		ABrare=0.600*** SRrare=0.470*			SRtot=0.165**	
Crown-deadwood-bearing trees		SRtot=0.138**		ABrare=0.846**		ABrare=1.003***
Saprun-bearing trees		ABrare=1.242***	ABrare=1.524***			
% open areas	SRtot=0.171***	SRtot=0.086*				

In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests - Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B., Parmain, G., (2013), *Biodiversity and Conservation*, 22, 211-2130

In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests

Bouget, C.(1)*, Larrieu, L.(2), Nusillard, B.(1), Parmain, G.(1,3,4)

(1) National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), 'Forest ecosystems' Research Unit, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

christophe.bouget@irstea.fr, tel. 00-33-2-38-95-05-42, fax. 00-33-2-38-95-03-59

guilhem.parmain@irstea.fr

benoit.nusillard@irstea.fr

(2) INRA, INPT/ENSAT/EIPURPAN, UMR 1201 Dynafor, F-31326 Castanet-Tolosan, France and Centre Régional de la Propriété Forestière de Midi-Pyrénées, 7 chemin de la Lacade, F-31320 Auzeville Tolosane, France.

Laurent.Larrieu@toulouse.inra.fr

(3) National Laboratory of Forest Entomology, National Forest Office (ONF), 2 rue Charles Péguy, F-11500 Quillan, France

(4) National Museum of Natural History, Natural Patrimony Department, 36 rue Geoffroy St Hilaire, CP 41 75 231 PARIS CEDEX 05, France

* corresponding author

Abstract

Deadwood-associated species are increasingly targeted in forest biodiversity conservation. In order to improve structural biodiversity indicators and sustainable management guidelines, we need to elucidate ecological and anthropogenic drivers of saproxylic diversity. Herein we aim to disentangle the effects of local habitat attributes which presumably drive saproxylic beetle communities in temperate lowland deciduous forests.

We collected data on saproxylic beetles in 104 oak and 49 beech stands in seven French lowland forests and used deadwood, microhabitat and stand features (large trees, openness) as predictor variables to describe local forest conditions.

Deadwood diversity and stand openness were consistent key habitat features for species richness and composition in deciduous forests. Large downed deadwood volume was a significant predictor of beetle species richness in oak forests only. In addition, the density of cavity- and fungus-bearing trees had weak but significant effects.

We recommend that forest managers favor the local diversification of deadwood types, especially the number of combinations of deadwood positions and tree species, the retention of large downed deadwood and microhabitat-bearing trees in order to maximize the saproxylic beetle diversity at the stand scale in deciduous forests.

To improve our understanding of deadwood-biodiversity relationships, further research should be based on targeted surveys on species-microhabitat relationships and should investigate the role of landscape-scale deadwood resources and of historical gaps in continuity of key features availability at the local scale.

Key-words:

Microhabitat; Deadwood; Forest management; Biodiversity indicator; Oak; Beech

Introduction

Deadwood is a key component of forest ecosystems that is among the most severely affected by management in many landscapes (Fridman and Waldheim, 2000) and has become a focal conservation target in sustainable management. Since deadwood is one of the most species-rich components in forest ecosystems (Grove, 2002a), saproxylic species have become increasingly targeted in biodiversity conservation (Stokland et al., 2012). Deadwood has often been used as a structural indicator for naturalness and biodiversity and can provide information on the intensity of past human disturbances and degree of proximity to old-growth conditions (Larsson, 2001). To help define ecologically-meaningful saproxylic-friendly practices for forest managers, we need to unravel the relative importance of ecological and anthropogenic drivers on saproxylic diversity.

Multiple factors play pivotal roles in predicting both the number and distribution of saproxylic species. Species assemblage composition may result from (i) macro-ecological features (distribution area, climate), (ii) environmental characteristics at the landscape scale and at the local scale, (iii) historical events (past disruption of substrate availability, local extinctions) and (iv) species interactions (competition, predation, interactive succession) (Stokland et al., 2012). Forestry practices act at the stand and the landscape scales. Therefore the understanding of variables driving biodiversity at the stand scale seems important to improve ecological sustainability of forestry.

Beetles are an important functional (Cobb et al., 2010) and numerical (20% of all saproxylic species, just after the fungi; Stokland et al., 2004) component of saproxylic biodiversity. Since beetles belong to relatively well-known taxonomic groups, and since most species are highly sensitive to environmental changes, have specific habitat demands and can be trapped relatively easily, they are both logistically and ecologically suitable as response indicators (Siitonen, 2001).

At the local (stand) scale, habitat quality for saproxylic beetles is related to abiotic conditions (e.g. moisture and temperature conditions related to canopy closure) and available resources. Resources not only include deadwood substrates, but also more cryptic biological legacies such as microhabitats (e.g. cavities, crown deadwood), mostly found in large-diameter live trees (Larrieu and Cabanettes, 2012; Winter and Möller, 2008). Density and/or diversity of resources may underlie the resource-biodiversity relationship. Forest stands with a wider range of resources (resource range hypothesis) and/or a higher density of substrates (resource concentration hypothesis) may be able to support a larger number of species due to demographic, stochastic and dispersal processes affecting local population dynamics (Päivinen et al., 2003). Several studies have demonstrated a positive significant correlation

between the local amount of deadwood and saproxylic beetle species richness (see Grove, 2002a). Nevertheless, in a meta-analysis of available European data, Lassauce et al. (2011) found only a weak relationship between deadwood volume and species richness in temperate forests. Moreover, several studies have shown the diversity of deadwood types, rather than mere deadwood quantity, to be a critical environmental variable for saproxylic beetles (e.g. Brin et al., 2009; Stokland et al., 2004).

During the last few decades, research on saproxylic beetle habitat associations has been common in Scandinavia (Stokland et al., 2012), but has received less attention in central, western and southern Europe. By expanding this research to oak and beech forests, the two main deciduous forest types in Europe, we aimed to better understand the surrogacy patterns and environment-biodiversity relationships found there and to determine (i) relevant structural indicators of saproxylic beetle diversity and (ii) improved guidelines for sustainable forest management. We here mainly intended (i) to disentangle the effects of local habitat attributes (abiotic conditions, density or diversity of resources) which presumably drive saproxylic beetle communities in deciduous forests, and (ii) check whether key habitat features for saproxylic beetles are consistent over oak and beech forests.

Material and methods

Study areas

We collected environmental and entomological data using standardized protocols on 153 plots in seven lowland deciduous forests (Tab. 1), distant of several hundred kilometers from each other: one forest in western France (Chize), three in eastern France (Auberive, Citeaux, Combe-Lavaux), one in central France (Tronçais) and two in northern France (Rambouillet, Fontainebleau). Two forest types were distinguished - oak and beech - according to the dominant tree species in terms of basal area. All the beech stands were associated with oak stands in the vicinity. Highland beech forests have been studied in a companion study. Inside each forest, plots were distant of hundreds of meters from each other and half of the plots were located in protected forest reserves (except in the Rambouillet and the Tronçais forest, where only 20% and 10% were in reserve stands, respectively).

Beetle sampling and identification, species characterization

Flying saproxylic beetles were sampled with two cross-vane flight interception traps (Polytrap™) per plot, set about 20 m from each other, for a total number of 306 traps. The traps were suspended roughly 1.5 m above the ground. Active insects were collected from April to August, during one year only. The following saproxylic taxa

were not identified at the species level in at least one of the seven forests and therefore removed from the compiled dataset: Cryptophagidae, Ptiliidae, Staphylinidae incl. Scaphidiinae and Pselaphinae. For the other taxa, we characterized each species' degree of geographic rarity in France according to the FRISBEE database (Bouget et al. 2010) and distinguished common (abundant and/or widely distributed) and rare (not abundant and only locally distributed) species of conservation concern for specific analyses.

Live tree and deadwood measurements

Stands were surveyed to obtain estimates of wood volumes for live trees, snags, logs and stumps and the basal area of live trees. Each plot, centered in the middle of both traps, was approximately 0.3 ha in size. We used a combination of sampling methods: fixed-angle relascope or circular plots for live trees; circular plots for stumps, large snags and large logs; line intersect sampling for small logs. We took into account minimum diameters of 7.5 cm for live trees, snags and logs. Four variables were used to describe deadwood: tree species, diameter (6 classes from 5 to >70 cm), decay stage (9 classes created by crossing 3 classes of remaining bark cover and 3 classes of inner wood hardness assessed by "knife penetration test"; Larjavaara and Muller-Landau, 2010), and position (downed, standing, stump). An index of deadwood diversity was calculated as the number of observed deadwood types, i.e. the number of combinations of the above four variables (tree species*diameter class*decay class*position), as suggested by Siitonen et al. (2000). We also figured out a Shannon deadwood diversity index (Dodelin et al., 2004), accounting for the individual density (i.e. its number of pieces), and not only the occurrence, of each deadwood type. Based on these surveys, seven deadwood variables were considered for analysis (Tab. 1): (i) total volume, (ii) volume ratio, (iii) number of deadwood types, (iv) volume of standing deadwood, (v) volume of large standing deadwood (>40 cm in mid-diameter), (vi) volume of downed deadwood, (vii) volume of large downed deadwood (>40 cm in mid-diameter).

The basal area of very large and largest live trees was calculated for each 0.3-ha plot. The thresholds defining large trees were given by Grove (2002b), Larrieu and Cabanettes (2012) and Nilsson et al. (2002).

Very large live trees ($67.5 < dbh \leq 87.5$ cm) and tree microhabitats were inventoried during leaf-out in 1-ha circular plots centered around the two traps. We recorded seven microhabitat types borne by live trees: (i) "empty" cavities, (ii) cavities with mould, (iii) fruiting bodies of saproxylic fungi, (iv) sap runs, (v) dead branches, (vi) tree crown deadwood, (vii) missing bark (i.e. hard patches of wood with no bark > 600 cm²). Microhabitats other than crown deadwood were only recorded when visible on

the trunk beneath and within the tree crown. Trees with more than one microhabitat of the same type were counted only once, but trees bearing more than one microhabitat type were counted once for each microhabitat type. The total density of microhabitat-bearing trees, the number of microhabitat types and the individual densities of four microhabitat types (i) “empty” and mould cavities, (ii) sporocarps of saproxylic fungi, (iii) dead branches and tree crown deadwood and (iv) sap runs) were considered for analysis. Stand openness was defined as the total proportion of open areas in a 1-ha plot.

Data analysis

We used deadwood, microhabitat and stand features as predictor variables to describe forest conditions (Tab. 1), and species richness of *rare* and *common* species and species composition (incl. singletons) as response variables to describe beetle assemblages. All analyses were conducted on oak and beech datasets with R software v. 2.12.0. Since the same set of environmental variables measured within the 0.3- and 1-ha plots was used for both traps in the same plot, the catches of these two traps were combined prior to analyses carried out at the *plot* level.

To rank the effects of environmental variables on variations in species composition, we performed a Canonical Analysis of Principal Coordinates (*vegan* R-package, CAP, Anderson and Willis 2003). From Jaccard distance matrices, we carried out inertia partitioning on all explanatory environmental variables, since co-linearity among predictor variables is not considered to be a problem in CAP (Anderson and Willis 2003). We calculated total constrained inertia, the constrained inertia which was not explained by spatial factors only (NSCI), the total (intrinsic + co-explained) inertia explained by each variable (after partialling out the geographical “*forest*” effect), the marginal (intrinsic) inertia explained by each variable (with all other variables partialled out before analysis), the latter’s statistical significance by means of permutation tests (100 runs), and the relative contribution of each variable to NSCI.

We assessed the multi-model-averaged estimates (Burnham and Anderson 2002) determining the response of species richness to stand features. The most parsimonious model had the lowest Akaike information criterion (AICc, Burnham and Anderson 2002). For each response variable, we generated the null model and models with all the valid combinations of two explanatory variables. We calculated the differences in the AICc scores between each model and the best model (ΔAICc) as well as the Akaike weights for each model. All models with $\Delta\text{AICc} < 2$ were used in order to figure out the model-averaged estimates weighted by the model weights. Only significant variables ($p < 0.05$ across all the models) were selected; their relative contribution, i.e. their weight of evidence across all the models, was indicated (*lme4*,

MuMIn, *arm* R-packages). Since co-linearity among predictor variables may lead to unreliable parameter estimates, we conducted the strategy suggested by Zuur et al. (2010) for addressing the multicollinearity problem before model averaging. We sequentially dropped the covariate with the highest variance inflation factor (VIF), then recalculated the VIF and repeated this process until all VIFs were below a pre-selected threshold (Zuur et al. (2010) suggest a cutoff of 3). The VIF represents the proportion of variance in one predictor explained by all the other predictors in the model ; a VIF = 1 indicates no co-linearity, whereas increasingly higher values suggest increasing multicollinearity. We used the “vif.mer” function (Frank 2011) to calculate VIFs for linear mixed effects models built using the *lmer* function in the “lme4” package (Tab. 2). Since the relationship between species richness and deadwood volumes is better described by semi-log models (Martikainen et al., 2000), we used (log x+1) transformed values for deadwood volumes. The effect on species richness of local deadwood diversity assessed by the simple index (number of deadwood types) or the Shannon index (Shannon diversity index of deadwood types, taking the local density of each deadwood type into account, using its number of pieces) was compared using AICc values of each mixed model (with forest as a random factor).

Significant relationships in generalized linear models were searched for breakpoints in species accumulation rates. Estimates of breakpoints were calculated by recursive partitioning by means of maximally selected two-sample statistics (Hothorn et al., 2006). Only primary and significant ($p < 0.001$) breakpoints are reported here. Based on 5,000 bootstrap samples, 80% confidence intervals (to define ranges more tightly than 95% CI) were calculated for all breakpoints (*party* and *boot* R-packages). In comparison with other models used in the study, this method does not allow to take the spatial structure of the data (at least forest location) into account.

The diversity effect was partitioned into its four basic dimensions included in the deadwood diversity index (diameter class, decay class, tree species, position). We analysed whether any of these dimensions have an outstanding importance on species richness, by comparing AICc values of linear mixed models (with forest as a random factor) including all combinations of the 4 deadwood dimensions.

The response to stand openness of the abundance of selected beetle species (caught in more than 10 individuals occurring in more than 10% samples) was analyzed using a Generalized Linear Mixed Model with a Poisson error distribution, and “forest” as a spatial random effect (*lmer* function in *lme4* R-package).

RESULTS

Overall, the compiled dataset included 99 383 individuals and 478 saproxylic beetle species, among which 377 common, 70 rare (15% of the total number) and 31

undefined species were recorded. On average per plot, rare species represented about 6% of all species and 6% of all individuals. The mean numbers of common and rare species per plot were greater in the oak than in the beech plots (49.7+/-1.7 vs 38.1+/-1.9 and 3.5+/-0.2 vs 1.9+/-0.1, respectively). Significant differences in several explanatory stand features were measured between oak and beech plots (Tab. 1).

Response of species composition to stand features

Many factors were used to describe the saproxylic environment (deadwood, microhabitats, large trees, stand openness) in order to identify the main local factors driving saproxylic beetle diversity. In oak and beech data, environmental and spatial factors respectively accounted for 45% and 52% of variation in species composition. 31% and 23% of the constrained inertia was explained by the intrinsic site effect in oak and beech data.

In oak and beech forests, the openness, the microhabitat diversity, the deadwood diversity and the basal area of very large trees made significant total contributions (marginal and joined) to inertia (Tab. 3). In the oak forests, microhabitat density also provided a significant total contribution. In the beech forests, significant total contributions were also provided by all the other deadwood descriptors (total volume, ratio, volumes of standing, large standing, downed, large downed deadwood), the density of very large trees at the 1-ha scale and the basal area of the largest trees. In oak, two environmental variables (deadwood diversity and stand openness) had a significant marginal contribution to inertia but only explained 3.5 and 3.9% of the non-spatial constrained inertia, respectively. In beech data, although a larger proportion of the inertia was explained by the environmental predictors than in oak data, none of the tested environmental predictors made a significant intrinsic contribution to inertia. In beech and oak forests, the density of cavity-, fungus-, deadwood-, sap-run-bearing trees did not explain variations in species composition.

Response of species richness to stand features

From multi-model averaged estimates (Tab. 4), the stand openness was the main predictor of richness of common beetle species in oak and beech plots. The deadwood diversity and the density of fungus-bearing trees had the highest positive impacts on rare species richness in oak and beech forests, respectively. The more open the forest and the higher the local number of deadwood types, the higher the number of common species per plot in beech and oak forests, and the number of rare species in oak stands. In oak stands, the number of common species also significantly increased with the volume of all downed deadwood (the second best predictor after openness), and to a lesser extent, with the volume of large downed deadwood, and with the density of

fungus- and cavity-bearing trees. Overall, the influential stand features were only partially identical for rare and common species. The influence of the total volume of deadwood on the number of species was not tested, since it was collinear with other predictors in the model (Tab. 2).

Above the identified deflation breakpoints for significant variables, the number of species per plot kept on increasing, but more slowly. The rate of increase in rare species richness slightly slows down after the value of 1 fungus-bearing tree per ha in beech forests, and after the value of 29 deadwood types in the surrounding 0.3 ha in oak forests. The accumulation rate of common species slows down after a 17% openness in oak stands and a 2% openness in beech stands. In oak forests, the number of common species increased more slowly after the values of 11 deadwood types in the surrounding 0.3 ha, 1 fungus-bearing tree per ha, 46 m³ of downed deadwood per ha.

In both beech and oak plots, the effect of deadwood diversity on species richness was partitioned into its four basic dimensions (diameter, tree species, decay, position [i.e. downed, standing or stump]). We did not measure any sharp contrasts between AICc values of linear mixed models including all combinations of the 4 deadwood dimensions for common and rare species (Fig. 1). The full model was never the most parsimonious model. The best model included (i) the number of combinations between positions and tree species, and to a lesser extent simply the diversity of deadwood positions ($\Delta\text{AICc}=1$) for rare and common species in beech forests, (ii) the diversity of tree species, and to a lesser extent of diameter classes $\Delta\text{AICc}=2$) for rare species and (iii) the number of combinations crossing tree species, diameter and decay stages for common beetle species in oak forests. Although the most structuring deadwood dimensions for species richness were not strictly consistent between oak and beech, and between common and rare species, the number of tree species was generally outstanding (Fig. 1).

Both deadwood diversity indices, the simple number and the Shannon diversity index of deadwood types, were similarly correlated to the deadwood volume (Spearman $\rho=0.48$ for the simple index, $\rho=0.49$ for the Shannon index). In both beech and oak data, the explanatory power of the Shannon model was only slightly better than the simple model ($\Delta\text{AICc}=4$).

Response of individual species to openness

30% and 36% of tested species (102 species in beech stands, 189 species in oak stands) had a significant response to openness in beech and oak data, respectively (Tab. 5). In both beech and oak data, 77% of the significant species responses related to open-preferring species, and only 23% to shade-preferring taxa (whose abundance decreased with increasing stand openness). Among open-preferring species, 30% species were known to have flower-visiting adults. Contrarily, we did not find any known flower-visiting species among shade-preferring taxa. Only a few species displayed contrasting responses to openness in oak and beech data (Tab. 5)

DISCUSSION

1. Local ecological drivers of saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests

Stand openness, a key feature

To summarize, among the diverse features describing local forest conditions for saproxylic beetles, both deadwood diversity and stand openness were consistent key habitat features for species richness and composition in oak and beech forests. The more open the deciduous forest, the higher the number of common species per plot in beech and oak forests, and the number of rare species in oak stands. Variations in species composition were mainly determined by the openness and the deadwood diversity in the oak plots, by site and large tree predictors in the beech plots. Moreover, a high proportion of the tested species displayed a significant response to openness (30% and 36% in beech and oak data, respectively). Our study confirms that canopy closure is clearly an outstanding attribute of the surrounding environment for saproxylic (even rare) beetles (Stokland et al., 2012). We here observed the same high proportion (77%) of open-preferring species among significant species responses in oak and beech forests. This strong influence of openness on both species richness and composition could relate (i) to an ecological complementation effect, between neighboring deadwood for larvae and flowers for adults, (ii) to microclimatic effects on sun-exposed substrates (and therefore habitat suitability of deadwood, fungi and other microhabitats on trees), as demonstrated in temperate forests by Vodka et al., (2009), and (iii) to thermodynamic effects on beetle activity, with more flying-active species in open and sun-exposed environments. Concerning the first point, we respectively detected 30% and 0% flower-visiting species among open- and shade-preferring taxa. Our analyses also indicated that the accumulation rate of common species slows down after a 17% openness in oak stands and a 2% openness in beech stands. Contrary to what we had expected, we did not observe humpback curves with two breakpoints, i.e. a decrease in richness after a second breakpoint due to the

disappearance of species in extreme sun-, wind- and light-exposed substrates. The potential influence of a trappability bias (window-flight traps may be more efficient in open areas) has not been elucidated (Widerberg et al., 2012).

Density and diversity of deadwood

Overall, deadwood diversity was actually a more consistent predictor of species richness than deadwood ratio and downed or standing deadwood volumes. Its collinearity with the total deadwood volume (Spearman correlation=0.49) prevents from disentangling their relative effects. The deadwood diversity significantly affected the species richness in beech and oak forests (as well as the species composition in oak forests). In other words, the higher the local number of deadwood types, the higher the number of common species per plot, and the number of rare species in oak stands. Our overall results confirm that the diversity of deadwood substrates plays an outstanding role in saproxylic diversity, as several previous studies have shown (e.g. Brin et al., 2009, Økland et al., 1996, Stokland et al., 2004). A wider range of resources (i.e. more various types of resource present in exploitable amounts) hosts more specialists and as many generalist species. Among the 4 dimensions describing deadwood diversity (position, decay, diameter, tree species), the local number of (deciduous) tree species was a key element for species richness.

The deadwood ratio (the proportion of deadwood in total local wood volume, alive and dead), accounting for the wide natural variability in deadwood amounts over space and time due to the productivity of the forest and stand dynamics (Siitonen, 2001), did not better fit the relationship between deadwood amount and species richness than absolute deadwood volume.

Some studies have pointed out that the decline in deadwood quantity due to commercial forestry is stronger for some deadwood types, mainly snags and large logs (Sippola et al., 1998). These two components are therefore particularly at risk in managed forests. It has already been shown that oak and beech snags (Bouget et al., 2012; Brunet and Isacson, 2009) and large logs (Brin et al., 2011; Økland et al., 1996) are key deadwood types for saproxylic beetles. In our study, the volumes of downed and standing deadwood did not provide significant intrinsic contributions to assemblage composition in oak and beech plots. The best models of species richness in lowland forests never included the standing deadwood. However, it should be noted that, in a companion study (Bouget et al., in prep.), the density of large standing deadwood was the second predictor of species richness in highland beech forests. Deadwood drivers clearly depend on the forest context.

In oak stands, the number of common species also significantly increased with the volume of all downed deadwood (the second best predictor after openness), and to a lesser extent, with the volume of large downed deadwood, both being even more

influential than the deadwood diversity. Large deadwood volume did not affect the number of rare species, even though certain rare species are known to be sensitive to large log volume (Siitonen and Saaristo, 2000). Possibly the threshold we set for large deadwood (>40 cm), given for boreal forests by Nilsson et al. (2002), was too low to reflect ecological processes or should be modified for temperate contexts. Possibly species depending on large logs might be simply missing in managed forests due to the scarcity of large deadwood pieces.

Tree microhabitats as key resources?

In addition to canopy closure and deadwood resources; microhabitat features, as newly studied features, had weak but significant effects. The number of common species in oak stands and rare species in beech forests significantly increased with the density of fungus-bearing trees. Moreover the density of cavity-bearing trees had a slight positive impact on the common species richness in oak stands. However, in beech and oak forests, the density of cavity-, fungus-, deadwood-, sap-run-bearing trees did not explain variations in species composition. The role of tree microhabitats for saproxylic assemblages remains insufficiently understood (Winter and Möller, 2008). Several saproxylic beetle species are known to be associated to cavities and tree holes (Ranius, 2002), to sap runs (Yoshimoto et al., 2005), to crown deadwood (Bouget et al., 2011) and lignicolous fungi (Jonsell and Nordlander, 2002). Microhabitats borne by live trees can occur in forests with a low total amount of deadwood. In our data, the density and diversity of microhabitats on trees and deadwood were not correlated.

Grove (2002b), Nilsson et al. (2002) and Ranius (2002) all suggested that the density of large trees could be important for certain saproxylic beetle species, since the presence of such trees reflects both habitat continuity and microhabitat supply. In our dataset, the density of large trees actually only correlated to the density of deadwood-bearing trees, but not to the density of cavity-, of fungus- and of sap-run-bearing trees. In our results, the density or basal area of large or very large trees did not explain local species richness either at a 0.3 ha scale or at a 1-ha scale. Nevertheless, variations in species composition were co-determined by site and large tree predictors in the beech plots.

The weak relationships observed between microhabitats and beetle fauna may be attributed to deficiencies (i) in beetle sampling and/or (ii) in the microhabitat surveys, and (iii) to the strong co-linearity among microhabitat variables in the modeled data. In beech data multiple joint effects between close variables or between environmental and spatial variables, made it difficult to decipher influences. In interpreting the results, we consequently should bear in mind that the present samples enable to reveal only

strong effects. First, our beetle dataset is based on two window-flight traps per plot, set up during 1 year only. However, it has been demonstrated that the number of species detected at the plot level could be deeply increased by year or trap replication (Parmain et al., in press). Since the sampled assemblage may be poorly representative of the local fauna, it may weaken the analysis of the species-environment relationships. Moreover, it should be underlined that freely hanging window-flight traps are meant to catch active flying beetle species, and that (mostly rare) microhabitat-specialists, e.g. cavity-specialists, are only occasionally caught in these traps, unless a large sample size is set up. To study these groups, special kinds of targeted surveys or trapping methods are needed (Ranius and Jansson 2002). Our conclusions regarding rare species should be considered cautiously, since it is well known that (i) representative local catches of rare species require repeated sampling efforts (Martikainen and Kaila, 2004), and (ii) rare species dependent on higher amounts of deadwood are difficult to model due to their low abundance in trap catches. Secondly, except for crown deadwood, the microhabitats were only measured on trunks and on live trees. The real density of cavities was probably underestimated, especially for oak with frequently-occurring cavities on large low branches within the tree crown. The density of lignicolous fungi, used as a proxy for fungal resources, was also undoubtedly underestimated since only large fruiting bodies were surveyed and one fungus at most was recorded per tree in the protocol. Moreover, the leaf cover may have hindered observations of microhabitats on the trunk; this could also have contributed to an underestimation of their number. The relationships between saproxylic and microhabitat diversity therefore require further investigations though such tree microhabitat surveys may be costly.

2. Perspectives

Perspectives for bio-indicator validation

Deadwood has become a centerpiece for forest monitoring in Europe. Since assessing stand structural elements is much faster and easier than inventorying species, deadwood is being widely used to indicate the conservation value of forests (Noss, 1999). More precisely, deadwood volume is considered to be an important indicator of forest biodiversity (Larsson, 2001) and, as such, has been selected by the European Environmental Agency as an assessment criterion for sustainable forest management practices (EEA, 2007). However, a validation of deadwood indicators at a wide geographical scale is still lacking (Stokland et al., 2004). Large downed deadwood volume was a significant predictor of beetle species richness in oak forests only. Deadwood diversity provided more consistent predictive models of the local number of saproxylic beetle species than volume variables in deciduous forests. In coniferous

forests, deadwood diversity has also proven to be a better predictor of species richness than volume (pine: Brin et al, 2009, fir and spruce: Bouget, pers. com.). Using diversity variables can reduce the time spent sampling deadwood since presence/absence data from each type category is sufficient (Brin et al., 2009). Other studies have demonstrated that deadwood diversity is an efficient surrogate for many forest-dwelling species presence, including taxa that are not directly dependent on deadwood (e.g. Fritz et al., 2008). Finally, when we combined deadwood diversity and microhabitat diversity (i.e. the number of both deadwood and microhabitat types) in a single additive index, there was only a negligible increase in explanatory power on beetle species richness, compared with deadwood diversity alone (from $R^2=0.33$ to $R^2=0.34$ in all deciduous plots). The validation of ecologically-relevant indirect biodiversity indicators which are easy to survey based on data from national forest inventories, would require further large-scale and multi-taxonomic analyses. These features will also serve as criteria for more effective selection of conservation areas.

Implications for forestry

Substantial evidence exists that commercial forestry has a negative impact on deadwood quantity (Fridman and Waldheim, 2000). Several studies have reported that the diversity of deadwood substrates is also altered by forestry (e.g. Ekbom et al. 2006). We found that deadwood diversity is a consistent key factor for saproxylic beetle diversity; we therefore suggest that forest managers favor the local diversification of deadwood types rather than any given target volume (but see below in oak forests). From our analyses, deadwood positions and tree species were key dimensions for the effect of deadwood diversity on species richness; overall, the number of tree species was outstanding. In managed forests, forestry is known to induce (i) a depleted local diversity of tree species in deadwood, due to the counter-selection of many native tree species that are not considered economically valuable, and (ii) a decreased local diversity of deadwood positions, mainly due to the elimination of standing deadwood, perceived as a safety hazard (Bishop et al., 2009). It therefore seems relevant to increase the number of combinations of positions and tree species (except introduced exotic species) to favour the local species richness of saproxylic beetles. Moreover, further ecological studies should pay more attention to mixed coniferous-deciduous forests.

Our statistical breakpoints of deadwood or microhabitat values in the accumulation rate of species can not be translated into management targets as ecologically meaningful aggregation of true species extinction thresholds. It should however be borne in mind that threshold analyses did not consider the spatial structure of the data, despite the importance of site effects. Nonetheless, they may inspire cost-effective

management guidelines. For instance, the efforts to retain just 1 fungus-bearing tree per ha would significantly increase beetle species richness and would be cost-effective. In our data, the strongest increase in rare species richness in beech forests and in common species in oak forests indeed occurred from 0 to 1 fungus-bearing tree per ha. The rate of increase in species richness actually slightly slows down beyond the value of 1 tree per ha. In oak forests, an effort of downed deadwood restoration up to the target of 50m³ per ha would be efficient from an ecological perspective (though a bit costly in terms of forestry benefits), since the number of common species increased more slowly with deadwood volume beyond the value of 46 m³ per ha. Nevertheless, it should be made clear that such quantitative deadwood targets would not meet the needs of all species; deadwood-dependent species are extremely numerous, and their deadwood requirements are species-specific (Müller and Butler, 2010). Finally, since stand openness strongly affected species composition, deadwood and microhabitats should be managed both under closed-canopy and open conditions (Vodka et al., 2009).

Perspectives for further approaches

One shortcoming of most of the empirical studies on saproxylic organisms is that they are typically conducted at a single, relatively small spatial scale. However, the probability of occurrence of saproxylic beetles is known to increase with the amount of dispersal sources in the surrounding landscape (e.g. Gibb et al., 2006). Moreover, habitat distribution may be more important than habitat quality in fragmented forest areas (Brunet and Isacson, 2009) like the temperate forests in Western Europe. One explanation for the lack of clear results on the relationship between deadwood or microhabitat density and biodiversity may be that resources have not been measured over an area large enough to reflect deterministic influences on local beetle assemblages, especially for aerially dispersing beetle species (Bishop et al., 2009). To date, only a few studies have shown the positive effects of deadwood volume on local saproxylic beetle species richness (Franc et al., 2007; Gibb et al., 2006; Økland et al., 1996) or deadwood-rich stands (Franc et al., 2007) in the surrounding landscape (from 100 m to 1 km). Considering the effects of regional deadwood on local assemblages might make a better spatial match between inventories and ecological processes (Turner and Tjørve, 2005). Even if stand specific deadwood thresholds supply some information about the local richness and abundance of a species group, landscape-level deadwood thresholds would be necessary when considering the viability of meta-populations (Ranius and Fahrig, 2006).

Local assemblages may also be considerably affected by delayed effects of past gaps in the continuity of the local deadwood supply, continuity which is critical for species

long-term persistence (Jonsell and Nordlander, 2002). Including more data about the history of deadwood availability would improve the explanatory power of assembly rules in saproxylic communities.

Acknowledgements

We are grateful to Y. Paillet, A. Lassauce, C. Moliard (Irstea), T. Noblecourt, T. Barnouin, F. Soldati (ONF), N. Debaive (RNF), J. Willm, L. Burnel (INRA) and all the local forest managers for their field and laboratory work, and to F. Gosselin for helpful comments during the project, and Vicki Moore who checked the English language, and two anonymous reviewers whose detailed comments deeply improved our manuscript. This research was funded by the French Ministry in Charge of the Ecology through the BGF program (convention RESINE CVOJ000150, convention 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, n°CHORUS 2100214651) and the National Forestry Board (ONF-Cemagref convention, Action 5, 2008). Part of this work was funded by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME).

References

- Anderson MJ, Willis TJ (2003) Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84: 511-525.
- Bishop DJ, Majka CG, Bondrup-Nielsen S, Peck SB (2009) Deadwood and saproxylic beetle diversity in naturally disturbed and managed spruce forests in Nova Scotia. *Zookeys* 22: 309-340.
- Bouget C, Brustel H, Zagatti P, Noblecourt T, 2010. The French information system on saproxylic beetle ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. <http://frisbee.nogent.cemagref.fr/index.php/en/> Accessed 15 January 2013
- Bouget C, Brin A, Brustel H (2011) Exploring the last biotic frontier: are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecol Manag* 261: 211-220.
- Bouget C, Nusillard B, Pineau X, Ricou C (2012) Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv Diver* 5: 264-278.
- Brin A, Bouget C, Brustel H, Jactel H (2011) Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *J Insect Conserv* 15: 653-669.
- Brin A, Brustel H, Jactel H (2009) Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in maritime pine plantations. *Ann For Sci* 66: 1-11.

- Brunet J, Isacson G (2009) Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *J Insect Conserv* 13: 515-528.
- Burnham KP Anderson DR (eds) (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Berlin.
- Cobb TP; Hannam KD; Kishchuk BE, Langor DW, Quideau SA, Spence JR (2009) Wood-feeding beetles and soil nutrient cycling in burned forests: implications of post-fire salvage logging. *Agr Forest Entomol* 12(1): 9-18.
- Dodelin B, André J, Wlérick L, Lempérière G (2004) Le bois mort en forêt de montagne (Alpes françaises). *R. F. F.* 66: 507-518.
- EEA (2007) Halting the loss of biodiversity by 2010: proposal for a first set of indicators to monitor progress in Europe. Luxembourg: European Environment Agency, 186 p. ISBN 978-92-9167-931-7
- Ekbom B, Schroeder LM, Larsson S (2006) Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden. *Forest Ecol Manag* 221: 2-12.
- Franc N, Gotmark F, Okland B, Norden B, Paltto H (2007) Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biol Conserv* 135: 86-98.
- Frank AF (2011) R-hacks / mer-utils.R. <https://github.com/aufrank/R-hacks/blob/master/mer-utils.R>. Accessed 15 January 2013
- Fridman J, Walheim, M (2000) Amount, structure and dynamics of deadwood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecol Manag* 131: 23-36.
- Fritz O, Gustafsson L, Larsson K (2008) Does forest continuity matter in conservation? A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biol Conserv* 141: 655-668.
- Gibb H, Hjältén J, Ball JP, Atlegrim O, Pettersson RB, Hilszczanski J, Johansson T, Danell K (2006) Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography* 29: 1-14.
- Grove SJ (2002a) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annu Rev Ecol Syst.* 33: 1-23.
- Grove SJ (2002b) Tree basal area and deadwood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. *Ecol Indic* 1: 171-188.
- Hothorn T, Hornik K, Zeileis A (2006) Party: a laboratory for recursive part(y)itioning (2006) <http://CRAN.R-project.org/> Accessed 20 August 2012

Jonsell M, Nordlander G (2002) Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of deadwood. *Forest Ecol Manag* 157: 101-118.

Larjavaara M, Muller-Landau HC (2010) Comparison of decay classification, knife test and two penetrometers for estimating wood density of coarse woody debris. *Can J Forest Res* 40: 2313-2321.

Larrieu L, Cabanettes A (2012) Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can J Forest Res* 42: 1433-1445.

Larsson TB (Ed) (2001) Biodiversity evaluation tools for European forests. *Ecol Bull* 50: 1-240.

Lassauce A, Paillet Y, Jactel H, Bouget C (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol Indic* 11: 1027-1039.

Martikainen P, Kaila L (2004) Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10 year monitoring study. *Biol Conserv* 120: 171-181.

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.

Müller J, Büttler R (2010) A review of habitat thresholds for deadwood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur J For Res* 129: 981-992.

Nilsson SG, Niklasson M, Hedin J, Aronsson G, Gutowski JM, Linder P, Ljungberg H, Mikusinski G, Ranius T (2002). Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecol Manag* 161: 189-204.

Noss RF (1999) Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *Forest Ecol Manag* 115: 135-146.

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. *Biodiv Conserv* 5: 75-100.

Päivinen J, Ahlroth P, Kaitala V, Suhonen J (2003) Species richness and regional distribution of myrmecophilous beetles. *Oecologia* 134: 587-595.

Parmain G, Dufrene M, Brin A, Bouget C (in press) Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment. Implications for biomonitoring studies in European temperate forests. *Agr Forest Entomol* 15: 135-145

Ranius T (2002) Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biol Conserv* 103: 85-91.

Ranius T, Fahrig L (2006) Targets for maintenance of deadwood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scan J Forest Res* 21: 201-208.

- Ranius T, Jansson N (2002) A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks. *Biodiv Conserv* 11: 1759-1771.
- 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.
- Sippola A, Siitonen J, Kallio R, (1998) Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish lapland. *Scan J Forest Res* 13: 204-214.
- Stokland JN, Tomter SM, Söderberg GU (2004) Development of deadwood indicators for biodiversity monitoring: Experiences from Scandinavia, in: Marchetti M (ed) *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe—From Ideas to Operationality*. European Forest Institute, EFI proceedings n°51, pp. 207-226.
- Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG (2012) *Biodiversity in deadwood*. Cambridge University Press.
- Turner WR, Tjørve E (2005) Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography* 28: 721-730.
- Vodka S, Konvicka M, Cizek L, (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *J Insect Conserv* 13: 553-562.
- Koch Widerberg M, Ranius T, Drobyshev I, Nilsson U, Lindbladh M (2012) Increased openness around retained oaks increases species richness of saproxylic beetles *Biodiv Conserv* 21: 3035-3059
- Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecol Manag* 255: 1251-1261.
- Yoshimoto J, Kakutani T, Nishida T (2005) Influence of resource abundance on the structure of the insect community attracted to fermented tree sap. *Ecol Res* 20: 405-414.
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1: 3-14.

Tab. 1 Description of structural (deadwood, microhabitats, large trees, openness, forest type) variables and study sites explored in the study.

	BEECH		OAK		
	Mean +/- SE	range	Mean +/- SE	range	
Deadwood	Total volume of deadwood in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	66.561+/-11.771	0-371	28.131+/-2.676	0-123
	Volume ratio=deadwood/(Live trees+deadwood)	0.213+/-0.031	0-1	0.107+/-0.009	0-0.5
	Nb deadwood types (tree species*diameter*decay*position)	10.122+/-0.816	1-28	19.971+/-1.254	1-53
	Volume of standing deadwood (>10 cm in diameter) in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	18.284+/-4.357	0-128	4.886+/-0.922	0-65
	Volume of large standing deadwood (> 40 cm in diameter) in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	14.705+/-4.336	0-128	2.801+/-0.818	0-65
	Volume of downed deadwood (>10 cm in diameter) in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	48.277+/-8.953	0-287	20.657+/-2.379	0-111
	Volume of large downed deadwood (>40 cm in diameter) in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	21.537+/-5.698	0-209	4.2+/-1.186	0-101
Microhabitat	Total density of microhabitat-bearing trees in a 1ha plot	16.918+/-1.744	0-52	17.663+/-1.031	3-50
	Number of microhabitat types in a 1ha plot	4.469+/-0.260	0-7	4.779+/-0.135	1-7
	Density of cavity-bearing trees in a 1ha plot: "empty" cavities with an entrance above 3 cm in width, woodpecker breeding and feeding holes, deep cavities formed between roots, cavities with mould with an entrance above 10 cm in width	7.612+/-0.713	0-18	5.558+/-0.396	0-20
	Density of fungus-bearing trees in a 1ha plot: fruiting bodies of tough or pulpy saproxylic fungi, >5cm in diameter,	1.306+/-0.238	0-7	0.942+/-0.115	0-7
	Density of deadwood-bearing trees a 1ha plot: crown deadwood in (large dead branches > 20 cm in diameter and > 1 m in length, crown deadwood volume > 20% of the total crown wood volume)	6.02+/-1.052	0-37	8.096+/-0.742	0-31
	Density of sap-run-bearing trees: sap runs > 10 cm in length in a 1ha plot	0.286+/-0.071	0-2	0.423+/-0.083	0-4
Large trees	Number of very large trees in a 1ha plot (dbh>67.5cm)	4.816+/-1.035	0-32	12.25+/-1.181	0-51
	Basal area of very large trees in a 0.3ha plot (67.5<dbh ≤87.5 cm) (m ² /ha)	1.768+/-0.481	0-15	5.611+/-0.602	0-30
	Basal area of the largest trees in a 0.3ha plot (dbh>87.5 cm) (m ² /ha)	0.982+/-0.361	0-14	0.753+/-0.208	0-12
Openness	Open areas (clearings, edges, areas with a well developed herb layer composed of flowering plants) (%) in a 1ha plot	10.792+/-2.883	0-100	15.228+/-2.734	0-100
	Beech or oak	49 plots, 98 traps		104 plots, 208 traps	
Forests	Auberive (AUB)	15 plots, 30 traps		9 plots, 18 traps	
	Chize (CHZ)	12 plots, 24 traps		12 plots, 24 traps	
	Citeaux (CIT)			12 plots, 24 traps	
	Combe-Lavaux (CL)	5 plots, 10 traps		3 plots, 6 traps	
	Fontainebleau (FBL)	17 plots, 34 traps		7 plots, 14 traps	
	Rambouillet (RBT)			30 plots, 60 traps	
	Tronçais (TR)			31 plots, 62 traps	

Tab. 2. Variance inflation factor (VIF) of predictor variables selected in the linear mixed reduced models of species richness (with forest as a random effect), to be used in the model averaging approach (after sequential selection; Zuur et al., 2010), for addressing the multicollinearity problem. The VIF represents the proportion of variance in one predictor explained by all the other predictors in the model. A VIF = 1 indicates no collinearity. All selected VIFs were below a pre-defined cutoff of 3 (as suggested by Zuur et al., 2010)

Predictor (covariate)	Oak	Beech
Deadwood diversity	2.26	2.24
Deadwood ratio		2.33
Volume of standing deadwood (logx+1)	2.79	2.41
Volume of large standing deadwood (logx+1)	2.70	
Volume of downed deadwood (logx+1)	2.26	
Volume of large downed deadwood (logx+1)	1.77	
Density of very large trees	1.71	
Basal area of largest trees	1.99	1.70
Density of cavity-bearing trees	2.34	2.34
Density of fungus-bearing trees	1.82	1.74
Density of deadwood-bearing trees	1.46	1.61
Density of sap-run-bearing trees	1.47	1.64
Microhabitat diversity	2.33	
Openness	1.41	1.53

Tab. 3. Canonical Analysis of Principal coordinates (CAP) used to partition the variation in the response species-plot matrix with respect to the combination of explanatory stand features (deadwood, microhabitat, large trees, openness); %NSCI: relative contribution to the non-spatial constrained inertia. Only significant variables (** 0.01>p>0.001, * 0.05>p>0.01, °0.1>p>0.05) were selected.

	Variable	Oak plots			Beech plots		
		Total inertia	Marginal Inertia	%NSCI	Total inertia	Marginal Inertia	%NSCI
Deadwood	Volume of deadwood (logx+1)		ns		0.589 *		
	Deadwood ratio		ns		0.529 **		
	Deadwood diversity	0.481 **	0.406 *	3.5 %	0.465 *		
	Volume of standing deadwood (logx+1)				0.591 **	ns	
	Volume of large standing deadwood (logx+1)		ns		0.548 *		
	Volume of downed deadwood (logx+1)				0.582 *		
	Volume of large downed deadwood (logx+1)				0.664 *		
Microhabitat	Microhabitat density	0.404 *	ns		ns	ns	
	Microhabitat diversity	0.485 *			0.453 °		
Large trees	Basal area of very large trees	0.420 *			0.723 **		
	Density of very large trees	ns	ns		0.592 **	ns	
	Basal area of largest trees				0.761 **		
Openness	openness	0.663 **	0.445 *	3.9 %	0.513 **	ns	
Spatial	forest	11.415 **	5.120 **		3.392 **	2.181 **	

Tab. 4. Multi-model averaged estimates for structural stand features (deadwood, microhabitats, large trees, openness) determining the response of saproxylic beetle species richness (rare, common). Relative importance is the weight of evidence for each parameter across all the best models combining several variables (mixed-effect models, with forest as a random effect). Only significant variables (*** $p < 0.001$, ** $0.01 > p > 0.001$, * $0.05 > p > 0.01$, ° $0.1 > p > 0.05$) were selected. Significant relationships in SR response were searched for breakpoints (significance $p < 0.001$, 80% Confidence Interval based on 5000 bootstrap samples).

Forest type	species richness	Predictor	Model-averaged estimate (significance)	Relative contribution	Deflation breakpoint	Best models (Delta AICc<3)
Oak	Rare	Deadwood diversity	1.66 **	0.81	29 [19-30]	Deadwood diversity + openness AICc=421.1
		openness	0.81 *	0.34	No	
	Common	openness	9.0 ***	0.99	17 [3-80]	Volume of downed deadwood + openness AICc=767.9
		Volume of downed deadwood (logx+1)	9.4 ***	0.94	46 [12-47]	
		Volume of large downed deadwood (logx+1)	7.7 ***	0.04	No	
		Deadwood diversity	10.0 **	0.01	11 [10-17]	
Density of fungus-bearing trees	5.4 **	0.01	1 [1-3]			
Density of cavity-bearing trees	4.3 °	0.01	No			
Beech	Rare	Density of fungus-bearing trees	1.09 *	0.56	1 [1-3]	Density of fungus-bearing trees AICc=181.5
	Common	openness	14.38 ***	0.97	2 [1-10]	Deadwood diversity + openness AICc=378.0
		Deadwood diversity	6.27 °	0.24	No	

Tab 5. Response in abundance of selected beetle species to stand openness

Only species caught in more than 10 individuals and occurring in more than 10% samples were analyzed using a Generalized Linear Mixed Model with a Poisson error distribution, and “forest” as a spatial random effect. Only significant responses were displayed (** $p < 0.001$, * $0.01 > p > 0.001$, * $0.05 > p > 0.01$). Species with well-known flower-visiting adults (Bouget et al. 2010) were underlined.

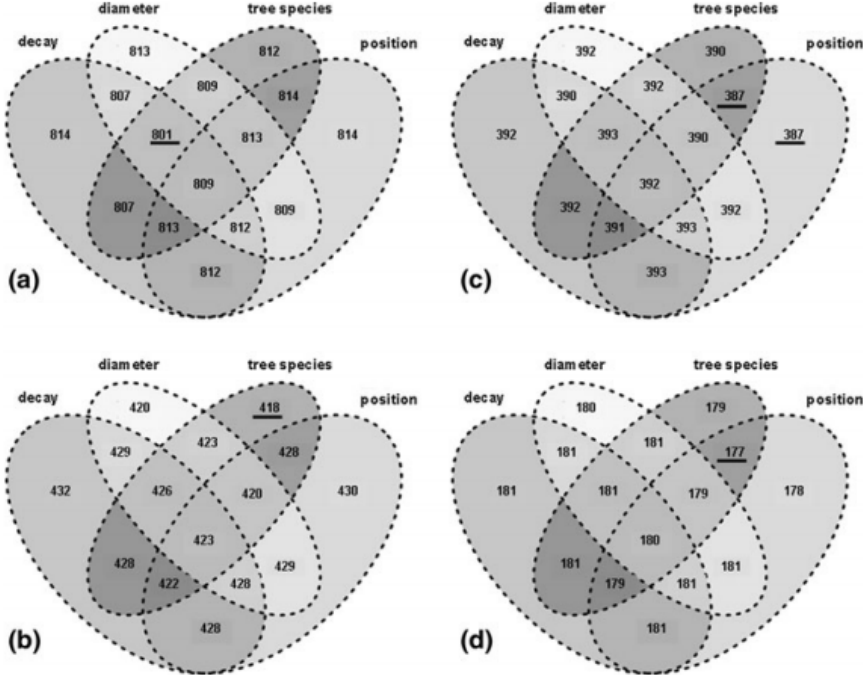
Shade-preferring species		Open-preferring species	
Oak stands	beech stands	oak stands	beech stands
<p>Anobium.hederae ***, Hemicoelus.fulvicornis ***, Isoriphis.melasoides ***, Leiopus.femoratus ***, Melasis.buprestoides *, Mycetophagus.piceus *, Ochina.ptinoides *, Orchesia.undulata *, Pediacus.dermestoides ***, Tetratoma.ancora ***, Vincenzellus.ruficollis ***, Xyleborinus.saxesenii ***</p>	<p>Aulonothroscus.brevicollis *, Diplocoelus.fagi *, Platystomos.albinus *</p>	<p>Abdera.bifasciata **, Agrilus.sp ***, <u>Alosterna.tabacicolor</u> *, Ampedus.cinnaberinus *, Ampedus.sanguinolentus **, <u>Anaspis.fasciata</u> *, <u>Anaspis.frontalis</u> ***, <u>Anaspis.melanopa</u> ***, Cis.boleti **, Clerus.mutillarius ***, <u>Clytus.arietis</u> *, Colydium.elongatum ***, Cortinicara.gibbosa ***, <u>Cortodera.humeralis</u> ***, Cryptarcha.undata ***, Cryptolestes.duplicatus **, <u>Dasytes.aeratus</u> **, <u>Dasytes.plumbeus</u> ***, Dryocoetes.villosus ***, Epuraea.sp ***, <u>Gonodera.luperus</u> ***, Megatoma.undata **, Mycetochara.maura ***, Mycetophagus.atomarius *, <u>Pachytodes.cerambyciformis</u> *, Paromalus.parallelepipedus *, Pediacus.depressus *, Placonotus.testaceus ***, Plegaderus.dissectus **, Prionus.coriarius **, Ptinus.bidens ***, Ptinus.subpilosus *, <u>Rhagium.sycophanta</u> **, Rhizophagus.bipustulatus *, Rhizophagus.depressus ***, Silvanus.unidentatus *, <u>Stenurella.melanura</u> ***, Thanasimus.formicarius ***, Triplax.lepida *, Tritoma.bipustulata ***, Tropideres.albirostris ***, Xyleborus.dryographus ***</p>	<p><u>Ampedus.glycerus</u> ***, Corticarina.similata *, Cyclorhipidion.bodoanus ***, Enicmus.brevicornis ***, Glischrochilus.quadriguttatus *, Laemophloeus.monilis ***, <u>Leptura.aurulenta</u> **, <u>Melanotus.villosus</u> *, Microrhagus.lepidus ***, Nemozoma.elongatum ***, Platycerus.caraboides **, <u>Stenocorus.meridianus</u> ***, <u>Tomoxia.bucephala</u> ***</p>
<p>Hemicoelus.costatus **, Trypodendron.domesticum **, Xyleborus.dispar ***, Xylosandrus.germanus ***</p>		<p><u>Cerambyx.scopoli</u> ***, <u>Cetonia.aurata</u> ***, Cryptarcha.strigata ***, Dacne.bipustulata ***, Litargus.connexus ***, Pyrochroa.coccinea **, Scolytus.intricatus ***, Taphrorychus.bicolor ***, Triplax.russica ***, <u>Valgus.hemipterus</u> **, Xyleborus.monographus ***</p>	

Species with contrasting response in oak and beech data

<p>Microrhagus.pygmaeus * Isoriphis.marmottani *** Salpingus.planirostris *** Ernoporicus.fagi ***</p>	<p>Hylecoetus.dermestoides **</p>	<p>Hylecoetus.dermestoides ***</p>	<p>Microrhagus.pygmaeus *** Ernoporicus.fagi *** Isoriphis.marmottani *** Salpingus.planirostris **</p>
---	-----------------------------------	------------------------------------	--

Fig. 1. Partitioning of the deadwood diversity effect on common and rare species richness into its four basic dimensions (diameter class, decay class, tree species, position) and all their combinations in beech and oak plots. All mixed models (with forest as a random factor) for all combinations of the 4 deadwood properties were compared using AICc values. The four-set Venn diagram with simple ellipses displays all 24-1=15 possible areas created by the interaction of 4 sets. The Venn diagram was not scaled, i.e. the graphical size of each intersecting or non-intersecting area is not proportional to the numerical AICc value. The best model is underlined.

a) and (b): oak forests, c) and d): beech forests ; a) and c): common species, b) and d): rare species



Does a set aside conservation strategy help the restoration of old-growth attributes and the recolonization of saproxylic beetles? - C. Bouget, G. Parmain, O. Gilg, T. Noblecourt, B. Nusillard, Y. Paillet, C. Pernot, L. Larrieu, F. Gosselin (sous presse), *Animal Conservation*

Does a set aside conservation strategy help the restoration of old-growth attributes and the recolonization of saproxylic beetles?

Running head: Set-aside forests and saproxylic beetles

C. Bouget*, G. Parmain^{*,°,***}, O. Gilg[¤], T. Noblecourt[°], B. Nusillard*, Y. Paillet*, C. Perrot*, L. Larrieu**, F. Gosselin*

* National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture. (IRSTEA), 'Forest ecosystems' Research Unit, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France (christophe.bouget@irstea.fr; guilhem.parmain@irstea.fr; benoit.nusillard@irstea.fr; yoan.paillet@irstea.fr; coryse.perrot@irstea.fr; frederic.gosselin@irstea.fr).

** INRA, INPT/ENSAT/EIPURPAN, UMR 1201 Dynafor, F-31326 Castanet-Tolosan, France and CNPF-IDF, 7 chemin de la Lacade, F-31320 Auzeville Tolosane, France. laurent.larrieu@toulouse.inra.fr

° National Laboratory of Forest Entomology, National Forest Office (ONF), F-11500 Quillan, France

*** National Museum of Natural History, Natural Patrimony Department, 36 rue Geoffroy St Hilaire, CP 41 75 231 PARIS CEDEX 05, France.

¤ Réserves Naturelles de France, 6bis, rue de la Gouge. CS60100 - 21803 Quétigny, France olivier.gilg@espaces-naturels.fr

Abstract

The decline of many saproxylic species results from the decrease in old-growth structures in European harvested forests. Among conservation tools, protected reserves withdrawn from regular harvesting and extended rotations have been employed to restore old-growth attributes in structurally simplified managed forests, even if the effects of such management actions on forest habitats and biodiversity remain largely unknown.

In this study, we compared structural stand features and saproxylic beetle assemblages in two stand classes - recently harvested stands and long-established reserves, where less or more than thirty years had elapsed since last harvest. Habitat and saproxylic beetle data were collected according to standardized protocols in 153 plots in seven lowland deciduous forests.

Tangible contrasts in stand features were found between long-established reserves and recently-harvested plots. Indeed, most higher-value densities and volumes were found in unharvested areas. The difference was weaker for microhabitat-bearing tree density than for deadwood; some deadwood features, such as volume of large downed and standing deadwood showed a very pronounced difference, thus indicating a marked deleterious effect of forest harvesting on these elements. Deadwood diversity, on the other hand, was only slightly affected and the level of stand openness did not change.

The response of saproxylic beetles to delayed harvesting was weaker than the structural changes in deadwood features. Indeed even if only some guilds weakly increased in non-harvested plots, harvesting classes significantly affected the abundance of a quarter of the species tested.

Our results tend to question measures such as rotating and temporarily ageing patches. We argue in favor of permanent strict fixed-location reserves. Future work should examine how stands recover old-growth forest attributes and how the associated saproxylic fauna colonises in the long-term.

KeyWords

Delayed harvesting; forest reserves; temperate deciduous forests; insect biodiversity; deadwood; tree microhabitats

INTRODUCTION

European forest dynamics has been deeply affected by forestry and forest fragmentation for millennia (Peterken, 1996). Stand composition and structure have been greatly simplified by harvesting and other uses, even in remote areas. Several studies demonstrated the negative effects of conventional management practices on old-growth structures (e.g. Burascano et al., 2013; Green and Peterken 1997; Lombardi et al. 2008). Structural simplification has been shown to result in the decline of many associated saproxylic populations, but the issue has received more attention in North America and northern Europe than in central and southern Europe (e.g. Martikainen et al., 2000; Grove, 2002).

In forests subjected to structural simplification through harvesting, strategies to restore old-growth attributes may involve (i) setting aside forest plots, (ii) extended rotations, (iii) retention of structural features at the time of harvest and (Keeton, 2006) (iv) man-made restoration of structural elements (Martikainen et al., 2000). In the last 20 years, there has been an increasing focus on systematic conservation planning, i.e. how to select protected areas in a way that captures biodiversity as efficiently as possible (e.g. Margules and Pressey, 2000). Protected forests include different protection categories and surface areas (Schmitt et al., 2009), and they are described worldwide in countless ways. Areas 'left for natural dynamics' can be found in several protection categories often as (so-called) strict forest reserves, where neither silvicultural intervention nor any other avoidable human impacts are allowed, but other denominations abound: wilderness areas, areas withdrawn from regular management, abandoned, unharvested, set-aside forest areas or unmanaged core areas in national parks. Among passive restoration strategies (Bauhus et al., 2009), small-scale management tools such as delaying harvesting, leaving unharvested patches or preserving habitat trees (Lachat and Bütler, 2009) have been employed to increase the number of old-growth structures in forests (Bauhus et al., 2009). Other examples include woodland-key-habitats, green-tree retention patches left in clearcuts as short-term refuges or lifeboats for many organisms during the regeneration phase in Scandinavia and North America (e.g. Vanha-Majamaa and Jalonen, 2001, Aubry et al., 1999), ageing or old-growth patches kept as portions of management units in France (Lassauce et al., 2013). Despite an increase in the number of empirical studies concerning the effects of forest abandonment on species diversity (see Paillet et al., 2010), the relative efficiency of each management strategy in supporting biodiversity remains unknown. When harvesting activities are delayed for several decades, natural forest dynamics may bring about structural changes that restore old-growth attributes, depending on site potential (Vandekerkhove et al., 2009): larger trees, heterogeneous vertical and horizontal structure with greater variations in tree size, age, spacing and species composition, increased supplies of deadwood, more large snags and fallen trees, multiple canopy layers, changes in disturbance regime, canopy gaps and

understory patchiness. These structural changes have been recorded in several case studies (e.g. Lassauce et al., 2012 and 2013, Sitzia et al., 2012) and may impact biodiversity.

In this study, we compared the habitat parameters and the diversity of saproxylic beetles (i.e. abundance, species richness and composition) in set-aside and harvested areas in seven lowland deciduous French forests. The issues were addressed in two steps: (i) How were saproxylic habitat parameters, such as the diversity and density of deadwood and tree microhabitats, affected in long-established set-aside plots compared with recently harvested plots? (ii) Did saproxylic beetle assemblages (incl. rare species) respond to these habitat changes?

Material and methods

Study areas

The plots were located in seven lowland beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Mattus.) Liebl.) forests (Tab. 1) in the Atlantic or Continental biogeographic domain. Each forest was several hundred kilometers from the others: one in western France (Chize), three in eastern France (Auberive, Citeaux, Combe-Lavaux), one in central France (Tronçais) and two in northern France (Rambouillet, Fontainebleau). The plots in each forest were several hundred meters apart. A design of 153 plots was set up in managed stands (98) and in recently- (16) or long-established (39) forest reserves. Managed forests were coppice-with-standards under conversion to high forest (33), even-aged (54) or uneven-aged (11) high forests (see Supplementary material). All plots were located in mature stands before regeneration felling or final cut. Last harvests consist of thinning operations in even-aged high forests and single tree removals in coppice-with-standards stands under conversion and uneven-aged high forests. The time elapsed from last harvest was postulated for each plot based on management plans, reports or information from local managers. Unlike Christensen et al. (2005), we did not derive the number of years since last harvest from the official establishment date of the reserves since these do not necessarily coincide. Because the time since last harvest was not precisely known in several cases, we classified the plots into two harvesting classes based on the best estimate of the length of time without harvesting or removal of trees and deadwood (Tab. 1): 'recently-harvested' (R-HAR<30 years ago, n=114), including harvested plots (n=98) and recently-established reserves (n=16); or long-established reserves (L-UNH>30 yrs, n=39), including old (>30 yrs and <100yrs, n=30) and very old reserves (>100 yrs, n=9). Very old reserves were found in the Fontainebleau state forest only. We collected environmental and entomological data following standardized protocols.

Beetle sampling and identification, species characterization

Flying saproxylic beetles were sampled by two cross-vane flight interception traps (Polytrap™) per plot, set about 20 m from each other, for a total number of 306 traps. The unbaited traps were suspended roughly 1.5 m above ground. Active insects were collected from April to August during one year. For each species in all the taxa from the ±50 families recorded, we characterized degree of geographic rarity in France according to the FRISBEE database (<http://frisbee.nogent.cemagref.fr/index.php/en/>) and distinguished common (abundant and/or widely distributed) and rare (not abundant and only locally distributed) species. All species were assigned to one saproxylic trophic group, but only the four main guilds were studied (xylomycetophagous, xylophagous, saproxylophagous, zoophagous).

Stand and deadwood variables

We used a combination of fixed-area and fixed-angle techniques to estimate (i) wood volumes for live trees, snags, logs and stumps, and (ii) the basal area of live trees on 0.15ha (Fontainebleau, Auberive, Chize, Citeaux, Combe-Lavaux) or 0.30ha (Rambouillet, Tronçais) plots. We set a minimum diameter of 7.5 cm for live trees, snags and logs.

Four variables were used to describe the deadwood: tree species, diameter (6 classes: 5, 10-15, 20-25, 30-40, 50-65, >70 cm), position (log, snag, stump), decay stage (9 classes adapted from Sippola et al. (1998) and Larjavaara and Muller-Landau (2010) and crossing 3 classes of remaining bark cover [from 95% of the stem still covered by attached bark to missing bark over the whole stem] and 3 classes of inner wood hardness assessed by “knife penetration test” [from hard outer wood to deeply disintegrated and soft inner wood]). A deadwood diversity index was calculated as the number of observed deadwood types, i.e. the number of combinations of the above four variables (tree species*diameter class*decay class*position), as suggested by Siitonen et al. (2000). The volume of live trees was calculated using wood volume tables based on the dbh variable, and used to estimate the deadwood volume ratio (=dead wood/(live + dead wood)), accounting for site productivity (Hahn and Christensen, 2004). Based on the deadwood surveys, we selected seven deadwood variables for analysis: (i) deadwood volume, (ii) deadwood volume ratio, (iii) number of deadwood types, (iv) standing deadwood volume, (v) large standing deadwood (diameter>40cm) volume, (vi) downed deadwood volume, and (vii) large downed deadwood (diameter>40cm) volume. The thresholds defining large deadwood, large and very large trees were inspired by results in Nilsson et al. (2003) and Larrieu and Cabanettes (2012).

The basal area of large trees (67.5<dbh ≤87.5 cm) and very large trees (dbh>87.5 cm) were measured on 0.15-0.3ha plots; the density of large trees was also inventoried in 1-ha circular plots. Tree microhabitat densities were inventoried during leaf-burst in 1-ha circular plots centered around the two flight traps. We recorded seven microhabitat types borne by live

trees (Larrieu and Cabanettes, 2012): (i) "empty" cavities, (ii) cavities with mould, (iii) fruiting bodies of saproxylic fungi, (iv) sap runs, (v) dead branches, (vi) tree crown deadwood, and (vii) missing bark (i.e. hard patches of wood with no bark > 600 cm² (see Tab. 2 for further details on predictors). Microhabitats other than crown deadwood were only recorded when visible on the trunk beneath and within the tree crown. Trees with more than one microhabitat of the same type were counted only once, but trees bearing more than one microhabitat type were counted once for each microhabitat type. The total density of microhabitats, the number of microhabitat types (among the 7 observed types) and the individual densities of four microhabitat types ("empty" and mould cavities pooled, dead branches and tree crown deadwood pooled, sporocarps of saproxylic fungi, and sap runs) were considered for analysis. Stand openness was assessed as the total proportion of open areas (clearings, edges, stand surface with a well-developed herb layer composed of flowering plants) in a 1ha plot. For further details on how the environmental variables were measured, see Bouget et al. (2013).

Data analysis

Our main objectives were to compare (i) stand structural characteristics and (ii) saproxylic beetle assemblages in the two stand classes (R-HAR and L-UNH) based on the amount of time elapsed since last harvest. Because the same set of environmental variables was used for both traps in the same plot, the catches of the two traps were combined prior to analyses carried out at the plot level.

The differences in mean values of structural stand features between recently-harvested and long-established reserves were analyzed with a Generalized Gaussian or Poisson Linear Mixed Model where "forest" was a spatially-implicit random effect on the intercept (lmer function in lme4 R-package).

To rank the effect of the harvesting variable among structural predictors of variations in common or rare species richness, we assessed the multi-model-averaged estimates (Burnham and Anderson 2002) determining the response of species richness to stand features. Since co-linearity among predictor variables may lead to unreliable parameter estimates, we implemented the strategy suggested by Zuur et al. (2010) to address multicollinearity before model averaging. We sequentially dropped the covariate with the highest variance inflation factor (VIF), then recalculated the VIFs and repeated this process until all VIFs were below a pre-selected threshold (Zuur et al. (2010) suggest a cutoff at 3). We used the "vif.lmer" function to calculate VIFs for linear mixed-effects models built using the lmer function in the "lme4" package (Tab. 2). Since the relationship between species richness and deadwood volumes is better described by semi-log models (Martikainen et al., 2000), we used (log x+1)-transformed values for deadwood volumes. The selected variables with VIF<3

were: harvesting class, openness, basal area of very large trees (dbh>87.5cm), large tree 1ha-density, density of sap-run-bearing trees, of fungus-bearing trees, of cavity-bearing trees, of crown deadwood-bearing trees, number of microhabitat types, total deadwood volume, deadwood ratio, log₁₀ (large downed deadwood volume), log₁₀ (large standing deadwood volume) . For each response variable, we generated the null model and generalized linear mixed models (Poisson error structure) with all the combinations of two explanatory variables. Using the differences in the Akaike information criterion (AICc) scores between each model and the best model ($\Delta AICc$) as well as the Akaike weights for each model, we calculated the model-averaged estimates., Only significant variables ($p < 0.10$ across all the models) were displayed (lme4, MuMIn, arm; R-packages).

To rank the effect of the harvesting variable among structural predictors on variations in species composition (including singletons), we performed a Canonical Analysis of Principal Coordinates (vegan R-package, CAP, Anderson and Willis 2003). Based on Jaccard distance matrices, we carried out inertia partitioning on all explanatory environmental variables, since co-linearity among predictor variables is not considered to be a problem in CAP. We calculated total constrained inertia, the marginal (intrinsic) inertia explained by each variable (with all other variables partialled out before analysis), the latter's statistical significance (permutation tests - 100 runs), and the relative contribution of each set of variables (deadwood, microhabitat, stand, forest, harvesting class) to constrained inertia. In addition, we used a pairwise ANOSIM procedure based on Jaccard distance matrices to test for differences in assemblage composition among predefined groups with spatially-constrained permutation tests (Clarke, 1993); the grouping factor was the harvesting treatment, and the spatial constraint the forest.

We also used a generalized linear mixed model, with a spatially-implicit variable (forest) as a random factor on the intercept and a Poisson error distribution, to analyze the differences between the two harvesting classes in i) mean abundance and richness per plot of rare or common species and trophic groups, and ii) mean abundance of selected species (more than 20 individuals caught and occurring in at least 10 out of the 153 plots in our dataset). Since we found a close correlation between total abundance and the number of beetle species recorded on a plot, we used the number of individuals as a covariate in the richness models (Gotelli and Colwell, 2001) to separate the effects on the number of individuals from species effects. To analyze differences in occurrence per plot of selected beetle species between the two harvesting classes, we used a Generalized Linear Mixed Model with a Binomial error structure and "forest" as a spatial random effect (lmer function in lme4 R-package). In order to quantify the magnitude of significant differences between R-HAR and L-UNH treatments, we computed an index by dividing model estimates for each of the harvesting treatments (estimate L-UNH/ estimate R-HAR) with "forest" as a random factor.

All analyses were conducted using R v2.12.0. All R-packages used are available online at http://cran.r-project.org/web/packages/available_packages_by_name.html. The “vif.mer” function is available online at <https://github.com/aufrank/R-hacks/blob/master/mer-utils.R>.

Results

Overall, the compiled dataset included 99,383 individuals in 476 beetle species (25 taxa identified at the genus level only), among which 377 common, 69 rare (15% of the total number) and 30 species with an undefined rarity status were recorded.

1. Habitat parameters in recently-harvested plots vs long-established reserves

Significant differences in stand features (deadwood, micro-habitat, large trees, openness) were measured between long-established reserves (L-UNH) and recently-harvested plots (R-HAR) (Tab. 2). Values for deadwood (deadwood volume, deadwood ratio, number of deadwood types, downed deadwood volume, large standing deadwood volume, standing deadwood volume, large standing deadwood volume), and microhabitats (density of microhabitat-bearing trees, number of microhabitat types, density of cavity-bearing trees, density of deadwood-bearing trees, density of fungus-bearing trees) and large tree characteristics (basal area of large trees and very large trees, density of large trees) were always considerably higher in long-established reserves than in recently-harvested plots. Deadwood diversity was only slightly, though significantly, higher in long-established reserves. Only the density of sap-run-bearing trees and openness values remained significantly unaffected by the harvesting class.

The magnitude of the differences between R-HAR and L-UNH plots was even more pronounced with respect to certain deadwood features. These differences were characterized by a high relative increase from R-HAR to L-UNH i.e. the ratio dividing estimates in L-UNH by R-HAR for four variables: large downed deadwood volume (estimate ratio=8.97); large standing deadwood volume (estimate ratio =8.79); standing deadwood volume (estimate ratio =4.84); basal area of very large trees (estimate ratio =4.80). This indicates a strong negative effect of forest harvesting on those attributes. According to the estimate ratio, the differences measured between long-established reserves and recently-harvested plots were even more pronounced for large deadwood volumes than for large tree characteristics. Microhabitat features were not as impacted as were deadwood and stand features by the harvesting class (Tab. 2).

2. Saproxylic beetle diversity in recently-harvested plots vs long-established reserves

Species composition

Variations in total inertia of saproxylic beetle assemblages were explained by geographical (35.0%), deadwood (9.0%), microhabitats (8.8%) and stand structural characteristics (7.0%) (Tab. 3). Only openness, microhabitat diversity, deadwood ratio and deadwood diversity had a significant ($p < 0.05$), though marginal, contribution to variations in species composition. As along with the density of fungus-bearing trees and large standing deadwood volume, the class of time elapsed since harvesting showed a non-significant trend ($p < 0.1$), accounting for only 1.7% of the constrained inertia. A spatially-constrained ANOSIM test also showed slightly, but significantly, dissimilar species assemblages between the harvesting classes (1000 permutations, R: 0.168; Significance: 0.002).

Species richness

The class of time elapsed since harvesting was not a key variable for saproxylic beetle species richness; it ranked fifth in explanatory value among the twelve structural stand features, and was only slightly significant (Tab. 4). Long-established reserves however showed a higher saproxylic beetle species richness than recently-harvested plots (Tab. 4). The best models for both rare and common species were the number of deadwood types and openness, and the best for common species was deadwood volume ratio.

Guild composition

The abundance of common and xylophagous species was significantly lower in long-established reserves than in recently-harvested plots. Zoophagous species abundance was not sensitive to the harvesting class. In contrast, mycophagous, saproxylophagous and rare species were more abundant in long-established reserves. The number of mycophagous, zoophagous, and common species per plot, after accounting for abundance, was slightly, but significantly, higher in long-established reserves. For saproxylophagous, xylophagous and rare species, no significant difference in species richness was observed between harvesting classes (Tab. 5).

Individual species responses

At the individual species level, about 25% ($n = 39$.) of the tested species had a significant response in abundance to the harvesting class. The same proportion of significantly responding species occurred in both harvesting classes: half of the species were significantly more abundant in recently-harvested plots, and half were significantly more abundant in long-established reserves. Two rare taxa were included among the species responding positively to long-established reserves (none were found in recently-harvested plots; Tab. 6).

Discussion

Changes in stand structure induced by non-harvesting

In long-established reserves (i.e. plots set-aside for at least 30 years) originating from managed stands, we measured tangible contrasts in stand characteristics compared with recently-harvested plots. Indeed, most of the stand characteristics we studied displayed higher volume and density values in long-established set-asides than in recently harvested areas.

More than 30 years without harvesting allowed the deadwood volumes to increase significantly. Vandekerkhove et al. (2005) already showed that deadwood can accumulate quite fast in forest reserves, especially in terms of density. In abandoned beech forests in Germany, Meyer and Schmidt (2011) indicated a rather fast relative increase in deadwood volume: total deadwood doubled in about 9 years (standing deadwood in 7 years). Such figures are probably dependent on dominant tree species, soil fertility and the silvicultural stage of the stand at the time it was set aside. Several other studies found a similarly significant increase in deadwood volume in long-unharvested stands compared with managed ones (Kirby et al., 1991; Sippola et al., 1998; Motta et al., 2010; Calamini et al., 2011), or at least for coarse woody debris (Boncina, 2000; Marage and Lemperiere, 2005; Sitzia et al., 2012). Timonen et al. (2011) also demonstrated that deadwood volumes are higher in woodland key habitats than in managed stands.

However, we showed that deadwood diversity only increased slightly in long-established reserves (partly due to the lack of large-diameter logs in late decay stages). Nonetheless, in the data compiled by Timonen et al., (2011), deadwood diversity was much higher in woodland key habitats compared with managed stands, probably partly due to an initial selection effect, i.e. deadwood in the selected plots when they were selected as set asides or as key habitats.

The difference between long-established reserves and recently-managed plots may be more pronounced with respect to certain deadwood qualities, as suggested by Siitonen et al. (2000). In their Finnish study in spruce forests, large dead coniferous and deciduous trees were respectively 25 and 35 times more abundant on average, in unharvested plots than in recently-harvested stands. Accordingly, we found a strong impact of harvesting on large dead wood (downed and standing), with a ninefold increase in large deadwood when harvesting is delayed for at least 30 years. This increase in large deadwood was twice as high as for total deadwood volume. Boncina (2000) and Meyer and Schmidt (2011) also found a rapid accumulation of standing deadwood from unmanaged to managed stands.

Nonetheless, more deadwood was found in longer-established beech reserves (Christensen et al., 2005), and in 60-year-old over-mature French coppices compared to 20-year-old mature coppice (Lassauce et al., 2012). Vandekerkhove et al. (2009) argued that full natural restoration of deadwood characteristics (with virgin forests in Central Europe as a reference) may be quite long. Furthermore, Larrieu et al. (2012) showed that a 50-year period of non-

intervention was too short to develop complete stand maturity in beech-fir stands, even in highly productivity contexts.

Like Bauhus et al. (2009), we were able to detect a list of structural elements (deadwood, microhabitats, large trees) which become significantly more frequent in unharvested stands. We also showed, in accordance with the results simulated by Ball et al. (1999), that the increase in microhabitat-bearing tree density was weaker than the increase in deadwood density. Reaching high levels of microhabitat density requires time, since the probability of microhabitat occurrence or the number of microhabitat types increases with tree diameter (e.g. Larrieu et al., 2012). In a simulation model, Ranius et al. (2009) pointed out the importance of tree age for cavity formation on trees (see also empirical data in Gibbons et al., 2010). Furthermore, Fan et al. (2003 and 2005) showed a higher frequency of cavity trees in 120-year-old forests than in younger stands, and in old-growth than in managed stands (like Bauhus et al., 2009). In our results, a slightly higher density of cavity-bearing trees was measured in long-established reserves than in recently-harvested plots.

Across our sampling design, long-established reserves and recently-harvested forests did not differ in terms of stand openness, since the stands were too young to be significantly impacted by canopy gap dynamics. Gap dynamics is known to increase average sun exposure in old-growth forests compared with managed stands (Rugani et al., 2013), and open forest habitats are required by a large number of specialized saproxylic species (Vodka et al. 2009).

Effect of non-harvesting on saproxylic beetle assemblages

In our study, the effect of non-harvesting on biodiversity was slightly significant. The class of time elapsed since harvesting seemed to be important for 25% of the tested species, but was not as important a variable as structural parameters for saproxylic beetle assemblages in our data. Some guilds and groups were positively influenced by non-harvesting (mycophagous abundance and richness, saproxylophagous and rare species abundance), but the relationship was weak and clearly had less impact than deadwood features (see Tab. 2 and Tab. 4). Many saproxylic species may simply require a small amount of dead wood that is also available in managed forests. Or structural changes in stand characteristics may occur more quickly than the response of saproxylic organisms. Delayed responses by saproxylic beetle communities may be due to the limited ability, at least for old-growth forest specialists, to colonize favourable substrates (dispersal, habitat detection...) and their density-dependence in the colonization process. Local assemblages may be deeply affected over the long term by historical deadwood supplies (Hanski and Ovaskainen, 2002). Furthermore, population levels must reach minimum thresholds for species to be detected. This interpretation is reflected in our study: the two most typically influential variables for

saproxylic beetle richness – deadwood diversity and openness – did not respond strongly to more than 30 years without harvesting. Yet, deadwood diversity has been recognized as a key factor for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests (Bouget et al., 2013) and other studies based on similar time frames have demonstrated significant responses of saproxylic beetle diversity to setting aside forest areas (Timonen et al., 2011; Lassauce et al., 2013). However, Horák et al. (2012) raised the question of the status of the rare species pool, deeply affected by commercial forestry in European multi-secular managed forests. In our study (Tab. 5), rare species were more abundant (but not more species-rich) in forest reserves than in managed plots (in agreement with previous results by Lassauce et al., 2013 and Hardersen, 2003 in Germany). We therefore hypothesize (i) that set-aside areas may act as incubators for rare species found in neighboring managed areas, or (ii) that forest management reduces the amount of habitats available to rare species and therefore their populations, without leading them to disappear or (iii) that most rare species have disappeared and only populations of a few surviving species increase with the amount of dead wood. To address these questions, it would be helpful to use very old reserves as references for species distribution and abundance. Considering the short set aside period in our study, saproxylic beetle assemblages were probably strongly influenced by both initial forest conditions (pre-existing large trees, beetle assemblages...) and the spatial isolation of the plots. The comparison between managed stands and set-asides should be deepened and a long-term monitoring strategy put in place (Djupström et al., 2008).

Implications for forest management

Extended rotations, harvesting delays and reserves as conservation tools

In French forests, temporarily setting aside overmature stands before final harvesting, i.e. creating ageing and rotating islands (Lassauce et al. 2013), is one of the management tools proposed to maintain saproxylic biodiversity associated with old successional stages. This approach aims to conciliate both timber production and biodiversity conservation goals. Larger trees generally have higher economic value while older stands have higher ecological value. We have shown that even a short delay in harvesting (minimum 30 years) induced significant changes in habitat conditions for saproxylic beetles, but only slightly affected saproxylic beetle assemblages. Further studies with longer harvesting delays would be necessary to analyse biodiversity responses. If longer-term habitat continuity is necessary for saproxylic beetle conservation, our results suggest that definitive strict fixed-location reserves should be favored over rotating and temporary set-asides. Moreover, the efficiency of ageing patches as temporary ecological sinks or sources has yet to be properly investigated.

Limits of management relinquishment and non-intervention: towards active restoration techniques?

Passive self-restoration of old-growth features through the abandonment of forest activities in harvestable deciduous stands takes time, at least for some features crucial for species conservation (large deadwood, tree microhabitats...). Therefore, complementary active restoration techniques may be suggested to enhance the recruitment and accumulation of new substrates in conservation areas. Keeton (2006) showed that, in conventional silvicultural systems, active restoration is more successful in creating old-growth features than is delaying harvesting. For instance, standing dead trees, large downed deadwood and tree cavities can be artificially generated using cost-effective techniques like girdling trees, felling or pulling down large trees to be left on the forest floor and mechanically damaging tree trunks (with or without fungus inoculation). Costlier experiments with extreme habitat restoration have even been carried out in Italy (e.g. Cavalli and Donini, 2005). Active restoration requires an in-depth understanding of natural habitats to avoid structures inappropriate to local biodiversity; Jonsell et al. (2004), for example, have underlined the differences between man-made and natural deadwood habitats. In any case, since most endangered saproxylic species have limited dispersal ability (e.g. Buse, 2012), the proper spatial distribution of created substrates is a prerequisite for effective restoration programs. The ecological impacts of active restoration techniques on biodiversity, but also on potential bark beetle outbreaks, should be monitored (Toivanen and Kotiaho, 2010). Thus said, active techniques should at least be considered when the restoration process must achieve the desired forest state within a relatively short time or when the species at stake are threatened by external factors.

Conclusions

Our results did not strongly support recommendations about extended rotations and reserve conservation in favor of saproxylic biodiversity. The rationale behind it would probably benefit from further studies in very old forest reserves, although they are scarce in Western Europe. In one of the study forests (Fontainebleau), despite a limited and unbalanced sampling design, we divided the class of long-established reserves into old (>30 yrs, n=3) and very old (>100 yrs, n=9) reserves. From our exploratory analysis, the deadwood volume and diversity, the total beetle species richness, the rare species richness or abundance were not significantly higher in the older class. This trend deserves to be assessed by other case studies.

Forest areas left unharvested for more than 30 years show an accumulation of old-growth structures related to deadwood volumes and microhabitat diversity, but not deep changes in saproxylic beetle diversity. Restoring the old-growth-dependent community as a whole

seems even slower than restoring these structural features. As suggested by Paillet et al. (2010), future work should examine the temporal effect of delayed harvesting at multiple time points on the same study area in order to evaluate, using a regression approach with the detailed time elapsed since harvesting, (i) how stands recover old-growth forest attributes and (ii) how the associated saproxylic fauna colonize these set-asides in the long-term.

Acknowledgements

We are grateful to A. Lassauce, C. Moliard (Irstea), T. Barnouin, F. Soldati (ONF), N. Debaive (RNF) and all the local forest managers for field and laboratory work. We are indebted to Vicki Moore who reviewed the English manuscript, and to three anonymous reviewers whose constructive comments on an earlier version improved the manuscript. This research was granted by the French ministry in charge of the Ecology through the "Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques" (BGF) program (convention RESINE CVOJ 000 150, convention 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, n°CHORUS 2100 214 651) and the National Forestry Board ("Office National des Forêts", convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008). This work was also partly funded by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME).

References

- Anderson, M.J. & Willis, T.J. (2003). Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* **84**: 511-524.
- Aubry, K.B. Amaranthus, M.P. Halpern, C.B. White, J.D. Woodard, B.L. Peterson, C.E. Lagoudakis, C.A. & Horton, A.J. (1999). Evaluating the Effects of Varying Levels and Patterns of Green-tree Retention: Experimental Design of the DEMO Study. *North. Sci.* **73**: 12-26.
- Ball, J.P. Lindenmayer, D.B. & Possingham, H.P. (1999). A tree hollow dynamics simulation model. *For. Ecol. Manag.* **123**: 179-184.
- Bauhus, J. Puettmann, K. & Messier, C. (2009). Silviculture for old-growth attributes. *For. Ecol. Manag.* **258**: 525-537.
- Boncina, A. (2000). Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. *Global Ecol. Biogeogr.* **9**: 201–211
- Bouget, C. Larrieu, L. Parmain, G. & Nusillard, B. (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiv. Conserv.* **22**:2111–2130
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). Model selection and multimodel inference, Second edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

- Burrascano, S. Keeton, W.S. Sabatini, F.M. & Blasi, C. (2013). Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *For. Ecol. Manag.* **291**: 458-479.
- Buse, J. (2012). "Ghosts of the past": flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J. Ins. Cons.* **16**: 93-102
- Calamini, G. Maltoni, A. Travaglini, D. Iovino, F. Nicolaci, A. Menguzzato, G. Corona, P. Ferrari, B. Di Santo, D. Chirici, G. & Lombardi, F. (2011). Stand structure attributes in potential Old-Growth Forests in the Apennines, Italy. *Ital. For. Mont.* **66**: 365–381.
- Cavalli, R. & Donini, F. (2005). Possible management actions to increase the amount of dead and marcescent wood p.45-48, In Mason, F. Nardi, G. & Tisato, M. (eds). *Deadwood: a key to biodiversity*. p. 100, Mantova (Italy).
- Christensen, M. Hahn, K. Mountford, E.P. Ódor, P. Standovár, T. Rozenbergar, D. Diaci, J. Wijdeven, S. Meyer, P. Winter, S. & Vrska, T. (2005), Deadwood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manag.* **210**:267–282.
- Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austr. Jour. of Ecol.* **18**: 117-143.
- Djupström, L.B. Weslien, J. & Schroeder, L.M. (2008). Deadwood and saproxylic beetles in set-aside and non set-aside forests in a boreal region. *For. Ecol. Manag.* **255**: 3340-3350.
- Fan, Z.F. Larsen, D.R. Shifley, S.R. & Thompson, F.R. (2003). Estimating cavity tree abundance by stand age and basal area, Missouri, USA. *For. Ecol. Manag.* **179**: 231-242.
- Fan, Z. Shifley, S.R. Spetich, M.A. Thompson, F.R. & Larsen, D.R. (2005). Abundance and Size Distribution of Cavity Trees in Second-Growth and Old-Growth Central Hardwood Forests. *North. Jour. of App. For.* **22**: 162-169.
- Gibbons, P. McElhinny, C. & Lindenmayer, D.B. (2010). What strategies are effective for perpetuating structures provided by old trees in harvested forests? A case study on trees with hollows in south-eastern Australia. *For. Ecol. Manag.* **260**: 975-982.
- Gotelli, N. & Colwell, R. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters.* **4**: 379-391.
- Green, P. & Peterken, G.F. (1997). Variation in the amount of deadwood in the woodlands of the Lower Wye Valley, UK in relation to the intensity of management. *For. Ecol. Manag.* **98**: 229-238.
- Grove, S.J. (2002). Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics.* **33**: 1-23.
- Hahn, K. & Christensen, M. (2004). Dead wood in European Forest Reserves - a reference for forest management. p. 181-191. In: Marchetti M. (ed.) *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - From ideas to operationality*, EFI Proceedings No. 51

- Hanski, I. & Ovaskainen, O. (2002). Extinction Debt at Extinction Threshold. *Cons. Biol.* **16**: 666-673.
- Harderssen, S. (2003). Two lowland beech-oak forest areas abandoned for more than 30 years: what do bird and beetle communities tell us? p.33-36. In: Mason, F. Nardi, G. & Tisato, M. (eds.), Proceedings of the International Symposium: Deadwood: a key to biodiversity, Mantova, May 29th -31st 2003. Sherwood 95, Suppl. 2
- Horák, J. Chobot, K. & Horáková, J. (2012) Hanging on by the tips of the tarsi: A review of the plight of the critically endangered saproxylic beetle in European forests. *Jour. Nat. Conserv.* **20**, 101-108.
- Jonsell, M. Nittérus, K. & Stighäll, K. (2004) Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biol. Conserv.* **118**: 163–173.
- Keeton, W.S. (2006). Managing for late-successional/old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests. *For. Ecol. Manag.* **235**: 129-142.
- Kirby, K.J. Webster, S.D. & Antczak, A. (1991). Effects of forest management on stand structure and the quantity of fallen deadwood: some British and Polish examples. *For. Ecol. Manag.* **43**: 167–174.
- Lachat, T. & Büttler, R. (2009). Identifying conservation and restoration priorities for saproxylic and old-growth forest species: a case study in Switzerland. *Env. Manag.* **44**: 105–118.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.C. (2010). Comparison of decay classification, knife test and two penetrometers for estimating wood density of coarse woody debris. *Can J Forest Res* **40**: 2313-2321.
- Larrieu, L. & Cabanettes, A. (2012). Tree species and girth are key determinants for diversity and abundance of tree microhabitats in sub-natural montane beech-fir forests. *Can J Forest Res* **42**: 1433–1445
- Larrieu, L. Cabanettes, A. & Delarue, A. (2012). Impact of silviculture on deadwood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Europ. Jour. For. Res.* **131**: 773-786.
- Lassauce, A. Anselme, P. Lieutier, F. & Bouget, C. (2012). Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: A case study in French deciduous forests. *For. Ecol. Manag.* **266**: 273-285.
- Lassauce, A. Larrieu, L. Paillet, Y. Lieutier, F. & Bouget, C. (2013). The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: implications of shortened and extended rotation length in French oak high forest. *Ins. Conserv. Div.* **6**: 396–410
- Lombardi, F. Lasserre, B. Tognetti, R. & Marchetti, M. (2008) Deadwood in relation to stand management and forest type in Central Apennines (Molise, Italy). *Ecosyst.* **11**: 882–894.

- Marage, D. & Lemperiere, G. (2005). The management of snags: a comparison in managed and unmanaged ancient forests of the Southern French Alps. *Ann. For. Sci.* **62**: 135–142.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000). Systematic conservation planning; *Nature* (London) **405**: 243–253.
- Martikainen, P. Siitonen, J. Punttila, P. Kaila, L. Rauh, J. (2000). Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* **94**: 199-209.
- Meyer, P. & Schmidt, M. (2011). Accumulation of deadwood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *For. Ecol. Manag.* **261**: 343-352.
- Motta, R. Berretti, R. Castagneri, D. Lingua, E. Nola, P. & Vacchiano, G. (2010) Stand and coarse woody debris dynamics in subalpine Norway spruce forests withdrawn from regular management. *Ann. For. Sci.* **67**: 1-8.
- Nilsson, S.G. Niklasson, M. Hedin, J. Aronsson, G. Gutowski, J.M. Linder, P. Ljungberg, H. Mikusinski, G. & Ranius, T. (2003). Erratum to “Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests”. *For. Ecol. Manag.* **178**: 355-370.
- Paillet, Y. Bergès, L. Hjältén, J. Odor, P. Avon, C. Bernhardt-Römermann, M. Bijlsma, R.-J. de Bruyn, L. Fuhr, M. Grandin, U. Kana, R. Lundin, L. Luque, S. Magura, T. Matesanz, S. Mézaros, I. Sebastia, M.-T. Schmidt, W. Standovar, T. Tothmérész, B. Uotila, A. Valladares, F. Vellak, K. & Virtanen, R. (2010). Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conserv. Biol.* **24**: 101-112.
- Peterken, G.F. (1996). *Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Ranius, T. Niklasson, M. & Berg, N. (2009). Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *For. Ecol. Manag.* **257**: 303-310.
- Rugani, T. Diaci, J. & Hladnik, D. (2013) Gap Dynamics and Structure of Two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. *PLoS ONE* **8**: e52641.
doi:10.1371/journal.pone.0052641.
- Schmitt, C. Burgess, N. Coad, L. Belokurov, A. Besançon, C. Boisrobert, L. Campbell, A. Fish, L. Gliddon, D. Humphries, K. Kapos, V. Loucks, C. Lysenko, I. Miles, L. Mills, C. Minnemeyer, S. Pistorius, T. Ravilious, C. Steininger, M. & Winkel, G. (2009). Global analysis of the protection status of the world's forests. *Biol. Conserv.* **142**: 2122–2130
- 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. Manag.* **128**: 211–225.

- 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. *Scan. Jour. For. Res.* **13**: 204-214.
- Sitzia, T. Trentanovi, G. Dainese, M. Gobbo, G. Lingua, E. & Sommacal, M. (2012). Stand structure and plant species diversity in managed and abandoned silver fir mature woodlands. *For. Ecol. Manag.* **270**: 232–238.
- Timonen, J. Gustafsson, L. Kotiaho, J.S. & Mönkkönen, M. (2011). Are woodland key habitats biodiversity hotspots in boreal forests? CEE review 09-020 (SR81). *Collaboration for Environmental Evidence*: www.environmentalevidence.org/SR81.html.
- Toivanen, T. & Kotiaho, J.S. (2010). The preferences of saproxylic beetle species for different deadwood types created in forest restoration treatments. *Can. J. For. Res.* **40**: 445–464.
- Vandekerkhove, K. De Keersmaeker, L. Menke, N. Meyer, P. & Verschelde, P. (2009). When nature takes over from man: Deadwood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *For. Ecol. Manag.* **258**: 425-435.
- Vandekerkhove, K. De Keersmaeker, L. Baeté, H. & Walley, R. (2005). Spontaneous re-establishment of natural structure and related biodiversity in a previously managed beech forest in Belgium after 20 years of non intervention *For. Snow Landsc. Res.* **79**: 145–156.
- Vanha-Majamaa, I. & Jalonen, J. (2001). Green Tree Retention in Fennoscandian Forestry. *Scan. Jour. For. Res.* **16**: 79-90.
- Vodka, S. Konvicka, M. & Cizek, L. (2009). Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Jour. Ins. Conserv.* **13**: 553-562.
- Zuur, A.F. Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Meth. Ecol. and Evol.* **1**: 3-14.

Table. 1: Sampling design layout. Among L-UNH long-established reserves, old (>30 yrs) and very old reserves (>100 yrs) were not tested separately due to the small number of replicates available in the latter category. Managed plots and recently-established reserves are grouped in R-HAR. Sampling year between brackets.

	beech			oak			Total
	R-HAR <30 yrs	L-UNH > 30yrs 30-100 yrs	> 100yrs	R-HAR <30 yrs	L-UNH > 30yrs 30-100 yrs	> 100yrs	
Auberive [2009]	11	4		7	2		24
Chize [2010]	10	2		12			24
Citeaux [2010]				6	6		12
Combe-Lavaux [2010]	3	2		1	2		8
Fontainebleau [2008]	5	3	9	7			24
Rambouillet [2007]				24	6		30
Tronçais [2009]				28	3		31
Total	29	11	9	85	19	0	153

Table 2: Effect of the harvesting class on stand characteristics (deadwood, micro-habitat, large trees, openness). Stands were classified as recently-managed (R-HAR <30 yrs ago) or long-established reserves (L-UNH > 30yrs ago). Differences in stand features between the two harvesting classes were tested with a linear mixed model (NS= not significant; * 0.05>p>0.01; ** 0.05>p>0.001; *** p<0.001). Ratio = ratio dividing estimates of L-UNH by R-HAR (see Material and Methods).

(s.e. between parentheses)

	Factor	Detail	signif	Est R-HAR	Est L-UNH	ratio	Error distribution family
Stand features	Basal area of large trees	Basal area of large trees in a 0.3ha plot (67.5<dbh ≤87.5 cm) (m ² /ha)	***	2.957 (1.579)	7.198 (1.663)	2.43	gaussian
	Basal area of very large trees	Basal area of the very large trees in a 0.3ha plot (dbh>87.5 cm) (m ² /ha)	***	0.501 (0.591)	2.405 (0.628)	4.80	gaussian
	Density of large trees	Number of large trees in a 1ha plot (dbh>67.5cm)	***	1.389 (0.487)	2.116 (0.487)	1.52	poisson
	Openness	Proportion in cumulative area of open areas (clearings, edges, areas with a well developed herb layer composed of flowering plants) (%) in a circular 1ha plot	NS	12.490 (5.188)	11.667 (5.962)		gaussian
MH features	Density of microhabitat-bearing trees	Total density of microhabitat-bearing trees in a 1ha plot	***	2.647 (0.129)	3.046 (0.131)	1.15	poisson
	Number of microhabitat types	Number of microhabitat types in a 1ha plot	**	1.468 (0.061)	1.702 (0.070)	1.16	poisson
	Density of cavity-bearing trees	Density of cavity-bearing trees in a 1ha plot: "empty" cavities with an entrance above 3 cm in width, woodpecker breeding and feeding holes, deep cavities formed between roots, cavities with mould with an entrance above 10 cm in width	***	1.620 (0.093)	2.208 (0.098)	1.36	poisson
	Density of fungus-bearing trees	Density of fungus-bearing trees in a 1ha plot: fruiting bodies of tough or pulpy saproxylic fungi, >5cm in diameter,	***	0.397 (0.203)	0.458 (0.208)	1.15	poisson
	Density of deadwood-bearing trees	Density of deadwood-bearing trees a 1ha plot: crown deadwood in (large dead branches > 20 cm in diameter and > 1 m in length, crown deadwood volume > 20% of the total crown wood volume)	**	1.624 (0.276)	1.824 (0.278)	1.12	poisson
	Density of sap-run-bearing trees	Density of sap-run-bearing trees: sap runs > 10 cm in length in a 1ha plot	NS	-1.142 (0.327)	-1.359 (0.394)		poisson
DW features	Deadwood volume	Total volume of deadwood in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	***	22.677 (9.539)	79.976 (10.992)	3.53	gaussian
	Deadwood ratio	Volume ratio=deadwood /(Live trees+deadwood)	***	0.099 (0.025)	0.225 (0.030)	2.27	gaussian
	Large downed	Volume of large downed deadwood (>40 cm in diameter) in a 0.3ha plot	***	3.052 (4.029)	27.387 (4.875)	8.97	gaussian

Factor	Detail	signif	Est R-HAR	Est L-UNH	ratio	Error distribution family
deadwood volume	(m ³ /ha)					
Large standing deadwood volume	Volume of large standing deadwood (> 40 cm in diameter)) in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	***	2.123 (3.067)	18.658 (3.701)	8.79	gaussian
Standing deadwood volume	Volume of standing deadwood (>10 cm in diameter) in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	***	4.529 (2.811)	21.910 (3.572)	4.84	gaussian
Downed deadwood volume	Volume of downed deadwood (>10 cm in diameter) in a 0.3ha plot (m ³ /ha)	***	16.791 (7.487)	57.373 (8.684)	3.42	gaussian
Number of deadwood types	Nb deadwood types (tree species*diameter*decay*position)	**	2.400 (0.243)	2.559 (0.245)	1.07	poisson

Table 3. Ranked effect of the harvesting class among structural and spatial predictors on variations in species composition. Canonical Analysis of Principal coordinates (CAP) used to partition the variation in the response species-plot matrix with respect to the combination of explanatory stand features (deadwood, microhabitat, large trees, openness); %CI: relative contribution to constrained inertia
Significance of marginal contribution to inertia: ° 0.1>p>0.05; * 0.05>p>0.01; ** 0.01>p>0.001

	Predictors	Cumulated marginal inertia	%IC
Spatial	Forest**	7.348	34.97%
Set-aside	Harvesting class°	0.357	1.699%
Stand	Basal area of large trees, Basal area of very large trees, Density of large trees, Openness**	1.475	7.019%
MH	Total density of microhabitats, Number of microhabitat types*, Density of cavity-bearing trees, of fungus-bearing trees°, of deadwood-bearing trees, of sap-run-bearing trees	1.863	8.866%
DW	log10 (Total volume deadwood), Deadwood ratio*, log10 (large downed deadwood volume), log10 (large standing deadwood volume)°, log10 (downed deadwood volume), log10 (standing deadwood volume), Number of deadwood types*	1.899	9.041%

Table 4. Ranked effect of the harvesting class among structural predictors on variations in species richness. Multi-model averaged estimates for structural stand features (deadwood, microhabitats, large trees, openness) and harvesting class determining the response of saproxylic beetle species richness (rare, common). Relative importance is the weight of evidence for each parameter across all the best models combining several variables (mixed-effect models, with forest as a random effect). Only significant variables ($^{\circ} 0.1 > p > 0.05$; * $0.05 > p > 0.01$; ** $0.01 > p > 0.001$; *** $p < 0.001$) were selected.

species richness	variable	Variable Model-averaged estimate (significance)	Relative contribution	Best models (DeltaAICc<3)	
Rare	1.Number of deadwood types	1.48 ***	0.93	divDW+open	AICc=596.8
	2. Openness	0.81 **	0.65		
Common	1.Openness	10.02 ***	1.00		
	2.Deadwood ratio	6.53 ***	0.51		
	3.Number of deadwood types	10.81 ***	0.45		
	4. Harvesting class	3.92 $^{\circ}$	0.01	open+ratio	AICc=1166.7
	5. Density of cavity-bearing trees	3.70 $^{\circ}$	0.01	divDW +open	AICc=1167.0
	6. log10 (Volume of large downed deadwood)	3.70 $^{\circ}$	0.01		

Table 5. Values of the estimates (s.e. between parentheses) from generalized linear mixed effect models with a Poisson error distribution for abundance and richness of ecological groups of saproxylic beetles species in 'recently-harvested (R-HAR<30 years ago) or 'long-established reserves' (L-UNH>30years ago). Probability (p) of a significant difference between mean values is indicated by: NS= not significant. *p<0.05. **p<0.01. ***p<0.001.

We used the abundance of a covariate in species richness models.

		Abundance			Species richness		
		estimate R-HAR	estimate L-UNH		estimate R-HAR	estimate L-UNH	
Feeding guilds	Mycophagous	4.066 (0.306)	4.201 (0.306)	***	2.25 (0.099)	2.395 (0.106)	*
	Saproxylophagous	2.345 (0.340)	2.533 (0.341)	***	1.339 (0.172)	1.415 (0.180)	NS
	Zoophagous	4.029 (0.154)	4.038 (0.155)	NS	2.099 (0.119)	2.233 (0.124)	*
	Xylophagous	5.056 (0.457)	4.745 (0.457)	***	2.65 (0.077)	2.601 (0.084)	NS
Rarity groups	Common	5.773 (0.341)	5.572 (0.341)	***	3.682 (0.001)	3.776 (0.001)	**
	Rare	2.073 (0.431)	2.27 (0.432)	***	0.744 (0.184)	0.919 (0.1985)	NS
	Total	5.859 (0.326)	5.672 (0.326)	***	3.786 (0.001)	3.889 (0.001)	***

Table 6. Difference in abundance per plot of selected species between ‘recently-harvested’ (R-HAR<30 years ago) or ‘long-established reserves’ (L-UNH>30years ago) plots. Only significant differences are shown (p-value <0.001 after a Bonferroni correction for 150 tests). Only species sampled in at least 10 plots and with more than 20 individuals were analyzed, with generalized linear mixed-effect models and a Binomial error distribution; ‘forest’ was a random factor. Bold indicates significant in occurrence. (*) indicates rare species.

abundance > in R-HAR	abundance > in L-UNH
<i>Ampedus quercicola</i>	<i>Anaspis flava</i>
<i>Anaglyptus mysticus</i>	<i>Anaspis melanopa</i>
<i>Anostirus purpureus</i>	<i>Cis boleti</i>
<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	<i>Clerus mutillarius</i>
<i>Cyclorhipidion bodoanus</i>	<i>Corticeus unicolor</i>
<i>Ernoporicus fagi</i>	<i>Cryptarcha undata</i>
<i>Hemicoelus fulvicornis</i>	<i>Dasytes plumbeus</i>
<i>Hylecoetus dermestoides</i>	<i>Dryocoetes villosus</i>
<i>Leiopus femoratus</i>	<i>Hylis olexai</i>
<i>Litargus connexus</i>	<i>Mycetochara maura</i>
<i>Megatoma undata</i>	<i>Mycetophagus ater</i> (*)
<i>Phymatodes testaceus</i>	<i>Oxylaemus cylindricus</i>
<i>Platycerus caraboides</i>	<i>Paromalus parallelepipedus</i>
<i>Stenocorus meridianus</i>	<i>Ptilinus fuscus</i> (*)
<i>Taphrorychus bicolor</i>	<i>Rhagium bifasciatum</i>
<i>Tetratoma ancora</i>	<i>Scolytus rugulosus</i>
<i>Vincenzellus ruficollis</i>	<i>Thanasimus formicarius</i>
<i>Xyleborinus saxesenii</i>	<i>Tritoma bipustulata</i>
<i>Xyleborus dispar</i>	<i>Trypodendron signatum</i>
	<i>Xyleborus dryographus</i>

Comparing the effects of forest structure, management abandonment and landscape on birds and bats – A. Bouvet, Y. Paillet, F. Archaux, L. Tillon, P. Denis, O. Gilg, F. Gosselin (non publié)

Comparing the effects of forest structure, management abandonment and landscape on birds and bats

AURELIE BOUVET¹, YOAN PAILLET^{1*}, FREDERIC ARCHAU¹, LAURENT TILLON², PASCAL DENIS², OLIVIER GILG³, FREDERIC GOSSELIN¹

¹Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

²Office National des Forêts, Direction de l'Environnement et du Développement Durable, 2 avenue de Saint-Mandé, F-75570 Paris Cedex 12, France

³Réserves Naturelles de France, 6 bis rue de la Gouge, CS 60100, 21803 Quetigny cedex, France

Aurélié BOUVET – aurelie.bouvet@yahoo.fr

Yoan PAILLET – yoan.paillet@irstea.fr, *corresponding author

Frédéric ARCHAU – frederic.archaux@irstea.fr

Laurent TILLON – laurent.tillon@onf.fr

Pascal DENIS – pascal.denis@onf.fr

Olivier GILG – olivier.gilg@gmail.com

Frédéric GOSSELIN – frederic.gosselin@irstea.fr

ABSTRACT

Sustainable forest management aims to preserve biodiversity while producing wood. However, protecting habitat for vertebrates such as birds or bats, whose needs are expressed both locally and at the landscape scale, is particularly challenging. Some controversy still remains concerning the overall impact of forest management on these vertebrates and which features are most important for their conservation both at the stand and landscape scales. Managers need additional scientific evidence to help them balance conservative and integrative management methods. In this study, we evaluate the relative influence of management, stand structure and landscape on bird and bat communities based on data from point counts in managed and unmanaged forest stands in 14 French forests. Total species richness for birds and bats as well as richness for forest birds and edge-specialized bats significantly increased with total dead wood volume. Richness for generalist, omnivorous and cavity-nesting birds was higher in unmanaged stands and gleaner bats were positively influenced by the density of standing dead wood. In contrast, landscape variables had little influence on the different ecological groups but did have major effects at the species level. Though the effects were relatively limited in terms of magnitude, our study confirms the value of dead wood and the importance of management abandonment in ensuring diversity. We confirm that, for integrated conservation strategies to be fully efficient, they must be complemented by setting aside forest reserves because some target species groups depend on structural features found only at sufficient levels in those areas.

Keywords: forest management; strict forest reserve; deadwood; species richness; birds; bats.

1. Introduction

Harvesting activities influence forest structure, composition and dynamics. Managed forests are often simplified ecosystems with fewer favorable habitats and resources for forest dwelling species (Bauhus et al. 2009; Ford et al. 2001). In Europe, after centuries of logging and deforestation, primeval forests have almost completely disappeared (Bengtsson et al. 2000). Furthermore, unmanaged old-growth forests represent less than 1% of the current forested area (Parviainen 2005). As a result, strict forest reserves are progressively being set up (Parviainen et al. 2000) to restore old-growth forest dynamics and enhance specialized forest biodiversity (Norton 1999). In western temperate Europe, however, these reserves are generally small – possibly too small – to meet these objectives (Loehle et al. 2005), especially for vertebrates such as bats and birds which require large territories to breed and forage. One solution advocated by some authors is to mimic old-growth forest attributes such as deadwood or large trees in managed forests (Bauhus et al. 2009). To promote scientifically-based conservation measures in managed areas (Sutherland et al. 2004), a better understanding of the link between biodiversity and forest composition and structure is necessary.

Despite the growing literature comparing managed and unmanaged forests, little work has been done in temperate regions. In their meta-analysis, Paillet et al. (2010) reviewed 49 European papers dealing with the overall impact of forest management on total species richness in flora, fauna and fungi. They showed that (i) flora and arthropods (mostly saproxylic beetles) have frequently been studied, while some other groups including bats, have not; that (ii) the response of bird species groups varied greatly among studies probably due to factors other than management (for example, landscape features); and that (iii) studies were much more numerous in boreal than in temperate regions. We therefore decided to adopt a multi-scale approach to further investigate the rarely studied taxonomic groups (bats and birds) which have shown unclear responses to forest management. We further hope to fill in the gap in knowledge for temperate European regions.

Birds and bats are highly mobile species which quickly respond to changes in their environment. They are influenced by landscape structures such as the spatial distribution of stands within forests and proximity to edges, urban or aquatic areas, but they may also depend on specific forest features to nest and forage (Erickson and West 2003; Imbeau et al. 2003; Zellweger et al. 2013). Their degree of specialization to forest ecosystems and their trophic and nesting preferences may therefore affect their response to forest management and to stand and landscape features. For example, most cavity-nesting forest birds like woodpeckers (Blanc and Martin 2012) require large or decaying trees to nest, and are sensitive to the quantity of forest edges. Both birds and bats react to stand structure and

landscape, but this response may vary between ecological groups and species (Jokimäki and Huhta 1996). Working with ecological groups – composed of species that share a specific resource or behavior – provides us with a pluralistic view of biodiversity which is more likely to correspond to ecological mechanisms (Kotze and O'Hara 2003). However, species belonging to the same ecological group may also react differently to the same factor; this raises the question of whether ecological traits are reliable predictors of species response to the studied gradients (e.g. Seabloom et al. 2011).

In this study, we first explored the differences in bird and bat communities between managed and unmanaged stands. We then related these differences to various stand and landscape attributes reported to be influential. We hypothesized that (i) the response of total bird species richness to forest management would interact with landscape variables such as total forest cover (Ansell et al. 2011); (ii) that forest specialist species would be more sensitive to local forest attributes than to landscape; and (iii) that the reverse would be true for more generalist species groups (Jokimäki and Huhta 1996). Forest specialist bird richness was also expected to be higher in unmanaged than in managed forests (Devictor et al. 2008; Gregory et al. 2007), while cavity-nesting species would be more dependent on dead wood than on other forest attributes (Kroll et al. 2012; Smith 2007). For bats, we hypothesized that (i) total richness would be related to deadwood as they use it for roosting and foraging (Kroll et al. 2012) and (ii) edge-dwelling species richness would depend on the proximity to internal or external forest edges (Adams et al. 2009; Archaux et al. 2013). In addition to these main hypotheses, the response of various groups (notably feeding guilds) and species was tested against the same set of variables in order to better understand the community response. Finally, by identifying the features and the scale which influence bird and bat communities, we aim to provide managers with sustainable forest management guidelines which better integrate biodiversity-friendly practices.

1. Materials and methods

1.1. Study sites and plot selection

Our study was carried out in 14 French forests: nine lowland forests and five mountain forests for birds; and seven out of the nine lowland forests for bats (Figure 1). Each forest contained both managed stands and strict reserves where no trees had been harvested for 44.7 years on average (SD: 33.9 years). The mean total surface area of reserves was 608ha (SD: 762ha), but most of the time, the reserved area was scattered around the forest in smaller units (mean: 187ha, SD: 251ha). Study stands were voluntarily chosen to reflect native tree species composition only– and were dominated by beech (*Fagus sylvatica*) and

oaks (*Quercus robur* and *Q. petraea*) in the lowlands; and beech, white fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) in the mountains.

In each lowland forest, a variable number of randomly located plots were chosen in unmanaged stands, and in managed stands within 5 km of a reserve boundary (Table 1). The plots were drawn on a regular grid. In the field, we controlled for soil conditions in the unmanaged and managed plots within the same forest to avoid site condition biases. In the mountain forests, plot location was randomized only in the reserves and corresponding plots in the managed forest were specifically chosen to reflect similar site conditions (soil, elevation, aspect) and to avoid elevation bias. For safety reasons, bat sampling was only performed in the lowland forests. Overall, 201 plots were selected for birds and 121 for bats (Table 1).

1.2. Forest structure characterization

In the field, we characterized stand composition and quantified living and dead wood on each plot. We modified the protocol developed for the lowlands slightly to adapt it to the rougher conditions in the mountains, as follows. In each lowland plot, we recorded Diameter at Breast Height (DBH) of all living trees with a DBH of more than 20 cm (resp. more than 30 cm in mountain forests) present within a fixed relascope angle of 2° (3° in mountain forests). For instance, a tree with a DBH of 60 cm was sampled at a maximum distance of 30 m from the center of the plot (20 m in mountain forests) and accounted for a basal area of 1 m²/ha (2.25 m²/ha in mountain forests). The diameter of living trees with 7.5 < DBH < 20 cm (30 cm in mountain forests) was recorded within a fixed radius of 10 m (314 m²). Species was determined for all the recorded living trees, though the two oak species (*Q. robur* and *Q. petraea*) were not differentiated.

Diameter and height of snags (height > 1 m) and stumps (height ≤ 1 m), and the diameter and length of logs with a DBH of more than 30 cm, were measured within a radius of 20 m (1257 m²) from the center of the plot. Snags with a diameter < 30 cm were measured within a 10 m radius. Finally, logs with a diameter < 30 cm were measured along a 60 m line intersect (Woodall and Williams 2005).

Cover vegetation was visually estimated as a percentage within a radius of 18 m from the plot center (1017.36 m²). Three different vegetation layers were defined based on tree height: 2-8 m, 8-16 m, and above 16 m. To obtain a cumulative cover index for each plot, we summed the percentages of the three layers. As a result, in our analyses the cumulative cover index may be greater than 100%.

Finally, we calculated six stand structure variables for each plot: (i) total volume per hectare of living trees; (ii) total volume per hectare of dead trees; (iii) density per hectare of living

trees; (iv) density per hectare of standing dead trees and snags; (v) living tree species richness per plot (trees with DBH>7.5 cm); and (vi) cumulative vegetation cover.

1.3. Landscape variables

Using GIS (ESRI® ArcMap™ 10.0), we derived the following variables from the National Geographic Institute's (IGN) BD Topo© map layers: (i) forest cover within a radius of 1000m from each plot; distances between each plot and (ii) the nearest internal edge; (iii) paved or unpaved roads and (iv) water body. Internal edges included gaps (>300m²), roads or paths without canopy cover on aerial photos from SCAN25 (IGN). In addition, distances to nearest external edges (ecotone between wooded areas and either urban or farmed area) were calculated using the CORINE Land Cover 2006 maps, grouping the following wooded landcover types: deciduous, coniferous, and mixed forests, sclerophyllous vegetation and forests and shrub vegetation in mutation.

1.4. Bird and bat censuses

Birds were inventoried following the French Breeding Bird Survey protocol (Jiguet et al. 2012). Different trained ornithologists participated in the bird counts during different years, but all the plots in the same forest were sampled by the same person the same year (so that the observer effect is partly embedded in forest and year effect, but not in our main factors). Each plot was surveyed twice a year, in April-May for early nesters and in May-June for late breeders. Each count lasted five minutes and took place within one to four hours after sunrise. All birds seen or heard within 100 m of the plot center were counted. Wetland birds were excluded from our analyses as their habitat preferences are likely to be independent of the structural and landscape features targeted in this study. We also excluded raptors (<1% of the birds recorded) for which point counts are an inappropriate sampling method.

Bats were recorded following a protocol based on echolocation (heterodyne and time expansion). Pettersson D980 and D240x detectors were used, associated with portable Marantz PMD620 digital recorders. Unknown and unsure heterodyne signals were analyzed with Batsound 3.31 software (Barataud 2012a). For each species, bat activity was assessed in terms of number of contacts per minute. A contact was either a single signal or a short sequence of signals over a maximum duration of 5 seconds. Each bat count was carried out by a team of two experienced chiropterologists for thirty minutes, three times each year in April-May, June-July and August-September. As for birds, all the plots in the same forest were sampled by the same team, though teams varied among forests. Recording occurred at sunset on nights with no rain or wind and with temperatures above 5°C, when bat activity was more intense. No recording occurred within five days of a full moon since moonlight can

negatively impact the amount of signaling (Römer et al. 2010). Species that were only identified to genus level were not included in the analyses.

Data were treated at three levels: total species richness; ecological group richness; and the presence/absence of common bird and bat species. We included species whose frequency in our dataset was between 15 and 90% (see Appendix 2). We extended the more typical 20-80% frequency range (e.g. Verheyen et al. 2004) in order to include six bat species and two bird species whose frequency was either slightly below 20% or slightly above 80%. In addition, bird species that were represented in less than 15% of the total censuses but in more than 15% of the censuses in their respective habitats (lowland or mountain) were also analyzed but only for those habitats. This was the case for *Coccothraustes coccothraustes*, *Streptopelia turtur*, *Dendrocopos medius* and *Oriolus oriolus* in the lowlands and *Periparus ater* in the mountains (Appendix 2).

Bird species were classified into three ecological groups for which we expected contrasted responses (see Appendix 2) based on habitat specialization, nesting site and diet as in Gregory et al. (2007).

Bat species ecological groups were derived from Barataud (2012b) based on their hunting behavior (gleaner species and edge species, Appendix 3). The ecological groups used for birds could not be fully extended to bats because (i) the information on habitat specialization for bats is very scarce, (ii) the bat species in our study breed either in tree (or artificial) cavities (but not in foliage nor on the ground), and (iii) all are insectivores.

2. Statistical analyses

All data exploration and analyses were performed with R software version 2.15.2 (R Core Team 2012). Data exploration was conducted following Zuur et al. (2010) recommendations: we checked for the absence of outliers and the homogeneity of variance, collinearity and interactions between variables. In particular, collinear variables were not included in the same models in the analyses. Thirteen explanatory variables were tested including management type (managed vs. unmanaged), elevation (lowland vs. mountain), six structural variables (total living tree volume and density, total deadwood volume, snag density, tree species richness and vegetation layer) and five landscape variables (forest cover within 1000 m, distances to the nearest internal and external edge, water body and road). We excluded the variable “time since last harvesting” from our final analyses because data were not available for all the plots and this would have led us to reduce our sample size. Including this variable did not improve our models in preliminary analyses (results not shown); therefore, we preferred to keep the original dataset and use management type as

the main variable of anthropic pressure. Silvicultural treatment was also excluded, since it was biased by elevation: most of the uneven-aged forests were located in the mountains whereas the even-aged forests were all located in lowlands.

Data were analyzed using generalized linear mixed models (GLMM, Bolker et al. 2009) in the lme4 package (function: glmer, Bates et al. 2013). As two plots from the same forests are more likely to be similar than two plots from different forests, we incorporated “forest” as a random effect to take this source of spatial auto-correlation into account. We used Poisson error distribution for count data (total richness and ecological group richness) and binomial error distribution for species occurrence. An additional “plot” random effect on the intercept was systematically added to every model to take into account potential over-dispersion in the data.

As our sample was relatively small, we selected the best models based on Akaike Information Criteria corrected for small samples (AICc, Burnham et al. 2011). We did a forward stepwise variable selection, stopping the procedure when the model was not improved by at least two points in AICc by any additional variable (Zhong et al. 2012).

3. Results

A total of 57 birds and 19 bat species were recorded in the study sites (Appendix 2 and 3). Mean bird species richness per plot was 10.6 species, and ranged from 3 to 20. Mean bat species richness per plot was 3.5 species, and ranged from 0 to 13. The most commonly contacted species are listed in Appendices 2 and 3.

3.1. Species richness

Except for gleaner bats, all the models selected had AICc values at least 2 points lower than the null model (Table 3). Total bird richness increased significantly with total deadwood volume (Table 4) but the magnitude was low: e.g. an increase in deadwood from 0 to 40m³/ha corresponded to a mean increase of only 0.46 species per plot (Figure 2). The richness of specialist forest birds increased significantly ($p=0.015$) with the distance to the nearest external edge, but only by 0.36 species from 0 to 600m inside the forest. Regarding diet groups, phytophagous and omnivorous birds were both significantly more numerous in unmanaged stands (respectively 0.20 and 0.72 more species), whereas insectivorous birds decreased significantly with increasing density of living trees: 0.53 fewer species between 0 and 500 stems/ha. Concerning nestingsite groups, species richness for tree foliage-nesters and cavity-nesters was also significantly higher in unmanaged stands (respectively 0.49 and 0.74 more species), with an additional negative effect of elevation for cavity-nesters. As for

insectivores, ground nester richness decreased with the density of living trees: 0.54 fewer species from 0 to 500 stems/ha.

Total bat richness increased significantly with total deadwood volume but only by 0.33 species from 0 to 40m³/ha (Table 4, Figure 2). The same significant effect was detected for edge-species richness but with an even lower magnitude (0.16 species from 0 to 40m³/ha). The richness of gleaners was positively related to the distance to the nearest water body but not significantly ($p=0.08$).

3.2. Species occurrences

The twenty-two most frequent bird species were analyzed (Appendix 1). Elevation was selected in the best model for a total of seven species. There were significantly higher occurrences in lowlands for five species (*Certhia brachydactyla*, *Cyanistes caeruleus*, *Parus major*, *Poecile palustris*, and *Dendrocopos major*) and conversely for two (*Erithacus rubecula* and *Regulus ignicapillus*).

Structural variables were selected in the best models as a single variable for three species (*Garrulus glandarius*, *O. oriolus*, *Sylvia atricapilla*) or coupled with other variables for six other species (*C. caeruleus*, *D. medius*, *Phylloscopus sibilatrix*, *S. turtur*, *Troglodytes troglodytes* and *Turdus merula*). However, the effect of structural variables was significant for only four out of these nine species: *D. medius* and *T. troglodytes* occurred more in stands with high volumes and low densities of living wood. *T. merula* occurred more in stands with high volumes whereas *G. glandarius* occurred less.

Two landscape variables contributed to the best models for four species and when they were combined with other variables for four additional species (Appendix 1). The most frequently selected landscape variable was distance to the nearest road: *P. major* was significantly more frequent near roads whereas the trend for *P. palustris* was the opposite. Distance to internal edge significantly influenced the occurrence of four species: (i) *E. rubecula*, *Phylloscopus sibilatrix* and *Turdus viscivorus* all occurred more frequently away from internal edges; (ii) *Sitta europaea* occurred significantly more often in forest cores.

Interestingly, all six species for which management was selected as the best predictor in the final model (*C. brachydactyla*, *Columba palumbus*, *D. major*, *P. major*, *T. merula* and *Turdus philomelos*). were in fact significantly more frequent in unmanaged stands.

Finally, for *Fringilla coelebs* and *Periparus ate*, the null model performed better than all the other models tested.

The eight most frequent bat species were analyzed (Appendix 1). Structural variables were the best predictors for four species but the effect was significant for only two: *Nyctalus leisleri* preferred stands with high tree densities and *Pipistrellus pigmaeus* occurred more in stands

with a larger volume of deadwood. Landscape variables were selected for five species, but the effect was never significant.

Globally, despite lower levels of significance, the magnitude of the effects for individual species was generally higher than for species groups (Appendix 1).

4. Discussion

The purpose of our study was to assess the relative importance of stand structure, management abandonment and landscape on birds and bats. Few of our hypotheses were verified apart from a clear effect on total richness of bats. Both total richness of bats and birds increased with deadwood volume, while structural variables and management abandonment had a greater influence on ecological groups: out of nine groups, five responded to structural variables and three to management abandonment. At the species level, the results were more heterogeneous with a greater influence of landscape features, which were often combined with structural and management variables. However, the magnitude of the effects we detected was generally low for total species richness and ecological group richness, though it was higher at the individual species level. We did find a significant effect of elevation in some cases, but this is likely to be related to the different biogeographical affinities of groups and species, and will not be discussed further here.

4.1. Local deadwood and living trees quantities are the main drivers of bird and bat communities

Deadwood was the main driver positively affecting total species richness for birds and bats, including edge bat species. These results confirm our hypothesis for total bat richness only (Erickson and West 2003). Deadwood provides food, shelter and roosting sites for many bird and most bat species (Ford et al. 2001; Regnery et al. 2013). Both over-mature and dead trees provide essential microhabitats (e.g. cavities, cracks and coarse bark) for specialized species to nest (Laiolo et al. 2004; Regnery et al. 2013; Vuidot et al. 2011).

While the effect of deadwood is well-known for bird species nesting in cavities or primarily foraging on saproxylic insects (e.g. Zarnowitz and Manuwal 1985), the fact that this effect extends to the entire community is more surprising (Khanaposhtani et al. 2012; Laiolo et al. 2004). Deadwood not only provides habitat for many species such as woodpeckers or tits, the total amount of deadwood may also indicate increasing stand maturity, which may in turn favor breeding bird density and richness (but see Donald et al. 1998; Hobson and Bayne 2000). However, the most surprising result related to deadwood in our study was its apparent lack of influence on cavity-nesters, both at the group and species levels, even though our data set included two woodpeckers and six cavity-nesting species. In our study forests,

deadwood may only be a limiting factor for species abundance, not for the overall diversity of the guild.

As density of living trees increased, the richness of insectivores and ground nesters decreased. Most ground nesting bird species such as *P. collybita* or *S. atricapilla*, need the presence of a well-developed shrub and herbaceous vegetation to breed and forage (Fuller and Whittington 1987). Forest trees compete with these two vegetation layers for light and water resources; thus, a high density of living trees is generally detrimental to lower-stratum vegetation and, as a consequence, to the birds that depend upon it. Assuming that the density of living trees is a proxy for canopy closure (see Table 2 for mean vegetation cover), we may also expect closed stands to limit the availability of insects through negative cascading effects on ground plants and shrubs, thereby reducing bird densities and nesting success (Bakermans et al. 2012). At the species level, living trees (either in terms of density or volume) had contrasting effects, being positive for *T. merula* but detrimental to *G. glandarius*.

Among bats, no clear response was found for gleaner species, although they hunt within the canopy or close to the ground (Dietz et al. 2009) and may be influenced by the vertical structure of living trees. We also expected edge species to be associated to the proximity of internal or external edges, but instead, their richness actually increased with the total amount of deadwood. One possible explanation is that, at the stand scale, decaying trees create temporary gaps in the canopy. The foraging activity of *Myotis* species has been experimentally shown to be higher in open or semi-open canopy conditions where they hunt more efficiently (Brigham et al. 1997). Furthermore, bats may be more easily detected in more open forest: indeed, dense foliage reduces the chances of detection from the ground when intercepting calls of all species (Adams et al. 2009; Kalcounis et al. 1999; Menzel et al. 2005). Archaux et al. (2013) revealed a similar problem on the detection probability of most edge species. Finally, the positive role of deadwood was only weakly supported by the analyses at the species level. Indeed, only *P. pygmaeus* preferred stands with larger amounts of deadwood, whereas *N. leisleri* was positively influenced by the density of living trees. None of the other species showed a clear pattern.

4.2. Management abandonment favors most bird ecological groups

Management abandonment enhanced the richness of three ecological groups of birds (phytophages, omnivores and hole-nesters) as well as the occurrence of six individual species (Appendix 1). The fact that our models selected management instead of single structural stand variables such as deadwood, suggests that either stand suitability depends on a combination of factors not revealed in our analyses, or that we failed to test the

appropriate factor (see Laiolo et al. 2004). In particular for cavity-nesters, the presence of deadwood is not the only driver. Indeed, unmanaged stands may not only provide more favorable habitats and richer resources, less human disturbance from harvesting or leisure activities may benefit bird species (Hagar et al. 1996; Riffell et al. 1996). Interestingly, total species richness was not systematically higher in unmanaged stands – a result previously found by Paillet et al. (2010) – nor was total richness influenced by landscape variables as we had hypothesized. Finally, the positive effect of abandonment on phytophagous and omnivorous species is very surprising as these rather generalist species are known to adapt to a large array of trophic situations. In the reserves, they may benefit from a more favorable combination of resources and sites that increases their richness.

Despite clear structural differences between managed and unmanaged forests in our study, differences in bird diversities remained limited for all groups. One explanation might be that the species have not yet had time to re-colonize the favorable niches available in the forest reserves. In other words, colonization credit may still exist for these species (Hanski 2000). However, birds' good dispersal ability and relatively high growth rate make this hypothesis implausible at the time scale considered in our study. A second reason may be that management abandonment is too recent for the stands to have recovered old-growth forest characteristics and natural processes (Paillet et al. 2010). Indeed, many of the reserves studied may still bear the marks of past management practices and thus still be very similar to their managed counterparts (Ansell et al. 2011). This may be true despite the clear distinction in terms of deadwood attributes (Table 2). Finally, the reserves may be too small to have a significant effect on bird populations, whose territories are generally similar in size or even larger than the reserves; the benefits of a reserve could hence be diluted by nearby logging practices.

4.3. Landscape features have little influence on birds and bats

Landscape configuration had very limited influence on birds and bats at the community or group levels. Only the diversity of forest specialist birds, hypothesized to be favored mostly by management abandonment, was actually related to the distance to forest edge, being higher in the forest interior. This suggests that our forest specialist group includes a number of forest edge-sensitive birds. Yet among the forest specialist species, only *S. europaea* clearly avoided external edges. Forest birds probably prefer the forest core due to foraging habits, resource availability, biotic interactions, microclimatic features and vegetation structure (McCollin 1998). Our results also show that internal edges, which encompass a large array of types (canopy gaps, roads, clearcuts), seem to be detrimental to some forest specialists (*P. palustris*, *P. sibilatrix*) as well as to certain non-specialist species (*E. rubecula*,

T. viscivorus). In particular, among the different types of edges we tested, roads only had an influence at the species level. This reinforces the idea that ecological groups are not always a good proxy for species response. More generally, it should also be noted that in the managed forest landscapes we studied, logging and roads caused a perforated, rather than a truly fragmented landscape (Laiolo et al. 2004). This partly explains why landscape features were not the main drivers of the communities we studied, contrary to the results obtained in numerous earlier studies (e.g. Devictor et al. 2008).

5. Conclusions and implications for forest management and conservation

Our results demonstrate the importance of deadwood as a driving factor for forest dwelling bird and bat communities. However, the magnitude of the positive effect was low, as had already been demonstrated for saproxylic beetles and fungi in temperate forests (Lassauce et al. 2011). As the forest reserves we studied were relatively small, their effects on bird and bat communities may be diluted in the matrix of managed stands, especially for mobile species such as birds and bats. However, very large volumes of deadwood significantly improved species richness for both groups. In France, such large volumes can only be found in strict forest reserves where management has been abandoned for a long time. At the ecological group level, management abandonment was the main positive driving factor for several groups of birds; this further emphasizes the importance of setting aside forest reserves. Despite their relatively small size and recent management abandonment, the reserves we studied may play an important role in the conservation of certain ecological groups or even species, in particular specialized taxa such as cavity-nesting birds. Finally, the response to a given ecological gradient of species belonging to the same ecological group varied widely and showed strong, yet often noisy, responses to structure and landscape variables. Landscape patterns played stronger roles for species than for species groups or for the entire community. This emphasizes the limits of using ecological groups to predict species response and the need for larger datasets to precisely estimate species-level responses.

In terms of conservation and biodiversity-oriented integrated forest management, our results could help managers to adapt their practices to the target species. For example, if the local objective is to increase forest bird or bat populations in general, enhancing the levels of deadwood in managed areas in addition to setting aside strict forest reserves seems to be a valuable strategy. If the objective is to preserve a particular ecological group or species, such a strategy must be refined and adapted to the requirements of the group or the species.

Furthermore, tree species diversity does not seem to be as crucial as claimed in earlier studies (Donald et al. 1998; Zhang et al. 2013), at least in our context where native tree

species dominated. Our findings may help managers use sound scientific knowledge in addition to their own field expertise to better orient their biodiversity-friendly practices. Such an approach could also be developed for red-listed species or species targeted by specific conservation measures, and local structural features, management effects and landscape patterns could be integrated in multi-scale analyses. However, the biodiversity data required for such analyses remain difficult to gather and only long-term research and monitoring will help answer such complex conservation issues.

Acknowledgments

We are indebted to the many ornithologists and chiropterologists involved in the project. Without their implication, no data would have been available for this research. We thank A. Perthuis (ONF), D. Barré (ONF), I. Bassi (ONF), J. Bernard (ONF), S. Coulette (RNN Ballons Comtois), T. Darnis (ONF), B. Devaux (ONF), C. Druesne (RNN Ventron), B. Fauvel (ONF), T. Freund (ONF), V. Godreau (ONF), J. L'Huillier (ONF), F. Malgouyres (ONF), C. Marck (ONF), P. Millarakis (ONF), J. Rosset (RNN Haute Chaine du Jura) and R. Truckenwald (ONF). We also thank V. Moore for polishing the language of this paper. This research was funded by the French Ministry in charge of Ecology (Convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB and the program "Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques" (BGF), convention GNB 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, no CHORUS 2100 214 651) and the Office National des Forêts (Convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008).

7. References cited

- Adams, M.D., Law, B.S., French, K.O., 2009. Vegetation structure influences the vertical stratification of open- and edge-space aerial-foraging bats in harvested forests. *Forest Ecology and Management* 258, 2090-2100.
- Ansell, F.A., Edwards, D.P., Hamer, K.C., 2011. Rehabilitation of Logged Rain Forests: Avifaunal Composition, Habitat Structure, and Implications for Biodiversity-Friendly REDD+. *Biotropica* 43, 504-511.
- Archaux, F., Tillon, L., Fauvel, B., Martin, H., 2013. Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: importance of mature and regeneration stands. *Le Rhinolophe*, 47-58.
- Bakermans, M.H., Rodewald, A.D., Vitz, A.C., 2012. Influence of forest structure on density and nest success of mature forest birds in managed landscapes. *Journal of Wildlife Management* 76, 1225-1234.
- Barataud, M., 2012a. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe: Identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotope.

Barataud, M., 2012b. Rapport d'étude: Fréquentation des prairies de fauche par les chiroptères en chasse dans les Alpes du Sud. 28.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., 2013. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigenfaces.

Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258, 525-537.

Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132, 39-50.

Blanc, L.A., Martin, K., 2012. Identifying suitable woodpecker nest trees using decay selection profiles in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *Forest Ecology and Management* 286, 192-202.

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

Brigham, R.M., Grindal, S.D., Firman, M.C., Morissette, J.L., 1997. The influence of structural clutter on activity patterns of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology* 75, 131-136.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K.P., 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 23-35.

Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507-514.

Dietz, C., Von Helversen, O., Nill, D., 2009. L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord : Biologie, caractéristiques, protection. Delachaux et Niestlé, Paris.

Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D., Gough, S.J., 1998. Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biological Conservation* 85, 183-197.

Erickson, J.L., West, S.D., 2003. Associations of bats with local structure and landscape features of forested stands in western Oregon and Washington. *Biological Conservation* 109, 95-102.

Ford, H.A., Barrett, G.W., Saunders, D.A., Recher, H.F., 2001. Why have birds in the woodlands of Southern Australia declined? *Biological Conservation* 97, 71-88.

Fuller, R.J., Whittington, P.A., 1987. Breeding bird distribution within Lincolnshire ash-lime woodlands: the influence of rides and the woodland edge. *Acta Oecologica/Oecologia Generalis* 8, 259-268.

- Gregory, R.D., Vorisek, P., Van Strien, A., Gmelig Meyling, A.W., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis* 149, 78-97.
- Hagar, J.C., McComb, W.C., Emmingham, W.H., 1996. Bird communities in commercially thinned and unthinned Douglas-fir stands of western Oregon. *Wildlife Society Bulletin* 24, 353-365.
- Hanski, I., 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici* 37, 271-280.
- Hobson, K.A., Bayne, E., 2000. The effects of stand age on avian communities in aspen-dominated forests of central Saskatchewan, Canada. *Forest Ecology and Management* 136, 121-134.
- Imbeau, L., Drapeau, P., Mönkkönen, M., 2003. Are forest birds categorised as "edge species" strictly associated with edges? *Ecography* 26, 514-520.
- Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* 44, 58-66.
- Jokimäki, J., Huhta, E., 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: A multi-scale approach. *Ornis Fennica* 73, 97-113.
- Kalcounis, M.C., Hobson, K.A., Brigham, R.M., Hecker, K.R., 1999. Bat activity in the boreal forest: Importance of stand type and vertical strata. *Journal of Mammalogy* 80, 673-682.
- Khanaposhtani, M.G., Kaboli, M., Karami, M., Etemad, V., 2012. Effect of Habitat Complexity on Richness, Abundance and Distributional Pattern of Forest Birds. *Environmental Management* 50, 296-303.
- Kotze, D.J., O'Hara, R.B., 2003. Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia* 135, 138-148.
- Kroll, A.J., Lacki, M.J., Arnett, E.B., 2012. Research needs to support management and conservation of cavity-dependent birds and bats on forested landscapes in the Pacific Northwest. *Western Journal of Applied Forestry* 27, 128-136.
- Laiolo, P., Rolando, A., Valsania, V., 2004. Responses of birds to the natural re-establishment of wilderness in montane beechwoods of North-western Italy. *Acta Oecologica* 25, 129-136.
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11, 1027-1039.
- Loehle, C., Wigley, T.B., Rutzmoser, S., Gerwin, J.A., Keyser, P.D., Lancia, R.A., Reynolds, C.J., Thill, R.E., Weih, R., White, D., Wood, P.B., 2005. Managed forest landscape structure

and avian species richness in the southeastern US. *Forest Ecology and Management* 214, 279-293.

McCollin, D., 1998. Forest edges and habitat selection in birds: A functional approach. *Ecography* 21, 247-260.

Menzel, J.M., Menzel Jr, M.A., Kilgo, J.C., Ford, W.M., Edwards, J.W., McCracken, G.F., 2005. Effect of habitat and foraging height on bat activity in the coastal plain of South Carolina. *Journal of Wildlife Management* 69, 235-245.

Norton, D.-A., 1999. Forest reserves, In *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. ed. M.L.J. Hunter, pp. 525-555. Cambridge University Press, Cambridge.

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

Parviainen, J., 2005. Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. *Forest Snow and Landscape Research* 79, 9-18.

Parviainen, J., Bücking, W., Vandekerckhove, K., Schuck, A., Päivinen, R., 2000. Strict forest reserves in Europe: Efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). *Forestry* 73, 107-118.

R Core Team, 2012. *R: A language and environment for statistical computing.*, ed. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.F., Kerbiriou, C., 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators* 34, 221-230.

Riffell, S.K., Gutzwiller, K.J., Anderson, S.H., 1996. Does repeated human intrusion cause cumulative declines in avian richness and abundance? *Ecological Applications* 6, 492-505.

Römer, H., Lang, A., Hartbauer, M., 2010. The signaller's dilemma: A cost-benefit analysis of public and private communication. *PLoS ONE* 5.

Seabloom, E.W., Benfield, C.D., Borer, E.T., Stanley, A.G., Kaye, T.N., Dunwiddie, P.W., 2011. Provenance, life span, and phylogeny do not affect grass species' responses to nitrogen and phosphorus. *Ecological Applications* 21, 2129-2142.

Smith, K.W., 2007. The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. *Ibis* 149, 183-192.

Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M., Knight, T.M., 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 305-308.

- Verheyen, K., Vellend, M., Van Calster, H., Peterken, G., Hermy, M., 2004. Metapopulation dynamics in changing landscapes: A new spatially realistic model for forest plants. *Ecology* 85, 3302-3312.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats in France. *Biological Conservation* 144, 441-450.
- Woodall, C., Williams, M.S., 2005. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program, In General Technical Report - North Central Research Station. p. 47. USDA Forest Service.
- Zarnowitz, J.E., Manuwal, D.A., 1985. The effects of forest management on cavity-nesting birds in northwestern Washington. *Journal of Wildlife Management* 49, 255-263.
- Zellweger, F., Braunisch, V., Baltensweiler, A., Bollmann, K., 2013. Remotely sensed forest structural complexity predicts multi species occurrence at the landscape scale. *Forest Ecology and Management* 307, 303-312.
- Zhang, J., Kissling, W.D., He, F., 2013. Local forest structure, climate and human disturbance determine regional distribution of boreal bird species richness in Alberta, Canada. *Journal of Biogeography* 40, 1131-1142.
- Zhong, W., Zhang, T., Zhu, Y., Liu, J.S., 2012. Correlation pursuit: Forward stepwise variable selection for index models. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B: Statistical Methodology* 74, 849-870.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 3-14.

Tables and figures captions

Figure 1: Location of the study sites. Each forest contained both managed and unmanaged areas. Bats were sampled in 7 lowland forests only (elevation < 800 m): Auberive, Chizé, Citeaux, Fontainebleau, Haut-Tuilleau, Rambouillet and Verrières.

Figure 2: Relationship between total species richness for birds and bats and total deadwood volume. The plain line represents the model and dashed lines the corresponding 95% confidence intervals. UNM = Unmanaged plots, MAN = Managed plots.

Table 1: Number of plots comparing birds and bats in managed and unmanaged French forests

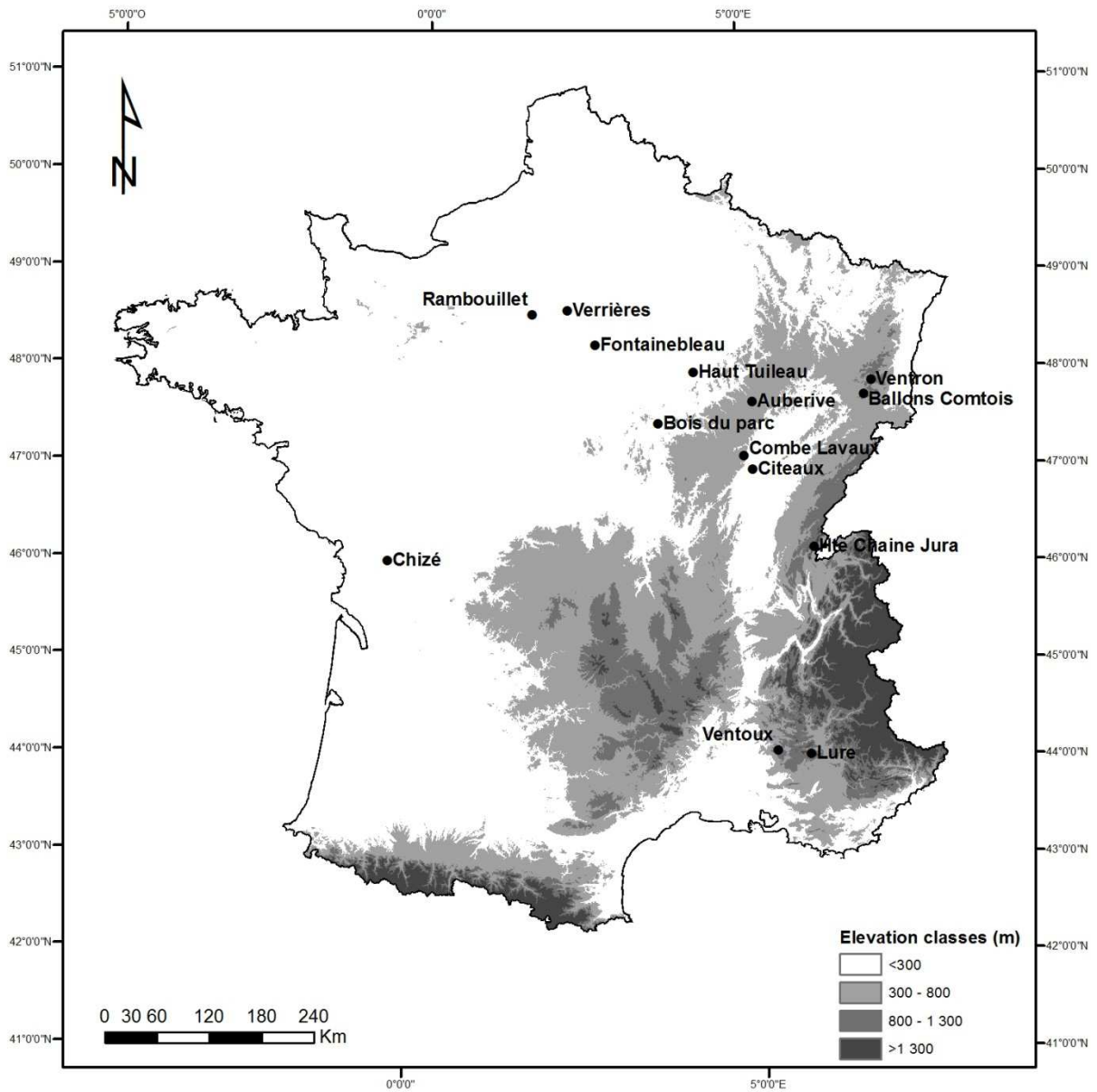
Table 2: Summary of the forest structure and landscape variables used in the analyses. Densities, volumes and species richness of living trees were calculated for individuals with a diameter at breast height (DBH) greater than 7.5 cm.

Table 3: Akaike Information Criterion corrected for small samples (AICc) on the best model selected by stepwise procedure (Generalized Linear Mixed Model with Poisson error distribution and forest and plot random effects). AICc's for the model with management as a single explanatory variable and for the null model (both including forest and plot random effects) are presented for comparison.

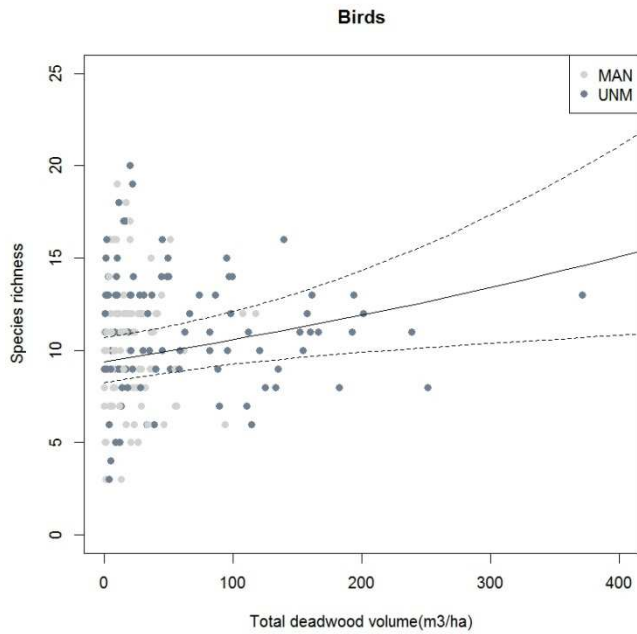
Table 4: Results of the generalized linear mixed models (GLMM) with Poisson error distribution and forest and plot as random effects. SE: standard error derived from the model; *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; (*) $p < 0.1$. UNM: unmanaged stands; MON: mountain stands.

FIGURES

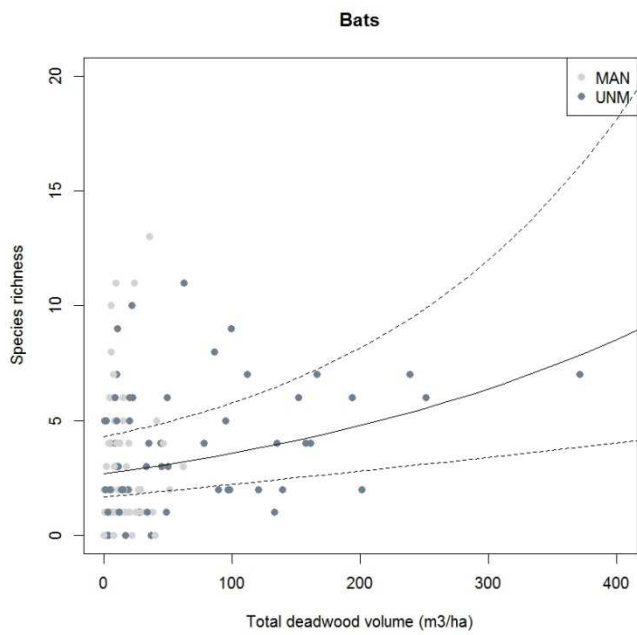
Figure 1: Location of the study sites. Each forest contained both managed and unmanaged areas. Bats were sampled in 7 lowland forests only (elevation < 800 m): Auberive, Chizé, Citeaux, Fontainebleau, Haut-Tuilleau, Rambouillet and Verrières.



- 1 Figure 2: Relationship between total species richness for birds and bats and total deadwood
- 2 volume. The plain line represents the model and dashed lines the corresponding 95%
- 3 confidence intervals. UNM = Unmanaged plots, MAN = Managed plots.



4



5

6 **TABLES**

7 Table 1: Number of plots comparing birds and bats in managed and unmanaged French
8 forests

	Management	Lowland	Mountain	Sub-total	Total
Birds	Managed	73	29	102	201
	Unmanaged	70	29	99	10
Bats	Managed	61		61	121
	Unmanaged	60		60	11

12

13 Table 2: Summary of the forest structure and landscape variables used in the analyses.
 14 Densities, volumes and species richness of living trees were calculated for individuals with a
 15 diameter at breast height (DBH) greater than 7.5 cm.

Variables	Managed			Unmanaged		
	min	max	mean	min	max	mean
Total deadwood volume (m ³ /ha)	0.0	117.4	20.9	0.0	371.2	59.9
Total volume of living trees (m ³ /ha)	0.0	532.2	219.0	0.0	640.7	257.7
Density of standing dead trees and snags (n/ha)	0.0	222.8	17.3	0.0	318.3	41.5
Density of living trees (n/ha)	0.0	1624.3	538.1	0.0	2166.0	645.2
Cumulative vegetation cover (%)	15.0	175.0	94.0	44.0	135.0	96.1
Tree species richness	0.0	7.0	3.3	0.0	7.0	3.6
Forest cover (%)	59.6	100.0	88.3	45.3	100.0	88.8
Distance to the nearest internal edge (m)	0.0	451.0	87.4	0.0	419.0	108.1
Distance to the nearest external edge (m)	43.4	3205.4	764.6	52.4	3069.6	839.5
Distance to the nearest road (m)	4.7	335.9	84.5	0.9	769.0	127.8
Distance to the nearest water body (m)	23.1	2407.5	622.6	3.0	2735.8	559.1

16

17 Table 3: Akaike Information Criterion corrected for small samples (AICc) on the best model
 18 selected by stepwise procedure (Generalized Linear Mixed Model with Poisson error
 19 distribution and forest and plot random effects). AICc's for the model with management as a
 20 single explanatory variable and for the null model (both including forest and plot random
 21 effects) are presented for comparison.

	Ecological group	Explanatory variables	Best model	Null model	Management model
Birds	Total richness	Total deadwood volume	157.6	162.5	159.8
	Forest specialists	Distance to the nearest external edge	197.9	202.0	203.3
	Phytophages	Management	173.9	177.4	
	Insectivores	Number of living trees	127.1	131.0	133.0
	Omnivores	Management	136.6	139.2	
	Tree foliage nesters	Management	143.7	144.8	
	Cavity-nesters	Management + Elevation	175.0	184.0	179.8
	Ground nesters	Number of living trees	95.2	101.3	102.5
Bats	Total richness	Total deadwood volume	170.1	178.5	174.8
	Gleaners	Distance to the nearest water body	149.1	149.5	151.0
	Edge species	Total deadwood volume	116.1	119.4	120.1

22

23 Table 4: Results of the generalized linear mixed models (GLMM) with Poisson error
 24 distribution and forest and plot as random effects. SE: standard error derived from the
 25 model; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1. UNM: unmanaged stands; MON: mountain
 26 stands.

	Response variables	Explanatory variables	Estimate	SE	p	
Birds	Total richness	Intercept	2.2405	0.0662	<0.001	***
		Total deadwood volume	0.0012	0.0004	0.007	**
	Forest specialists	Intercept	1.1980	0.1014	<0.001	***
		Distance to the nearest external edge	0.0002	0.0001	0.012	*
	Phytovores	Intercept	-0.8918	0.2189	<0.001	***
		Management (UNM)	0.4008	0.1716	0.020	*
	Insectivores	Intercept	1.46337	0.088	<0.001	***
		Density of living trees	-0.0003	0.0001	0.0119	*
	Omnivores	Intercept	1.6658	0.0692	<0.001	***
		Management (UNM)	0.1272	0.0584	0.029	*
	Tree foliage nesters	Intercept	1.3281	0.0951	<0.001	***
		Management (UNM)	0.1214	0.0674	0.072	(*)
	Cavity nesters	Intercept	1.2783	0.0966	<0.001	***
		Management (UNM)	0.1878	0.0745	0.012	*
		Elevation (MON)	-0.4766	0.1589	0.003	**
	Ground nesters	Intercept	1.1047	0.0874	<0.001	***
Density of living trees		-0.0004	0.0001	0.002	**	
Bats	Total richness	Intercept	0.9866	0.2408	<0.001	***
		Total deadwood volume	0.0029	0.0008	0.001	***
	Gleaners	Intercept	-0.9787	0.4823	0.042	*
		Distance to the nearest water body	0.0006	0.0003	0.080	(*)
	Edge species	Intercept	0.4393	0.2162	0.042	*
		Total deadwood volume	0.0024	0.0010	0.015	*

27

28 **APPENDICES**

29 Appendix 1: Presence / absence of species of bats and birds. Results of the generalized
 30 linear mixed models (GLMM) with Binomial error distribution and forest and plot as random
 31 effects. SE: standard error derived from the model; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1;
 32 ns: non-significant result. UNM: unmanaged stands; MON: Mountain stands.

	Species	Explanatory variables	Estimate	SE	p	
Birds	<i>Certhia brachydactyla</i>	Intercept	0.262	0.476	0.583	ns
		Management (UNM)	0.879	0.360	0.015	*
		Elevation (MON)	-3.139	0.847	<0.001	***
	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Intercept	-2.760	0.473	<0.001	***
		Distance to the nearest road	0.004	0.002	0.056	(*)
	<i>Columba palumbus</i>	Intercept	-0.680	0.342	0.047	*
		Management (UNM)	0.629	0.308	0.041	*
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	Intercept	-1.107	0.816	0.175	ns
		Vegetation layer	0.015	0.008	0.057	(*)
		Elevation (MON)	-2.506	0.648	<0.001	***
	<i>Dendrocopos major</i>	Intercept	-0.678	0.411	0.100	(*)
		Management (UNM)	0.783	0.339	0.021	*
		Elevation (MON)	-2.111	0.739	0.004	**
	<i>Dendrocopos medius</i>	Intercept	-3.030	1.116	0.007	**
		Density of living trees	-0.002	0.001	0.022	*
		Volume of living trees	0.009	0.004	0.020	*
	<i>Erithacus rubecula</i>	Intercept	0.190	0.464	0.682	ns
		Distance to the nearest internal edge	0.008	0.003	0.004	**
		Elevation (MON)	2.721	0.909	0.003	**
	<i>Fringilla coelebs</i>	Intercept	13.310	12.080	0.271	ns
	<i>Garrulus glandarius</i>	Intercept	-0.126	0.670	0.850	ns
		Volume of living trees	-0.007	0.003	0.012	*
	<i>Oriolus oriolus</i>	Intercept	-0.265	1.487	0.858	ns
		Cumulative vegetation cover	-0.028	0.015	0.056	(*)
	<i>Periparus ater</i>	Intercept	1.251	0.596	0.036	*
	<i>Parus major</i>	Intercept	1.178	0.348	<0.001	***
		Management (UNM)	1.216	0.376	0.001	**
		Distance to the nearest road	-0.004	0.002	0.027	*
		Elevation (MON)	-2.246	0.493	<0.001	***
	<i>Poecile palustris</i>	Intercept	-0.965	0.240	<0.001	***
Distance to the nearest road		0.003	0.001	0.032	*	
Elevation (MON)		-0.845	0.381	0.027	*	
<i>Phylloscopus collybita</i>	Intercept	0.764	0.578	0.186	ns	
	Distance to the nearest road	-0.003	0.002	0.075	(*)	
	Number of tree species	-0.241	0.126	0.056	(*)	
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	Intercept	-2.273	0.494	<0.001	***	
	Distance to the nearest internal edge	0.005	0.002	0.021	*	
<i>Regulus ignicapillus</i>	Intercept	-3.562	0.625	<0.001	***	
	Elevation (MON)	3.119	0.863	<0.001	***	
<i>Sitta europaea</i>	Intercept	-0.675	0.495	0.173	ns	
	Distance to the nearest external edge	0.001	0.000	0.030	*	
<i>Streptopelia turtur</i>	Intercept	1.496	11.930	0.900	ns	
	Volume of living trees	-0.057	0.053	0.282	ns	
	Distance to the nearest road	-0.078	0.062	0.204	ns	
<i>Sylvia atricapilla</i>	Intercept	0.899	0.300	0.003	**	
	Density of snags	-0.005	0.003	0.118	ns	
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Intercept	1.091	0.789	0.167	ns	
	Density of living trees	-0.002	0.001	0.001	**	
	Volume of living trees	0.006	0.002	0.023	*	
<i>Turdus merula</i>	Intercept	-1.470	0.696	0.035	*	
	Management (UNM)	1.115	0.361	0.002	**	
	Volume of living trees	0.006	0.002	0.009	**	
<i>Turdus philomelos</i>	Intercept	-0.456	0.493	0.355	ns	
	Management (UNM)	0.710	0.348	0.042	*	
<i>Turdus viscivorus</i>	Intercept	-3.304	0.622	<0.001	***	
	Distance to the nearest internal edge	0.006	0.003	0.035	*	
Bats	<i>Eptesicus serotinus</i>	Intercept	-22.495	122.757	0.855	ns
		Forest cover	0.115	1.273	0.928	ns
	<i>Myotis daubentonii</i>	Intercept	-12.883	32.661	0.693	ns
		Volume of living trees	0.004	0.136	0.974	ns

Species	Explanatory variables	Estimate	SE	p	
<i>Myotis emarginatus</i>	Intercept	-7.723	3.278	0.019	*
	Forest cover	0.065	0.035	0.066	(*)
<i>Myotis nattereri</i>	Intercept	-1.633	0.719	0.023	*
	Total deadwood volume	-0.019	0.015	0.202	ns
<i>Nyctalus leisleri</i>	Intercept	-3.046	1.163	0.009	**
	Density of living trees	0.002	0.001	0.017	*
<i>Nyctalus noctula</i>	Intercept	-1.237	1.153	0.284	ns
	Distance to the nearest road	-0.024	0.013	0.057	(*)
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Intercept	12.190	11.791	0.301	ns
	Distance to the nearest road	-0.007	0.047	0.880	ns
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	Intercept	-28.838	17.305	0.096	(*)
	Total deadwood volume	0.013	0.005	0.015	*
	Forest cover	0.268	0.177	0.130	ns

- 34 Appendix 2: Frequency and classification of bird species by ecological group. Species analyzed at a species level appear in bold characters.
- 35 Some species occurred in less than 15% of the plots but only in lowlands or mountains, where they occurred in more than 15% of the plots.
- 36 These species were analyzed as well.

Latin name	Common name	Occurrence (n = 201)	Frequency (%)	Forest specialists	Phytophages	Insectivores	Omnivores	Tree nesters	Hole nesters	Ground nesters
Fringilla coelebs	Common Chaffinch	182	90.5				•	•		
Erithacus rubecula	European Robin	156	77.6			•				•
Troglodytes troglodytes	Wren	145	72.1			•				•
Sylvia atricapilla	Blackcap	132	65.7				•	•		
Parus major	Great Tit	127	63.2				•		•	
Turdus merula	Blackbird	125	62.2				•	•		
Turdus philomelos	Song Thrush	101	50.2				•	•		
Certhia brachydactyla	Short-toed Treecreeper	96	47.8	•		•			•	
Columba palumbus	Wood Pigeon	92	45.8		•			•		
Phylloscopus collybita	Northern Chiffchaff	91	45.3	•		•				•
Sitta europaea	Wood Nuthatch	87	43.3	•			•		•	
Cyanistes caeruleus	Blue Tit	84	41.8	•			•		•	
Dendrocopos major	Great Spotted Woodpecker	67	33.3	•			•		•	
Poecile palustris	Marsh Tit	61	30.3	•			•		•	
Phylloscopus sibilatrix	Wood Warbler	46	22.9	•		•				•
Garrulus glandarius	Eurasian Jay	43	21.4	•			•	•		
Periparus ater	Coal Tit	41	20.4	•			•		•	
Regulus ignicapillus	Firecrest	31	15.4	•		•		•		
Turdus viscivorus	Mistle Thrush	30	14.9				•	•		
Coccothraustes coccothraustes	Hawfinch	29	14.4	•			•	•		
Dendrocopos medius	Middle Spotted Woodpecker	28	13.9	•		•			•	
Streptopelia turtur	European Turtle-Dove	28	13.9		•			•		
Oriolus oriolus	Eurasian Golden Oriole	22	10.9	•		•			•	
Anthus trivialis	Tree Pipit	20	10.0	•		•				•
Phoenicurus phoenicurus	Common Redstart	18	9.0	•		•			•	
Sturnus vulgaris	Common Starling	18	9.0				•		•	
Certhia familiaris	Common Treecreeper	17	8.5	•		•			•	
Phylloscopus trochilus	Willow Warbler	17	8.5			•				•
Parus cristatus	Crested Tit	15	7.5	•			•		•	
Dryocopus martius	Black Woodpecker	13	6.5	•		•			•	
Phylloscopus bonelli	Western Bonelli's Warbler	13	6.5	•		•				•
Prunella modularis	Dunnock	12	6.0	•		•		•		
Columba oenas	Stock Pigeon	11	5.5	•	•				•	
Corvus corone	Carrion Crow	11	5.5				•	•		
Picus viridis	Green Woodpecker	10	5.0			•			•	
Cuculus canorus	Common Cuckoo	9	4.5			•		•		
Hippolais polyglotta	Melodious Warbler	9	4.5			•		•		
Pyrrhula pyrrhula	Bullfinch	9	4.5	•			•	•		
Aegithalos caudatus	Long-tailed Tit	8	4.0			•		•		

Latin name	Common name	Occurrence (n = 201)	Frequency (%)	Forest specialists	Phytophages	Insectivores	Omnivores	Tree nesters	Hole nesters	Ground nesters
<i>Regulus regulus</i>	Goldcrest	8	4.0	•		•		•		
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Pied Flycatcher	7	3.5	•		•			•	
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Rufous Nightingale	7	3.5	•		•				•
<i>Carduelis cannabina</i>	Linnet	5	2.5	•	•			•		
<i>Sylvia communis</i>	Common Whitethroat	5	2.5				•	•		
<i>Sylvia borin</i>	Garden Warbler	4	2.0	•			•	•		
<i>Dendrocopos minor</i>	Lesser Spotted Woodpecker	3	1.5	•		•			•	
<i>Emberiza citrinella</i>	Yellowhammer	3	1.5				•			•
<i>Muscicapa striata</i>	Spotted Flycatcher	3	1.5	•		•		•		
<i>Alauda arvensis</i>	Sky Lark	2	1.0				•			•
<i>Loxia curvirostra</i>	Common Crossbill	2	1.0	•	•			•		
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Spotted Nutcracker	2	1.0	•	•			•		
<i>Carduelis carduelis</i>	Goldfinch	1	0.5	•	•			•		
<i>Carduelis chloris</i>	Greenfinch	1	0.5	•	•			•		
<i>Locustella naevia</i>	Grasshopper Warbler	1	0.5			•				•
<i>Turdus iliacus</i>	Redwing	1	0.5	•		•		•		
<i>Turdus pilaris</i>	Fieldfare	1	0.5				•	•		
<i>Turdus torquatus</i>	Ring Ouzel	1	0.5				•	•		

38 Appendix 3: Frequency and classification of bat species per group. Species analyzed at
 39 species level appear in bold characters.

Latin name	Common name	Occurrence (n=121)	Frequency (%)	Gleaner	Edge species
Pipistrellus pipistrellus	Common Pipistrelle	95	78.5		•
Nyctalus leisleri	Leisler's bat	37	30.6		•
Eptesicus serotinus	Serotine bat	20	16.5		•
Myotis daubentonii	Daubenton's bat	20	16.5		•
Myotis emarginatus	Geoffroy's bat	20	16.5	•	
Myotis nattereri	Natterer's bat	19	15.7	•	
Nyctalus noctula	Noctule	18	14.9		•
Pipistrellus pygmaeus	Soprano Pipistrelle	18	14.9		•
Barbastella barbastellus	Western Barbastelle	12	9.9		•
Myotis mystacinus	Whiskered bat	11	9.1	•	
Myotis bechsteinii	Bechstein's bat	9	7.4	•	
Myotis brandtii	Brandt's bat	9	7.4	•	
Myotis myotis	Greater mouse-eared bat	9	7.4	•	
Pipistrellus kuhlii	Kuhl's Pipistrelle	6	5.0		•
Plecotus auritus	Brown big-eared bat	4	3.3	•	
Myotis alcathoe	Alcathoe whiskered bat	2	1.7	•	
Pipistrellus nathusii	Nathusius' Pipistrelle	2	1.7		•
Plecotus austriacus	Grey long-eared bat	2	1.7	•	
Rhinolophus hipposideros	Lesser Horseshoe bat	1	0.8	•	

40

41

42
43
44
45
46

**Improving Approaches to the Analysis of Functional and
Taxonomic Biotic Homogenization: beyond Mean Specialization – F.
Gosselin (2012), *Journal of Ecology*, 100 (6), 1289-1295**

47

48 *Article publié dans Journal of Ecology (2012), 100 (6), 1289-1295.*

49

50 **Improving Approaches to the Analysis of Functional and**
51 **Taxonomic Biotic Homogenization: beyond Mean Specialization**

52

53 Frédéric GOSSELIN, Irstea, UR EFNO, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France.

54 Correspondence author. E-mail: frederic.gosselin@irstea.fr

55

56

57 **Summary**

58

59 1. Abadie *et al.* (2011) claim that "landscape disturbance causes small-scale functional
60 homogenization but limited taxonomic homogenization". This statement does not seem to
61 accurately summarize their results.

62 2. Abadie *et al.* (2011) provide no strong arguments in favour of a cause and effect
63 relationship between landscape disturbance and functional homogenization because their
64 approach is correlational.

65 3. Abadie *et al.* (2011) associate an index of mean community specialization with functional
66 Biotic Homogenization (BH), and they in turn associate functional BH with ecosystem
67 functioning. However, the community specialization index is associated with a very specific
68 kind of "function" - the species response - which has no clear link with ecosystem
69 functioning. This problem is frequent in the literature on biotic homogenization.

70 4. There is no clear sign in the data shown by Abadie *et al.* that metrics incorporating species
71 attributes are "much more reliable" than taxonomic diversity indices.

72 5. As frequently observed in the literature on biotic homogenization within communities, their
73 results show no sign of loser or winner species or of "extirpation of specialist species".
74 Therefore, there seems to be no evidence in support of the biotic homogenization model they
75 propose.

76 6. Synthesis: The Average Community Specialization – a mean specialization index– is in
77 itself incapable of identifying loser and winner species and has no clear link with ecosystem
78 functioning. Methods other than mean trait approaches should be used to study either
79 functional homogenization or the extirpation of specialist species.

80

81

82 *Introduction*

83 Biotic homogenization (BH) is a biodiversity dynamics model that can be described as a
84 temporal increase in community similarity (McKinney & Lockwood, 1999). Abadie *et al.*
85 (2011) studied the biotic homogenization of plant communities in space by relating diversity
86 indices and a specialization index with landscape fragmentation or landscape conversion.
87 They based their approach on an interesting distinction between functional biotic
88 homogenization and taxonomic homogenization. They claim that "landscape disturbance
89 causes small-scale functional homogenization but limited taxonomic homogenization", "via
90 the extirpation of specialist species". They also assert that "metrics incorporating species
91 sensitivity to disturbance (such as species specialization to habitat) appear much more
92 reliable than taxonomic diversity for documenting the response of communities to
93 disturbance" (all passages either from the Title or the Summary of Abadie *et al.* 2011).
94 Although I agree that these are interesting lines of investigation, the authors' results do not
95 support their conclusions. I explain my reasoning herein. In particular, I insist on the
96 limitations of BH approaches, such as the Average Community Specialisation (ACS), which
97 are based solely on a mean trait approach. I argue that decreases in ACS alone cannot
98 distinguish situations where specialized species are losing and generalist species are
99 winning from some other situations resulting in changes of community composition.

100

101 *1. Inadequate reference to causation.*

102 My first remark is obvious, so obvious that I am surprised to be making it here. Both in the
103 title and in the summary, the authors refer to a cause-effect relationship between landscape
104 disturbance and functional homogenization, even though their approach is based solely on
105 correlations between biodiversity data and landscape data. Furthermore, they insufficiently
106 consider confounding factors in their design and analysis. Has the authors' concern for
107 communication overruled their scientific rigor? There is general agreement in ecology – as in
108 other sciences – that correlation does not equate with causation. The classical view is that
109 proof of causation is best served by the use of experimental set-ups, which are quite different
110 from observational studies. Some authors are open to accepting other sources of evidence -
111 including observational data - to indicate causation (Hill, 1965, Holland, 1986, Pickett, Kolasa
112 & Jones, 2007); but even in this more open perspective, a cause-effect relationship cannot
113 be proven from a correlation based on a *single* source of evidence, especially when no
114 particular care is taken to investigate the features that could lead to misinterpreting the
115 simple correlation as being causal (identified by Hill, 1965).

116

117 *2. Biased consideration of functional and taxonomic homogenization.*

118 The title and summary of Abadie *et al.*'s paper not only state that landscape disturbance
119 causes functional BH, but also that there is limited taxonomic homogenization concurrent to
120 this functional homogenization. The authors conclude that "metrics incorporating species
121 sensitivity to disturbance [...] appear much more reliable than taxonomic diversity for
122 documenting the response of communities to disturbance" (in the Summary). However, the
123 analysis of the results proposed by Abadie *et al.* (2011) to document these statements is
124 biased and unbalanced.

125 The authors do establish a link between landscape variables and *functional* BH thanks to five
126 statistically significant relationships out of the eight explicitly tested in the paper, which
127 correspond to interactions between the four habitat types and the two landscape variables.
128 However, they then go on to justify the so-called "limited" relationship between landscape
129 variables and *taxonomic* BH based on the weaker relationships they found (compared with
130 previous studies on taxonomic BH in plants) between their two landscape variables and beta-
131 diversity. What the authors mean by a "weak" relationship between landscape variables and
132 beta diversity is not clear – is it weak in terms of statistical significance or weak in terms of
133 the magnitude of the effects? The first interpretation seems to be the one supported by the
134 authors since the summaries of the statistical significance tests in Abadie *et al.* (2011) do not
135 include information on the estimates of the effects, contrary to what e.g. Yoccoz (1991)
136 advises.

137

138 If we now compare the statistical significance of the relationships between landscape
139 variables and either functional BH or within-habitat α diversity, which is the version of
140 taxonomic BH that is the closest to the way functional BH is analysed (cf. Following), we find
141 only one statistically significant relationship out of two for taxonomic BH (see Abadie *et al.*'s
142 Figure 3), compared with five out of eight for functional BH. In this case, can we conclude
143 that "metrics incorporating species sensitivity to disturbance [...] appear much more reliable
144 than taxonomic diversity for documenting the response of communities to disturbance"? In
145 other words, is the percentage of statistically significant relationships a measure of the
146 reliability of the method? If so, then why not conclude that taxonomic diversity – four out of
147 four significant relationships based on α and β diversity (cf. Figure 2) – is more reliable than
148 either taxonomic or functional BH to document the community response to disturbance?

149 Finally, the authors downscale the degree of influence that landscape variables have on
150 *taxonomic* BH by using a method different from the one they use for *functional* BH. Indeed,
151 when modelling the relationship between landscape variables and functional BH, the authors
152 model the effect of the individual habitat type as well as the interactions between habitat
153 types and landscape variables. In contrast, in the case of taxonomic BH, the effect of
154 individual habitat types as well as potential interactions between habitat types and landscape

155 variables are not taken into account – which would have been possible for α and within-
156 habitat α diversity.

157

158 3. *Loose definitions and unclear links between concepts: "function", habitat*
159 *specialization and sensitivity to disturbance, habitat fragmentation.*

160 Abadie *et al.* (2011) seem to include species specialization to habitat in the functional
161 characteristics of the species, "with possible consequences for ecosystem functioning"
162 (p. 1134). In doing so, the authors link species specialization with the functional role of
163 species in ecosystems. This appears irrelevant to me: as defined by Abadie *et al.* (2011),
164 specialization is a description of the species' response to habitat and is a very specific kind of
165 function – related to functional response groups which are defined based on the response of
166 species to environmental factors (Jax, 2005; Lavorel & Garnier, 2002). It seems that the
167 authors have confounded functional *response* groups with functional *effect* groups, i.e.
168 functional groups of species that are defined according to the effects species have on the
169 environment and ecosystem functioning (Lavorel *et al.*, 2002, Naeem & Wright, 2003, Jax,
170 2005). Therefore, Abadie *et al.*'s use of the term "functional" is misleading, especially when
171 the authors evoke possible consequences on "ecosystem functioning". This confusion seems
172 to be rather common in the literature on functional homogenization (Table 1): approximately
173 one out of three papers quotes a potential link between functional homogenization and
174 ecosystem functioning, although none of the papers clearly distinguish between *response*
175 and *effect* ecological traits. Furthermore, most of the papers either used response traits
176 related mostly to habitat gradients, and not to ecosystem functioning, or involved
177 quantification of functional homogenization based on traits other than response or effect
178 traits. Very few papers actually included true effect traits. Another part of the literature studies
179 the relationship between response and effect ecological groups or traits, though these
180 studies do not refer to "functional homogenization". We retrieved this bibliography with the
181 keyword search: ("functional" AND (("response trait" AND "effect trait") OR ("response group"
182 AND "effect group"))) under Scopus®. It seems that two schools of thought coexist here. On
183 the one hand, some argue that there is no direct link between "functional response groups"
184 and "functional effect groups"(Jax, 2005) and that the two concepts should be clearly
185 separated in any analysis (Suding *et al.*, 2008). On the other hand, some studies found a
186 relationship between the two types of traits (Gross *et al.*, 2008 and Pakeman, 2011);
187 however, none of them included response traits to land-use or habitat type. Some other
188 studies obtained mixed results, depending on the scale of analysis (Blanco *et al.* 2007).
189 It was my surprise when writing this paper to discover the almost complete independence of
190 the two fields in the literature – functional homogenization on the one hand, and functional
191 response and effect traits on the other: no reference was found in Scopus® that cited both

192 groups of keywords I used to gather papers in these two fields of the literature. I therefore
193 fully agree with Luck *et al.* (2012) that animal ecologists working on ecological traits – and I
194 dare add on functional homogenization – "need to develop more coherent and systematic
195 trait-based approaches that are broadly applicable .../... drawing specifically on the
196 substantial progress made in this area for plants". Indeed, although some authors believe
197 that animal trait analysis is by nature more remote to ecosystem functioning than plant trait
198 analysis (e.g. Pool & Olden, 2012) and some others suppose that specialist species – in
199 terms of habitat selection – should also bear special functions in ecosystems (Clavel, Julliard
200 & Devictor, 2011), a more careful and rigorous selection of traits, in view of their link with
201 ecosystem functioning, is an interesting line of research.

202 Secondly, Abadie *et al.* (2011) also include species specialization to habitat in species
203 sensitivity to disturbance (p. 1134). This does not seem clear to me: some specialized
204 species could be favoured by disturbance (e.g. early successional species) while other
205 specialized species would be negatively impacted by disturbance (e.g. forest species or late-
206 successional species; cf. Clavero, Brotons & Herrando, 2011 and references cited therein for
207 such examples).

208
209 Thirdly, it would have been interesting to adopt a more pluralistic view of habitat
210 fragmentation rather than focusing only on edge density (as e.g. Zipkin, Dewan & Andrew
211 Royle, 2009 did) and to analyse habitat quantity along with habitat fragmentation (as
212 suggested e.g. by Fahrig, 2003): there is much more to habitat fragmentation than mere
213 edge density and there is much more to habitat limitation issues than mere habitat
214 fragmentation.

215
216 *4. Inadequate quantification of functional homogenization.*

217 My fourth problem with Abadie *et al.* (2011)'s approach is related to the way they quantify
218 functional homogenization. Indeed, the index they use is not associated with the notion of
219 similarity as in the original definition of homogenization; instead, they use Average
220 Community Specialization (ACS; similar to the Community Specialization Index developed by
221 Devictor *et al.* 2008a). The ACS of a given community is the mean value of the
222 "specialization index" of all the species in that community; ACS therefore belongs to the
223 family of mean trait approaches. Incidentally, it is interesting to note that the specialization
224 index used by Abadie *et al.* (2011) has an odd property: the minimum of its mean value over
225 species – under 100 as shown in Figure 5 – is less than the minimum value over all the
226 species indicated in the text (262.9, p. 1137).
227 However, the increase in functional or taxonomic similarity between plots – which defines
228 biotic homogenization – can accompany increases as well as decreases in the mean

229 specialization of the communities. For example, in the case studied by Abadie *et al.* (2011), a
230 strong increase in forested area in the study region would probably have resulted in both
231 biotic homogenization (through an increase in the similarity of communities due to the
232 homogenization of habitat types) and an increase in mean specialization (through an habitat
233 type effect - cf. Figure 4, and through a decrease in habitat fragmentation - cf. Figure 5).

234 This problem is not confined to Abadie *et al.* (2011)'s paper (see Table 2): while around half
235 of the papers quantify functional homogenization *within communities*, with tools such as the
236 calculation of a mean trait – e.g. a specialization index – over species in the community, the
237 other half considered tools that quantified similarity *between communities*, being closer in
238 this respect to the original definition of biotic homogenization. Authors disagree on whether
239 functional homogenization can be studied *within* communities: Tobias & Monika (2012) for
240 example, regret that the within community scale be used without further qualification as an
241 approach to functional homogenization: "Several studies addressing functional
242 homogenization have not used the term as originally defined, that is, a decrease in the
243 functional dissimilarity between species assemblages (Olden and Rooney 2006), but have
244 instead used it to describe a loss of functional diversity within species assemblages, that is, a
245 decrease in the functional dissimilarity among coexisting species (e.g. Devictor *et al.* 2008;
246 Winter *et al.* 2008)". This quotation is however in contrast with the very method used by
247 Winter *et al.* 2008 (2008) – who quantify function homogenization between communities; cf.
248 Table 2. This quotation is also in contrast with the quoted paper by Olden & Rooney (2006),
249 since these authors admit the possibility of studying biotic or functional homogenization
250 within communities– e.g. by using diversity, evenness or measures of functional diversity
251 (Petchey & Gaston, 2006).

252 The central question might not be whether we can study functional homogenization within
253 communities as well as between communities. I think we can do both, much like we can
254 study diversity at the so-called alpha, beta and gamma levels. The question is more how we
255 should quantify functional diversity within communities. Indeed, the majority of the papers
256 studying functional homogenization within communities used mean trait approaches, often
257 based on species traits associated with species specialization to habitat, much like the ACS
258 used by Abadie *et al.* (2011). The only paper I found that justifies this choice (Devictor *et al.*,
259 2007) seems to replace the notion of diversity – to quantify within habitat homogenization –
260 or similarity – to quantify between habitat homogenization – with a model of replacement of
261 specialist species by generalist species. I wonder whether a different term should not have
262 been used for this different notion, thus favouring a side by side analysis of functional
263 homogenization and of the replacement of specialists by generalists, rather than a
264 substitution of one approach by the other.

265

266 5. *No sign of specialist extirpation and biodiversity loss.*

267 We have seen that ACS is not directly related to biotic homogenization (BH). We will here
268 study why it is also not directly related to biotic impoverishment, even for the specialist part of
269 the communities. I therefore disagree with the statement that "community specialization can
270 thus be seen as an effective indicator (Balmford *et al.* 2003), accounting for the widespread
271 replacement of specialist species ('losers') by more tolerant generalist species ('winners')" (p.
272 1141). I also disagree when the authors speak of the "extirpation of specialist species"
273 (Summary). Indeed, overall fitness or abundance of both specialist and generalist species
274 can either decrease or increase when ACS increases. For example, suppose the specialized
275 species in a given region increase in abundance by 10% while generalists increase by 50%.
276 An ACS-based analysis of this change would conclude that biotic homogenization had
277 occurred. This is because the index depends on relative abundance, not on absolute
278 abundance. This example shows that a decrease in the ACS only allows us to conclude that
279 specialist species are *relative* losers compared to generalist species. It does not allow us to
280 say that these specialists are "loser" species if by that we mean they have effectively
281 declined in abundance or fitness. Diversity indices have also been shown to have this
282 property (Gosselin & Gosselin, 2004).

283

284

285 6. *The need for further metrics to document specialist extirpation.*

286 Abadie *et al.*'s (2011) results showing an ACS decline parallel to landscape fragmentation
287 are contradicted by the absence of statistically significant relationships between the
288 specialization index of the commonest species and their response to landscape disturbance:
289 a decrease in specialist species *relative to* generalist species concomitant with landscape
290 disturbance should have been accompanied by a decline in the ACS and by a statistically
291 significant negative relationship between the degree of specialization and the species'
292 response to landscape disturbance. The authors distrust their multi-species result because
293 they suppose a different statistical power between their species response analysis and their
294 ACS analysis. However, they base their distrust solely on differences in degrees of freedom:
295 around 50 degrees for the species response analysis versus 350 for the ACS analysis. Here
296 too I disagree with the authors' interpretation: the ACS analysis is based on a linear mixed
297 model in which landscape fragmentation is a variable that is constant within each random
298 effect corresponding to the survey squares. In other words, landscape variables are "outer"
299 variables (in the words of Pinheiro & Bates, 2000): the degree of freedom associated with the
300 estimate of landscape effects is around 50 – the order of magnitude of the number of survey
301 squares –, not 350. Furthermore, I do not understand why the ACS was analysed at the plot
302 scale while all the other analyses seem to have been done at the survey square.

303 In the absence of further information, I retain both pieces of evidence put forward by Abadie
304 *et al.* (2011): (i) there is a decline in ACS with landscape fragmentation and (ii) for the
305 commonest species, there is no correlation between species specialization and the species
306 response to landscape fragmentation. These results can be explained in different ways: the
307 ACS trend may have mainly been influenced by the rarest species; the species response
308 model may be inadequate (it is a linear model for species abundance data which are non-
309 negative data with potentially a large number of zeros); or the two analyses may have
310 different levels of statistical accuracy and power.

311
312 To sum up, in addition to my remarks on causation and a biased consideration of taxonomic
313 and functional homogenization, the main point is that mean trait approaches such as the
314 ACS need to be complemented by other metrics if we wish to interpret BH in terms of
315 extirpation of specialist species or in terms of functional homogenization impacting
316 ecosystem functioning, as Abadie *et al.* did. To document the extirpation of specialist
317 species, the analysis of species level data done by Abadie *et al.* (2011) is an interesting
318 option, but requires more adequate statistical tools (e.g. Gelfand *et al.*, 2005, Zipkin, Dewan
319 & Andrew Royle, 2009). One option would be to define ecological groups, based on the value
320 of specialization, and to study the response of the species richness and the *absolute*
321 abundance of these groups to landscape characteristics (as in e.g. Barbier *et al.*, 2009). I
322 insist that absolute abundance should be used – not relative abundance as in e.g. Filippi-
323 Codaccioni *et al.* (2010) – since absolute abundance seems to be a more robust way to
324 document species extirpation than relative abundance. Species-level and ecological-group
325 level analyses are complementary: the latter allow us to take the rarest species into account
326 while the former provide a less dichotomous assessment of species traits – but see Zipkin,
327 Dewan & Andrew Royle (2009).

328 The dichotomy proposed by Abadie *et al.* (2011) between functional homogenization and
329 taxonomic homogenization or diversity is not the most appropriate. Instead, we should
330 distinguish the study of functional homogenization from that of specialization; there is indeed
331 a tendency to equate both aspects and to restrict functional homogenization to mean
332 specialization (cf. Table 2), for no clear reason. It might help to reconnect the research
333 communities working on functional traits and those working on functional homogenization.
334 These two lines of research should in turn be distinguished from an area closer to
335 conservation biology: studying the extirpation of specialist species. Here too, analyses
336 should not be based solely on mean specialization but should include the relationship
337 between the level of specialization and the response to environmental gradients of either
338 species-level absolute abundance or frequency, or ecological-group level species richness or

339 total abundance. Mean trait approaches alone are insufficient, whether it be in functional
340 ecology or in conservation biology.

341

342 **Acknowledgements.** I thank Vicki Moore for correcting the English, Frédéric Archaux for re-
343 reading the paper and two anonymous reviewers for their help in improving the paper. The
344 author has declared no conflict of interest. This research was granted by the French ministry
345 in charge of the Ecology through the "Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques
346 Publiques" (BGF) program (convention 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, n°CHORUS
347 2100 214 651).

348

349 **References:**

- 350 Abadie, J.-C. , Machon, N., Muratet, A., & Porcher, E. (2011) Landscape disturbance causes
351 small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in
352 plant communities. *Journal of Ecology*, **99**, pp. 1134-1142.
- 353 Baiser, B. & Lockwood, J.L. (2011) The relationship between functional and taxonomic
354 homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, pp. 134-144.
- 355 Barbier, S., Chevalier, R., Loussot, P., Bergès, L., & Gosselin, F. (2009) Improving
356 biodiversity indicators of sustainable forest management: tree genus abundance
357 rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French
358 lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, **258**, pp. S176-
359 S186.
- 360 Barnagaud, J.Y., Devictor, V., Jiguet, F., & Archaux, F. (2011) When species become
361 generalists: On-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global*
362 *Ecology and Biogeography*, **20**, pp. 630-640.
- 363 Bellisario, B., Cerfolli, F., & Nascetti, G. (2010) Spatial network structure and robustness of
364 detritus-based communities in a patchy environment. *Ecological Research*, **25**,
365 pp. 813-821.
- 366 Blanco, C.C., Sosinski Jr., E.E., dos Santos, B.R., da Silva, M.A., & Pillar, V.D. (2007) On the
367 overlap between effect and response plant functional types linked to grazing.
368 *Community Ecology*, **8**, pp. 57-65.
- 369 Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: Toward a
370 global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**,
371 pp. 222-228.
- 372 Clavero, M. & Brotons, L. (2010) Functional homogenization of bird communities along
373 habitat gradients: Accounting for niche multidimensionality. *Global Ecology and*
374 *Biogeography*, **19**, pp. 684-696.
- 375 Clavero, M. & Hermoso, V. (2011) Reservoirs promote the taxonomic homogenization of fish
376 communities within river basins. *Biodiversity and Conservation*, **20**, pp. 41-57.
- 377 Clavero, M., Brotons, L., & Herrando, S. (2011) Bird community specialization, bird
378 conservation and disturbance: The role of wildfires. *Journal of Animal Ecology*, **80**,
379 pp. 128-136.
- 380 Croci, S., Butet, A., & Clergeau, P. (2008) Does urbanization filter birds on the basis of their
381 biological traits?. *Condor*, **110**, pp. 223-240.
- 382 Devictor, V., Julliard, R., Clavel, A., Jiguet, F., Lee, J., & Couvet, D. (2008a) Functional biotic
383 homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and*
384 *Biogeography*, **17**, pp. 252-261.

385 Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., & Couvet, D. (2008b) Functional biotic
386 homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and*
387 *Biogeography*, **17**, pp. 252-261.

388 Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., & Jiguet, F. (2007) Functional homogenization
389 effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*, **21**, pp. 741-751.

390 Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology*
391 *and Systematics*, **34**, pp. 487-515.

392 Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., & Julliard, R. (2010) Toward more concern for
393 specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity.
394 *Biological Conservation*, **143**, pp. 1493-1500.

395 Gascón, S., MacHado, M., Sala, J., Cancela Da Fonseca, L., Cristo, M., & Boix, D. (2012)
396 Spatial characteristics and species niche attributes modulate the response by aquatic
397 passive dispersers to habitat degradation. *Marine and Freshwater Research*, **63**,
398 pp. 232-245.

399 Gelfand, A.E., Schmidt, A.M., Wu, S., Silander, J.A., & Latimer, A. (2005) Modelling species
400 diversity through species level hierarchical modelling. *Journal of the Royal Statistical*
401 *Society, Series C*, **54**, pp. 1-20.

402 Gosselin, F. & Gosselin, M. (2004) Analyser les variations de biodiversité : outils et
403 méthodes. In Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver - synthèse
404 bibliographique (eds M. Gosselin & O. Larroussinie), pp. 58-99. Coédition GIP Ecofor
405 - Cemagref Editions, Antony.

406 Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., & Guillemin, R.
407 (2008) Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil
408 moisture. *New Phytologist*, **180**, pp. 652-662.

409 Hill, A.B. (1965) The environment and disease: association or causation?. *Proceedings of the*
410 *Royal Society of Medicine*, **58**, pp. 295-300.

411 Holland, P.W. (1986) Statistics and causal inference. *Journal of the American Statistical*
412 *Association*, **81**, pp. 945-970.

413 Holway, D.A. & Suarez, A.V. (2006) Homogenization of ant communities in mediterranean
414 California: The effects of urbanization and invasion. *Biological Conservation*, **127**,
415 pp. 319-326.

416 Janion, C., Worland, M.R., & Chown, S.L. (2009) Assemblage level variation in springtail
417 lower lethal temperature: The role of invasive species on sub-Antarctic Marion Island.
418 *Physiological Entomology*, **34**, pp. 284-291.

419 Jax, K. (2005) Function and "functioning" in ecology: what does it mean?. *Oikos*, **111**,
420 pp. 641-648.

- 421 Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., & Couvet, D. (2006) Spatial segregation of
422 specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, **9**, pp. 1237-1244.
- 423 Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and
424 ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*,
425 **16**, pp. 545-556.
- 426 Lende, S.G. (2010) Global order, local disorder. forest agriculture and industry in Misiones
427 and Corrientes counties (Argentina). *Orden global, desorden local. silvicultura e*
428 *industria forestal en Misiones y Corrientes (Argentina)*, **51**, pp. 69-92.
- 429 Lizée, M.H., Mauffrey, J.F., Tatoni, T., & Deschamps-Cottin, M. (2011) Monitoring urban
430 environments on the basis of biological traits. *Ecological Indicators*, **11**, pp. 353-361.
- 431 Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S., & Lumb, K. (2012) Improving the application of
432 vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of*
433 *Animal Ecology*.
- 434 McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing
435 many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, pp. 450-
436 453.
- 437 Naeem, S. & Wright, J.P. (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning:
438 deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**,
439 pp. 567-579.
- 440 Olden, J.D. (2006) Biotic homogenization: A new research agenda for conservation
441 biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, pp. 2027-2039.
- 442 Olden, J.D. & Rooney, T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global*
443 *Ecology and Biogeography*, **15**, pp. 113-120.
- 444 Ortega-Álvarez, R. & MacGregor-Fors, I. (2009) Living in the big city: Effects of urban land-
445 use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and Urban*
446 *Planning*, **90**, pp. 189-195.
- 447 Pakeman, R.J. (2011) Multivariate identification of plant functional response and effect traits
448 in an agricultural landscape. *Ecology*, **92**, pp. 1353-1365.
- 449 Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: Back to basics and looking forward.
450 *Ecology Letters*, **9**, pp. 741-758.
- 451 Pickett, S.T.A., Kolasa, J., & Jones, C.G., eds. (2007) *Ecological understanding: The nature*
452 *of the theory and the theory of nature*. Academic Press, San Diego.
- 453 Pinheiro, J.C. & Bates, D.M., eds. (2000) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer,
454 New York.
- 455 Pool, T.K. & Olden, J.D. (2012) Taxonomic and functional homogenization of an endemic
456 desert fish fauna. *Diversity and Distributions*, **18**, pp. 366-376.

457 Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D.,
458 Hooper, D.U., Jackson, S.T., & Navas, M.L. (2008) Scaling environmental change
459 through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants.
460 *Global Change Biology*, **14**, pp. 1125-1140.

461 Tobias, N. & Monika, W. (2012) Does taxonomic homogenization imply functional
462 homogenization in temperate forest herb layer communities?. *Plant Ecology*, **213**,
463 pp. 431-443.

464 Van Turnhout, C.A., Foppen, R.P., Leuven, R.S., Van Strien, A., & Siepel, H. (2010) Life-
465 history and ecological correlates of population change in Dutch breeding birds.
466 *Biological Conservation*, **143**, pp. 173-181.

467 Verberk, W.C., Leuven, R.S., van Duinen, G.A., & Esselink, H. (2010) Loss of environmental
468 heterogeneity and aquatic macroinvertebrate diversity following large-scale
469 restoration management. *Basic and Applied Ecology*, **11**, pp. 440-449.

470 Vitule, J.R., Skóra, F., & Abilhoa, V. (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after
471 the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*,
472 **18**, pp. 111-120.

473 Winter, M., Kühn, I., Nentwig, W., & Klotz, S. (2008) Spatial aspects of trait homogenization
474 within the German flora. *Journal of Biogeography*, **35**, pp. 2289-2297.

475 Yoccoz, N.G. (1991) Use, overuse, and misuse of significance tests in evolutionary biology
476 and ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **72**, pp. 106-111.

477 Zipkin, E.F., Dewan, A., & Andrew Royle, J. (2009) Impacts of forest fragmentation on
478 species richness: A hierarchical approach to community modelling. *Journal of Applied*
479 *Ecology*, **46**, pp. 815-82.

480

481 **Table 1.** Review of the species traits considered by published papers that cited the keyword
 482 "functional homogenization" in the Scopus ® data base, on the following issues:

- 483 – Are response and effect traits distinguished explicitly? (column 2)
- 484 – Is functional homogenization based on response traits, effect traits or other traits
 485 (e.g. physiological or life-history traits not clearly related to ecosystem functioning)?
 486 (columns 3 to 5)
- 487 – Is there a reference to a link between functional homogenization and ecosystem
 488 functioning? (last column)

489 Classification was rather loose in the third column (response traits), since we considered that
 490 traits related to the response of species to habitat disturbance or habitat type were close to
 491 the response of species to ecosystem functioning. In contrast, we did not consider that the
 492 study of trophic traits belonged to effect traits – i.e. traits that summarize the effect of species
 493 on ecosystem functioning: classification in the fourth column (effect traits) was therefore
 494 more stringent than that in the third column.

495 The paper by Lende (2010) could not be analysed because it was written in Spanish.

Reference	Distinguishes between response and effect functional traits/groups	Uses Response functional trait/groups	Uses Effect functional trait/groups	Uses species traits not clearly or directionally linked to ecosystem functioning	Refers to a link between functional homogenization and ecosystem functioning
Holway & Suarez (2006)	No	No	No	Yes	No
Julliard <i>et al.</i> (2006)	No	Rather (response to habitat type)	No	No	Yes (community level, not ecosystem level)
Olden (2006)	No	Rather (response to disturbance)	Rather (notion of roles)	Not clear	Yes (but critical)
Olden & Rooney (2006)	No	No	No	Yes	No

Reference	Distinguishes between response and effect functional traits/groups	Uses Response functional trait/groups	Uses Effect functional trait/groups	Uses species traits not clearly or directionnally linked to ecosystem functioning	Refers to a link between functional homogenization and ecosystem functioning
Devictor <i>et al.</i> (2007)	No	Rather (response to habitat type)	No	No	No
Croci, Butet & Clergeau (2008)	No	Rather (response to habitat type)	No	Yes	No
Devictor <i>et al.</i> (2008b)	No	Rather (response to habitat type)	No	No	No
Winter <i>et al.</i> (2008)	No	No	Rather (notion of roles)	Yes	Yes
Janion, Worland & Chown (2009)	No	No	No	Yes	No
Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors (2009)	No	No	No	Yes	No
Bellisario, Cerfolli & Nascetti (2010)	No	No	No	No	No
Clavero & Brotons (2010)	No	Rather (response to habitat type)	No	No	Not clearly

Reference	Distinguishes between response and effect functional traits/groups	Uses Response functional trait/groups	Uses Effect functional trait/groups	Uses species traits not clearly or directionnally linked to ecosystem functioning	Refers to a link between functional homogenization and ecosystem functioning
Van Turnhout <i>et al.</i> (2010)	No	No	No	Yes	No
Verberk <i>et al.</i> (2010)	No	No	No	Yes	Yes
Baiser & Lockwood (2011)	No	No	No	Yes	Yes
Barnagaud <i>et al.</i> (2011)	No	Rather (response to habitat type)	No	No	No
Clavel, Julliard & Devictor (2011)	Not clearly	Rather (response to habitat type)	No	No	Yes
Clavero & Hermoso (2011)	No	Rather (response to habitat type)	No	Yes (invasive/native ; body size)	No
Lizée <i>et al.</i> (2011)	No	No	No	Yes	Yes
Gascón <i>et al.</i> (2012)	No	Not clear	Not clear	Not clear	Yes

Reference	Distinguishes between response and effect functional traits/groups	Uses Response functional trait/groups	Uses Effect functional trait/groups	Uses species traits not clearly or directionnally linked to ecosystem functioning	Refers to a link between functional homogenization and ecosystem functioning
Tobias & Monika (2012)	No	No	No	Yes	Yes
Pool & Olden (2012)	No	No	No	Yes	Yes
Vitule, Skóra & Abilhoa (2012)	No	No	No	Yes	No

496

497 **Table 2.** Review of the quantification of functional homogenization in published papers that
 498 cited the keyword "functional homogenization" in Scopus ® data base, along the following
 499 lines:

500 – Is functional homogenization defined within communities or between communities
 501 (column 2)?

502 – What are the metrics or methods used to quantify homogenization (column 3)?

503 I have here only retained the references in Table 1 that actually quantified functional
 504 homogenization.

505

Reference	Within or between communities?	Kind of metrics used
Holway & Suarez (2006)	within	mean trait & trait diversity
Julliard <i>et al.</i> (2006)	within	mean trait
Olden (2006)	between	similarity indices
Olden & Rooney (2006)	between and within	Jaccard similarity index; discusses other methods
Devictor <i>et al.</i> (2007)	within	proportion of generalist species
Devictor <i>et al.</i> (2008b)	within	mean trait
Winter <i>et al.</i> (2008)	between	Morisita-Horn similarity
Janion, Worland & Chown (2009)	within	histogram of trait
Clavero & Brotons (2010)	within	mean trait
Verberk <i>et al.</i> (2010)	between and within	Bray-curtis similarity, abundance of LHStrategies groups
Baiser & Lockwood (2011)	between	Bray-Curtis similarity
Barnagaud <i>et al.</i> (2011)	within	mean trait
Clavel, Julliard & Devictor (2011)	within	mean trait
Lizée <i>et al.</i> (2011)	between	CCA & ANOSIM
Pool & Olden (2012)	between	Bray Curtis similarity and beta diversity
Tobias & Monika (2012)	between	Beta diversity based on Rao Q
Vitule, Skóra & Abilhoa (2012)	between	Jacard and Bray-Curtis similarity, beta diversity

506

507

508
509
510
511
512
513
514

Ground flora in managed and unmanaged forests: effects of forest management and structure on floristic diversity and trophic indices – Y. Paillet, R. Chevalier, H. Martin, F. Archaux, F. Gosselin (non publié)

515

516 *Manuscrit non publié*

517

518 **Ground flora in managed and unmanaged forests: effects of forest management and**
519 **structure on floristic diversity and trophic indices**

520

521 Running title: Ground flora and forest management

522

523 Authors: Yoan Paillet, Richard Chevalier, Hilaire Martin, Frédéric Archaux, Frédéric Gosselin

524

525 Yoan Paillet (corresponding author: Yoan.Paillet@irstea.fr), Richard Chevalier

526 (Richard.Chevalier@irstea.fr), Hilaire Martin (Hilaire.Martin@irstea.fr), Frédéric Archaux

527 (Frederic.Archaux@irstea.fr), Frédéric Gosselin (Frederic.Gosselin@irstea.fr): Irstea, UR

528 EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

529

530 **Abstract (350 words)**

531 Questions: Is total species richness of ground flora systematically higher in managed than in
532 unmanaged forests? Are open-habitat or light-demanding species favoured by forest
533 management at the expense of shade-tolerant or ancient forest species? Are soil trophic
534 characteristics derived from ground flora influenced by forest management? Are these
535 effects linked with management status only or rather with stand characteristics such as basal
536 area and deadwood volume?

537 Location: 136 matched plots in managed (68) and unmanaged (68) forests distributed across
538 9 sites in France.

539 Methods: We sampled ground flora in each plot and tested the influence of management
540 type (managed vs. unmanaged forests), elevation (lowlands vs. mountains), basal area and
541 deadwood volume on several species richness descriptors (total richness, ecological groups)
542 and trophic indices as derived from floristic censuses.

543 Results: We show that total species richness and richness for Julve's intermediate and open
544 species decreased with increasing basal area (mainly in lowland forests). Furthermore, no
545 effect of forest management per se on floristic biodiversity was detected by our analyses.
546 Conversely, most trophic indices responded to management, showing higher fertility levels in
547 unmanaged than in managed forests, with a positive link between nitrogen and deadwood
548 volume.

549 Conclusions: Contrary to several studies previously published, forest management did not
550 significantly influence the total species richness of ground flora. Rather, basal area showed
551 the main negative effect on total species richness, apparently by decreasing Julve's
552 intermediate and open habitat species richness. The differences in trophic indices between
553 managed and unmanaged forests may be linked with biomass export which tends to
554 impoverish managed sites. Our results were significant for lowland forests but were less
555 obvious in mountain forests.

556 Keywords: basal area; species richness; ecological traits; forest reserve; deadwood

557 Nomenclature: Rameau et al. 1991, 1993

558 **Introduction**

559 Ground flora may be used as a multiple descriptor of environmental conditions and changes
560 (Gégout et al., 2003). Forest practitioners often rely on ground flora for site descriptions,
561 conservation actions such as Natura 2000 area designations or management planning.
562 However, assessing environmental changes induced by forest management solely through
563 ground flora descriptions remains challenging and results vary considerably among studies
564 (Paillet et al., 2010). Our knowledge of the effects of management abandonment on ground
565 flora is relatively poor (Standovar et al., 2006). Indeed, among the European studies
566 comparing species richness of ground flora between managed and unmanaged forests as

567 identified earlier by Paillet et al. (2010), most showed a positive effect of forest management
568 on ground flora (e.g. Gotmark, 1992, Graae & Heskjaer, 1997, Schmidt, 2005) whereas
569 cases showing a negative effect were rarer (Standovar et al., 2006, Burrascano et al., 2008).
570 The dominant positive effect is generally attributed to a modification in resource allocation in
571 terms of light and moisture: with supposedly less living woody material in managed than in
572 unmanaged forests due to tree harvesting, more light and water reach the ground thus
573 favouring light-demanding open habitat species at the expense of typical shade-tolerant
574 forest species (Uotila & Kouki, 2005, Barbier et al., 2008). This explanation has, however,
575 been questioned by authors who found a negative effect of forest management on ground
576 flora, and who consider that the more patchy horizontal forest structure in unmanaged forests
577 favours species richness, even at an alpha scale (e.g. Standovar et al., 2006). Moreover,
578 such results, either positive or negative, have often been discussed but have more rarely
579 been assessed by correlative analyses with material stand descriptors such as levels of light
580 at the ground level (Sonohat et al., 2004) or basal area, which has already proven to be an
581 acceptable predictor of species richness (Barbier et al., 2009). The observed variation in
582 species richness may actually be explained by forest attributes rather than by management
583 status alone.

584 These inconsistencies might nevertheless be avoided by analysing species ecological
585 groups rather than total species richness when describing the effects of an environmental
586 factor on a taxa (Bernhardt-Romermann et al., 2008, Barbier et al., 2009). Indeed, since
587 floral trait databases are becoming increasingly reliable and more readily available (see e.g.
588 Ecoplant database Gégout et al., 2005), we now have access to a pluralistic view of
589 biodiversity which is ecologically sound and more related to potential mechanisms than was
590 the case with species richness only (Noss, 1990). This is especially true if the ecological
591 groups respond differently to a same factor. Regarding ecological groups, several
592 hypotheses can be formulated regarding the effects of forest management on ground flora.
593 Light or open habitat species may indeed be favoured by forest management as are
594 generalist species, whereas forest species may be negatively affected. In particular, ancient
595 forest species (sensu Hermy et al., 1999) characterized by low dispersal ability may be
596 sensitive to forest management. Ground flora may also be used to derive mean indicator
597 values (Diekmann, 2003) and identify trophic differences among different sites and
598 treatments, without reliance on costly chemical analyses. Hypotheses can then be
599 formulated on moisture levels (higher moisture in unmanaged forests due to a more
600 continuous canopy cover) or Carbon / Nitrogen (C/N) ratio and acidity: managed forests tend
601 to be less fertile than unmanaged forests due to biomass export and the presence of large
602 amounts of deadwood (Ralevic et al., 2010). For instance, in this respect, C/N ratios may be
603 higher in managed than in unmanaged forests.

604 In this context, we studied the response of ground flora on 136 plots distributed in 9 forest
605 sites in France with both managed and unmanaged areas. We used trait databases to derive
606 the species richness of ecological groups and then analysed their response to forest
607 management. We also analysed environmental characteristics such as pH, C/N ratio and
608 humidity levels through mean indicator values derived from ground flora composition. We
609 sought to answer the following questions:

- 610 - Is total species richness systematically higher in managed than in unmanaged
611 forests?
- 612 - Are open habitat or light-demanding ground flora species favoured by forest
613 management at the expense of shade tolerant or ancient forest species?
- 614 - Are soil trophic characteristics as derived from ground flora influenced by forest
615 management?
- 616 - Are these effects linked with management status only or also with stand
617 characteristics such as basal area or deadwood volume?

618

619 **Materials and methods**

620 Study site descriptions and plot selection

621 We studied 9 forests located in the French lowlands (Auberive, Chizé, Citeaux, Combe-
622 Lavaux, Fontainebleau) and in the mountains (Ballons-Comtois, Chartreuse, Ecouges and
623 Ventron; Figure 1). Forest type was voluntarily limited to lowland forests dominated by beech
624 (*Fagus sylvatica* L.) and oaks (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* Liebl.), and to mountain
625 forests dominated by beech, white fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.)
626 Karst.). These forest types represent around 40% of the French forest cover (French
627 Forestry Inventory data 2005-2008, www.ifn.fr). Each site includes a forest reserve where no
628 forest management has occurred for at least 20 years (except for Chizé, Table 1). Individual
629 study plots were selected within a radius of 5km from the forest reserve boundaries. The plot
630 selection method differed between lowland and mountain regions:

- 631 - in lowland forests, the plots were drawn at random on a regular grid, then managed and
632 unmanaged zones were paired according to soil conditions. When open plots existed in the
633 unmanaged zones, a similar number of open plots was selected in the managed zones (this
634 concerned 2 plots in Fontainebleau and 2 plots in Chizé);
- 635 - in mountain forests, to avoid elevation bias, we selected and matched managed and
636 unmanaged plots according to soil conditions without randomisation.

637 A final set of 136 plots was selected: each plot in an unmanaged zone was matched with an
638 equivalent plot according to soil conditions in the managed zone within the same study
639 forest.

640

641 Plant censuses

642 To limit observer effect, we followed the guidelines provided by Archaux et al. (2006): all
643 censuses were performed by at least two observers with one common observer for all the
644 plots within the same study forest (called a moderator); RC moderated the censuses for the
645 Auberive, Chizé, Fontainebleau, and Ventron sites; HM for the Ballons-Comtois, Citeaux and
646 Combe-Lavaux; and YP for the Chartreuse and Ecouges sites. Sampling effort was limited to
647 approximately 35min per plot. Using the Braun-Blanquet (1932) abundance-dominance
648 method, all vascular plants within a 1000-m² circular plot were inventoried, except for the
649 Chartreuse and Ecouges sites where 400-m² circular plots were set up. The potential area
650 effect due to different sized plots was included as a random site effect (see below).
651 Nomenclature follows Rameau et al. (1991, 1993).

652

653 Environmental variables and stand structure

654 We measured the diameter of all living trees with a Diameter at Breast Height (DBH) of more
655 than 20cm in lowland forests (and 30cm in mountain forests) present within a fixed angle of
656 2% (resp. 3%). Practically, this means that a tree with a DBH of 60cm sampled at a
657 maximum distance of 30m (resp. 20m) from the centre accounts for a basal area of 1m²/ha
658 (resp. 2.25m²/ha). In addition, the diameter of all living trees with 7.5<DBH<20cm (resp.
659 30cm) was measured within a fixed radius of 10m (314m²). Total basal area for each plot
660 was then derived from these measurements. The method differed between lowland and
661 mountain forests for practical reasons.

662 The volume of downed deadwood (logs) and standing dead trees (snags) with a diameter >
663 30cm was measured within a 20m radius. In addition, snags with a diameter < 30cm were
664 measured within a 10m radius, and logs with a diameter < 30cm were measured using the
665 Line Intersect Sampling method (LIS, Woodall & Williams, 2005) on a total length of 60m.

666

667 Species ecological and life traits

668 The 350 species sampled (see Appendix 1) were pooled in ecological groups based on
669 habitat preference traits according to Julve (2007). The species richness of open (Julve's
670 value <13), intermediate (between 13 and 15) and forest species (16) was then calculated by
671 adding the number of species in each category. We also calculated the species richness of
672 ancient forest species according to Hermy et al. (1999) for each plot.

673 For all the species present in each census, we calculated a plot mean indicator values for
674 several environmental gradients: light, soil moisture and nitrogen content according to
675 Ellenberg (1991) and three parameters of soil mineral richness (pH, carbon/nitrogen ratio
676 (C/N) and base saturation) provided by the EcoPlant database (Gégout et al., 2005). We did
677 not weight the mean indicator values relative to species abundance (Diekmann, 2003).

678

679 Statistical analyses

680 We processed all the analyses with the R software (V2.12.2, R Foundation for Statistical
681 Computing, Vienna, Austria). Wilcoxon tests were used to compare continuous stand
682 characteristics between managed and unmanaged forests among different sites.

683 We considered 12 response variables corresponding to species richness and the mean
684 indicator values calculated: Total species richness (Stot); Ancient forest species richness (S
685 ancient) according to Hermy (1999); Open-, Intermediate-, and Forest-habitat partial species
686 richness according to the Julve classification (resp. S Julve O, S Julve I, and S Julve F,
687 Julve, 2007); Mean Ellenberg values for light, soil humidity and nitrogen content (resp. Ell.
688 Light, Ell. Humidity, Ell. Nitrogen) according to Ellenberg (1991); Mean C/N, pH and base
689 saturation (ST) according to Gégout et al. (2003). Four explanatory variables were tested:
690 management type (managed vs. unmanaged forests), elevation type (lowland vs. mountain
691 forests), total basal area and total deadwood volume (continuous variables).

692 With the lmer function in the lme4 R package, we modelled the response of the different
693 variables using generalized linear mixed models (GLMM, Bolker et al., 2009) with Poisson
694 error distribution for count variables (richness) and Gaussian error distribution for continuous
695 variables (trophic data). We added a random observation effect to count data models to
696 account for potential over-dispersion of the data (see Elston et al., 2001). Because several
697 plots were included within one and the same site in our sampling design, plot floral
698 composition was more similar between plots from the same site than between plots from
699 different sites. We therefore included a random "site" effect to take this potential source of
700 spatial autocorrelation into account.

701 We compared several models for the different response variables considered:

702 [M0] Null model

703 [M1] Management type

704 [M2] Elevation

705 [M3] Management type + Elevation

706 [M4] Management type + Elevation + Management:Elevation

707 [M5] Basal Area

708 [M6] Basal Area + Management

709 [M7] Basal Area + Elevation

710 [M8] Basal Area + Management+ Basal Area:Management

711 [M9] Basal Area + Elevation + Basal Area:Elevation

712 [M10] Basal Area + Elevation + Management + Basal Area:Management + Basal
713 Area:Elevation

714 Six additional models involving total deadwood volume per plot were tested for C/N ratio, pH,
715 Base saturation and Ellenberg nitrogen:
716 [M11] Total Deadwood Volume
717 [M12] Total Deadwood Volume + Management
718 [M13] Total Deadwood Volume + Elevation
719 [M14] Total Deadwood Volume + Management + Total Deadwood Volume:Management
720 [M15] Total Deadwood Volume + Elevation + Total Deadwood Volume:Elevation
721 [M16] Total Deadwood Volume + Elevation + Management + Total Deadwood
722 Volume:Management + Total Deadwood Volume:Elevation
723 Models [M1] to [M16] were compared on the basis of their Akaike Information Criterion
724 corrected for small sample size (AICc, Akaike, 1974) and their subsequent Akaike weights.
725 The model with the lowest AICc and weight was systematically selected.

726

727 **Results**

728 Stand characteristics

729 Unmanaged forests did not show systematically higher basal area than managed forests
730 (Table 1). In lowlands, the managed stands in the Auberive, Chizé and Combe-Lavaux
731 forests tended to exhibit a higher basal area than their equivalent unmanaged forests, while
732 the contrary held for the Citeaux forest (Table 1). In mountains, basal area was generally
733 higher in unmanaged than in managed stands, this result being marginally significant only for
734 the Chartreuse site (Table 1).

735 Unmanaged stands generally have higher deadwood stocks, in terms of both snag and log
736 volumes (Table 1). More specifically however, only three sites other than Fontainebleau had
737 significantly higher deadwood volumes in unmanaged than in managed stands. Citeaux had
738 significantly higher log and total deadwood volumes and Chizé higher snag volume, whereas
739 Chartreuse had marginally significantly higher log and total deadwood volumes.

740

741 Total and partial species richness

742 Total species richness responded to the interaction between basal area and elevation (Table
743 2, Figure 2). There were significantly fewer species in mountain than in lowland forests.
744 Basal area had a slightly negative effect on total species richness, notably in lowland forests,
745 with the effect being almost null in mountain forests (Table 3). Ancient forest species
746 richness (sensu Hermy et al., 1999) responded negatively to basal area, but the effect was
747 weak and non-significant (Table 3). The null model was the best for Julve's forest species
748 (Table 2). For Julve's intermediate species, richness responded to basal area and
749 management type (Table 2): basal area showed a small yet significant negative effect and
750 there were significantly more intermediate species in managed than in unmanaged forests

751 (Table 3). For Julve's open species, richness responded best to the model with an interaction
752 between basal area and elevation. There were significantly more open species in lowland
753 than in mountain forests. Basal area had a significant negative effect on Julve's open species
754 in lowland forests but not in mountains (Table 3). Globally, these results indicate that total
755 species richness and richness for Julve's intermediate and open species decrease with
756 increasing basal area. In addition, no effect of forest management per se on floristic
757 biodiversity was detected by our analyses.

758

759 Trophic mean indicator values

760 Among the Ellenberg mean indicator values we calculated, light responded best to the model
761 including an interaction between basal area and elevation (Table 2). Basal area was
762 negatively correlated with light availability in lowland forests but the effect was almost null in
763 mountain forests. Light levels were significantly lower in mountains than in lowland forests for
764 equivalent levels of basal area. Ellenberg humidity values responded to elevation (Table 2)
765 and showed significantly higher levels in mountain than in lowland forests (Table 3). Nitrogen
766 value responded significantly to total deadwood volume and elevation (Table 2). Nitrogen
767 increased slightly with deadwood volume and was higher in mountain than in lowland forests
768 (Table 3).

769 C/N ratio responded to management type and elevation (Table 2) with significantly higher
770 C/N ratios in managed mountain forests than in unmanaged lowland forests (Table 3). pH
771 responded to the same model. Soils were significantly more acidic in managed mountain
772 forests than in unmanaged lowland forests (Table 3). Base saturation responded to the
773 model with an interaction between management type and elevation (Table 2). Base
774 saturation was significantly higher in lowland than in mountain forests for both managed and
775 unmanaged sites, but the difference between managed and unmanaged sites was only
776 marginally significant (Table 3).

777

778

779 **Discussion**

780 Stand structure and light levels influenced ground flora diversity more than management type 781 did

782 Contrary to many results previously observed (e.g. Burrascano et al., 2008, Paillet et al.,
783 2010), forest management did not significantly influence total ground flora species richness
784 in our study. Rather, basal area had the main negative effect on the total species richness,
785 apparently by inducing a decrease in Julve's intermediate and open-habitat species richness.
786 This result is comparable to those obtained by Chiarucci and Bonini (2005) in several forests
787 in Tuscany, and to those of Barbier et al. (2009) in French lowland forests. Basal area may

788 indicate light level and degree of competition among trees (Sonohat et al., 2004); this was
789 confirmed in our study by a decrease in Ellenberg light indicator values with increasing basal
790 area. An increase in basal area induces a decrease in light resources availability for plants
791 which in turn reduces total species richness (Strandberg et al., 2005). In our study, this
792 decrease affected mainly open-habitat and intermediate species, but was not compensated
793 for by an increase in more shade-tolerant forest species. Neither forest specialist nor ancient
794 forest species richness was higher in unmanaged than in managed forests. This finding did
795 not support our hypothesis on the refuge role of unmanaged forests for specialised species
796 with low dispersal abilities, though several authors have stressed the importance of
797 undisturbed areas for plant species with low dispersal abilities (see e.g. Onaindia &
798 Amezaga, 2000, Burrascano et al., 2008), Furthermore, the role of plant species richness as
799 an indicator of undisturbed forest was not confirmed, contrary to Blasi et al. (2010). Forest
800 management was not a prevailing factor in determining various components of ground flora.
801 Our contradictory findings can probably be explained because the importance of forest
802 management versus stand structure variables had seldom before been tested in a single
803 study, even though stand structure appears to be an important factor for plant biodiversity
804 (Graae & Heskjaer, 1997). Previous studies generally discussed the negative effects of forest
805 management on ground flora in terms of heterogeneity in unmanaged forests. Indeed, higher
806 stand heterogeneity, notably canopy gaps and large living trees (Burrascano et al., 2011)
807 and the occurrence of various small-scale light and soil conditions appear to enhance ground
808 flora biodiversity in unmanaged forests (Sebastia et al., 2005, Standovar et al., 2006,
809 Burrascano et al., 2008). This trend was not confirmed by our study. Most of the unmanaged
810 sites included in our analyses may still be in the aggradation phase (Graae & Heskjaer,
811 1997) with high levels of woody material and closed canopies, and this may strongly reduce
812 plant species richness and explain the prevailing effect of basal area. However, in our data,
813 basal area was not systematically higher in unmanaged than in managed forests. Finally, the
814 same basal area can correspond to different levels of stand heterogeneity (see Boncina,
815 2000 though indirectly, Messier et al., 2009) and in such a case, basal area would probably
816 not be sufficient to fully explain patterns in plant species richness. With this caveat, our
817 results are close to those of Graae and Heskjaer (1997) who observed that stand structure
818 and stand age were more diverse in unmanaged than in managed forests, but that no
819 significant differences in the composition of the vegetation or in vegetation heterogeneity
820 could be demonstrated with respect to the structural variables linked with management
821 status.

822 Another interesting result we found was that the effect of basal area was negative in lowland
823 forests but null in mountain forests. Since total and open-habitat species richness were lower
824 in mountain than in lowland forests, the absence of basal area effect in the mountain

825 ecosystem may indicate that light is not a limiting factor when interspecific competition is
826 lower, i.e. in mountains. Another possible explanation supported by our analyses is that the
827 uneven-aged management generally applied in mountain forests could have already long
828 favoured more closed-habitat plant species; hence mountain forests could be devoid of
829 open-habitat species sensitive to increases in basal area. In our study, only open-habitat
830 species richness was significantly higher in lowland than in mountain forests for equivalent
831 levels of basal area.

832

833 Forest management affects soil trophic levels

834 Forest management type had a significant effect on mean indicator values derived from plant
835 censuses. Indeed, pH and base saturation levels were higher in unmanaged than in
836 managed forests, whereas C/N ratio was lower. We assumed that these results were due to
837 forest management type only since our plots were set up in controlled site conditions. Higher
838 trophic levels in unmanaged forests have indicated that ecosystem integrity and function are
839 more preserved there than in managed forests (Burrascano et al., 2008, Burrascano et al.,
840 2009). However, this trend has not been observed in other studies involving direct
841 measurements: Sebastia et al. (2005) observed higher mineralisation rates in mature
842 managed forests, and Graae and Heskjaer (1997) found no significant edaphic differences
843 between managed and unmanaged sites. Still, deadwood decomposition in unmanaged
844 forests may maintain soil fertility at higher levels than in managed forests where wood export
845 may cause nutrient depletion (Ralevic et al., 2010); this was supported by our result for
846 nitrogen mean indicator values. In addition, the presence of downed logs may create
847 microhabitats where species with narrow ecological requirements (e.g. high levels of
848 nitrogen) can grow (Burrascano et al., 2008). In our study, the magnitude of the effect on
849 trophic levels, as for biodiversity indices, was mediated more by elevation, with a lower effect
850 in mountain than in lowland forests (management type effect on C/N was null in the
851 mountains).

852 Finally, Ellenberg humidity values depended solely on elevation, with higher humidity levels
853 in mountain than in lowland forests. Indeed, rainfall at the mountain sites we studied was
854 particularly high, more than 2000mm per year at 1000m a.s.l in Chartreuse, for example.

855

856 Implications for forest management

857 We first showed that ground flora was not sensitive to management abandonment and was
858 more influenced by forest structural features (basal area) than management per se.
859 However, better knowledge of the relationships between basal area and light levels is
860 needed to fully understand the link between the spatial patterns of trees, tree diameters and
861 gap dynamics. Indeed, basal area has inherent limitations for transcribing local gap (and

862 light) variations and is not a precise proxy for local forest heterogeneity. Rather, basal area
863 indicates a mean level of light, which apparently is a significant driver of species richness for
864 ground flora, as well as for other species groups (Toïgo et al., in press). However, despite
865 these weaknesses, basal area is an easily-accessible structural descriptor for forest
866 managers and can be directly controlled by forest management practices.

867 Secondly, the mean trophic indicator values derived from our plant censuses revealed higher
868 fertility levels in unmanaged than in managed forests, though this trend must be verified
869 through diachronic studies and direct chemical analyses. Setting aside strict forest reserves
870 may therefore help to preserve not only the biodiversity linked with typical forest features
871 (Paillet et al., 2010), but also ecosystem functions such as soil fertility, that may be altered in
872 managed forests due to harvesting. In this context, deadwood plays a significant role, as
873 demonstrated by our study. However, further research is necessary to specify the role of
874 soils in unmanaged forests, for example as carbon sinks (Luyssaert et al., 2008) to mitigate
875 the negative effects of climate change. This raises the importance of unmanaged forests
876 beyond the matter of biodiversity conservation only.

877

878 **Acknowledgements**

879 This study would not have been possible without the participation of the botanists involved in
880 the field work: G. Billod (ONF), A. Chevalier (Irstea), L. Domergue (RNF), L. Lallement
881 (ONF), A. Marchand (ONF), L. Servières (RNF) and A. Villemey (Irstea). We are also
882 indebted to D. Barré (ONF), J-J. Boutteaux (ONF), S. Coulette (RNF) and S. Ducroux (ONF)
883 for organising the field work at the different sites. This research was granted by the French
884 Ministry of the Ecology (convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB through the
885 "Biodiversité et Gestion Forestière" program (convention GNB n°2100214651)) and the
886 National Forestry Board ("Office National des Forêts", convention ONF-Cemagref, Action 5,
887 2008).

888

889 **References cited**

- 890 Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transaction on*
891 *Automatic Control* 19: 716-723.
- 892 Archaux, F., Gosselin, F., Berges, L. & Chevalier, R. 2006. Effects of sampling time, species
893 richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of*
894 *Vegetation Science* 17: 299-306.
- 895 Barbier, S., Chevalier, R., Loussot, P., Berges, L. & Gosselin, F. 2009. Improving biodiversity
896 indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree
897 genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak
898 hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 258: S176-S186.
- 899 Barbier, S., Gosselin, F. & Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory
900 vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and
901 boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254: 1-15.
- 902 Bernhardt-Romermann, M., Romermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W. &
903 Stadler, J. 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional
904 trait analyses. *Oikos* 117: 1533-1541.
- 905 Blasi, C., Marchetti, M., Chiavetta, U., Aleffi, M., Audisio, P., Azzella, M. M., Brunialti, G.,
906 Capotorti, G., del Vico, E., Lattanzi, E., Persiani, A. M., Ravera, S., Tilia, A. &
907 Burrascano, S. 2010. Multi-taxon and forest structure sampling for identification of
908 indicators and monitoring of old-growth forest. *Plant Biosystems* 144: 160-170.
- 909 Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. &
910 White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology
911 and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127-135.
- 912 Boncina, A. 2000. Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest
913 remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. *Global Ecology and*
914 *Biogeography* 9: 201-211.
- 915 Braun-Blanquet, J. 1932. *Plant Sociology*. McGraw-Hill Book Company, New York, USA.
- 916 Burrascano, S., Lombardi, F. & Marchetti, M. 2008. Old-growth forest structure and
917 deadwood: Are they indicators of plant species composition? A case study from
918 central Italy. *Plant Biosystems* 142: 313-323.
- 919 Burrascano, S., Rosati, L. & Blasi, C. 2009. Plant species diversity in Mediterranean old-
920 growth forests: A case study from central Italy. *Plant Biosystems* 143: 190-200.
- 921 Burrascano, S., Sabatini, F. M. & Blasi, C. 2011. Testing indicators of sustainable forest
922 management on understorey composition and diversity in southern Italy through
923 variation partitioning. *Plant Ecology* 212: 829-841.
- 924 Chiarucci, A. & Bonini, I. 2005. Quantitative floristics as a tool for the assessment of plant
925 diversity in Tuscan forests. *Forest Ecology and Management* 212: 160-170.

- 926 Diekmann, M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology –
927 a review. *Basic and Applied Ecology* 4: 493-506.
- 928 Ellenberg, H. 1991. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen. *Scripta geobotanica* 18: 9-166.
- 929 Elston, D. A., Moss, R., Boulinier, T., Arrowsmith, C. & Lambin, X. 2001. Analysis of
930 aggregation, a worked example: Numbers of ticks on red grouse chicks. *Parasitology*
931 122: 563-569.
- 932 Gégout, J. C., Coudun, C., Bailly, G. & Jabiol, B. 2005. EcoPlant: A forest site database
933 linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16:
934 257-260.
- 935 Gégout, J. C., Hervé, J. C., Houllier, F. & Pierrat, J. C. 2003. Prediction of forest soil nutrient
936 status using vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14: 55-62.
- 937 Gotmark, F. 1992. Naturalness as an Evaluation Criterion in Nature Conservation.
938 *Conservation Biology* 6: 455-458.
- 939 Graae, B. J. & Heskjaer, V. S. 1997. A comparison of understorey vegetation between
940 untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and*
941 *Management* 96: 111-123.
- 942 Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J. E. 1999. An
943 ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and
944 the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- 945 Julve, P. 2007. Baseflor. <http://perso.orange.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- 946 Luysaert, S., Schulze, E. D., Borner, A., Knohl, A., Hessenmoller, D., Law, B. E., Ciais, P. &
947 Grace, J. 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455: 213-215.
- 948 Messier, C., Posada, J., Aubin, I. & Beaudet, M. 2009. Functional relationships between old-
949 growth forest canopies, understorey, light and vegetation dynamics. In: C. Wirth, G.
950 Gleixner & M. Heimann (eds.) *Old-growth forests. Function, fate and value.*, pp. 115-
951 139. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- 952 Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity - A hierarchical approach.
953 *Conservation Biology* 4: 355-364.
- 954 Onaindia, M. & Amezaga, I. 2000. Seasonal variation in the seed banks of naive woodland
955 and coniferous plantations in Northern Spain. *Forest Ecology and Management* 126:
956 163-172.
- 957 Paillet, Y., Berges, L., Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Romermann, M., Bijlsma, R.
958 J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T.,
959 Matesanz, S., Meszaros, I., Sebastia, M. T., Schmidt, W., Standovar, T., Tothmeresz,
960 B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K. & Virtanen, R. 2010. Biodiversity Differences
961 between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in
962 Europe. *Conservation Biology* 24: 101-112.

963 Ralevic, P., Ryans, M. & Cormier, D. 2010. Assessing forest biomass for bioenergy:
964 Operational challenges and cost considerations. *Forestry Chronicle* 86: 43-50.

965 Rameau, J.-C., Mansion, D. & Dumé, G. 1991. *Flore Forestière Française, Tome 1 : Plaines*
966 *et Collines*. Institut pour le Développement Forestier.

967 Rameau, J.-C., Mansion, D. & Dumé, G. 1993. *Flore Forestière Française, Tome 2 :*
968 *Montagnes*. Institut pour le Développement Forestier.

969 Schmidt, W. 2005. Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and
970 unmanaged beech forests. *Forest Snow and Landscape Research* 79: 111-125.

971 Sebastia, M. T., Casals, P., Vojnikovic, S., Bogunic, F. & Beus, V. 2005. Plant diversity and
972 soil properties in pristine and managed stands from Bosnian mixed forests. *Forestry*
973 78: 297-303.

974 Sonohat, G., Balandier, P. & Ruchaud, F. 2004. Predicting solar radiation transmittance in
975 the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest*
976 *Science* 61: 629-641.

977 Standovar, T., Odor, P., Aszalos, R. & Galhidy, L. 2006. Sensitivity of ground layer
978 vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness. *Community Ecology*
979 7: 199-209.

980 Strandberg, B., Kristiansen, S. M. & Tybirk, K. 2005. Dynamic oak-scrub to forest
981 succession: Effects of management on understorey vegetation, humus forms and
982 soils. *Forest Ecology and Management* 211: 318-328.

983 Toïgo, M., Paillet, Y., Noblecourt, T., Soldati, F., Gosselin, F. & Dauffy-Richard, E. in press.
984 Does setting aside forest reserves matter more than habitat characteristics for ground
985 beetles? *Biological Conservation*.

986 Uotila, A. & Kouki, J. 2005. Understorey vegetation in spruce-dominated forests in eastern
987 Finland and Russian Karelia: Successional patterns after anthropogenic and natural
988 disturbances. *Forest Ecology and Management* 215: 113-137.

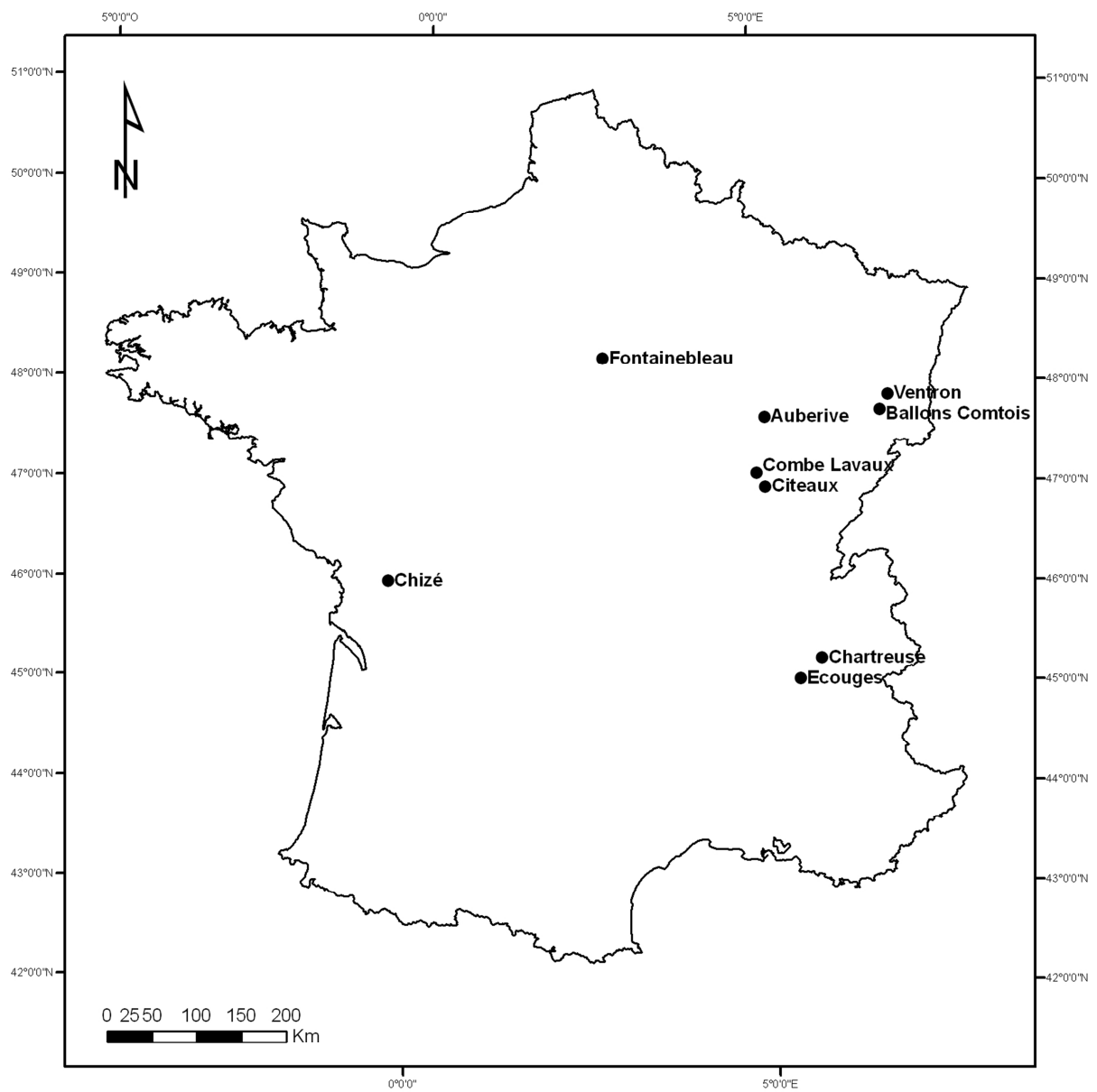
989 Woodall, C. & Williams, M. S. 2005. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures
990 for the down woody materials indicator of the FIA program. In: Editor (eds.) *General*
991 *Technical Report - North Central Research Station*, pp. 47. USDA Forest Service.

992

993

994 **Tables and figures**

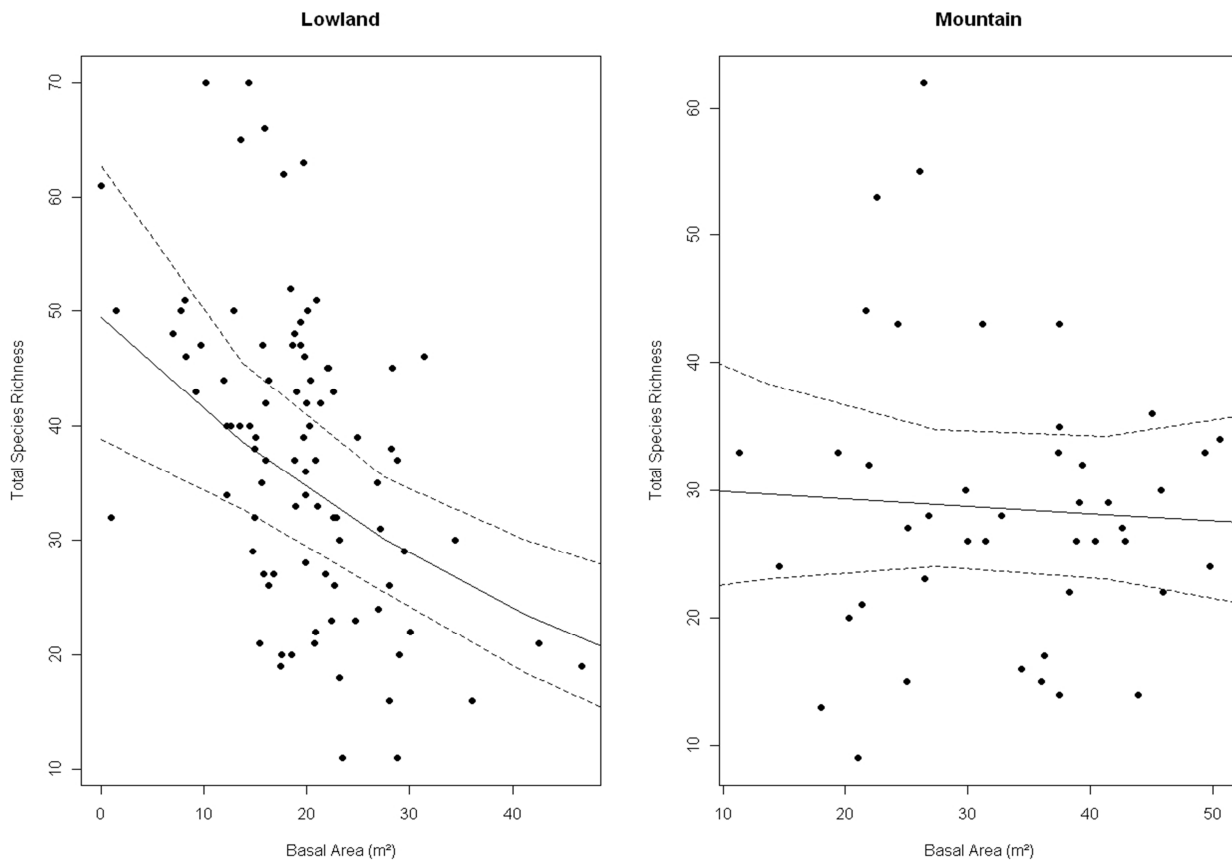
995 **Figure 1: Map of the study sites**



996

997

998 Figure 2: Relationship between total ground flora species richness and basal area.
999 Continuous lines represent the model adjustment (taking into account random effects);
1000 dotted lines are the 95% confidence intervals.
1001



1002 Table 1: Mean stand characteristics of the study sites. MAN = managed plots; UNM = unmanaged plots. TSA: mean time since abandonment in
 1003 unmanaged plots. Wilcoxon-tests: ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1; n.s: non-significant result.

Site	TSA (years)	Number of plots		Mean basal area (m ² /ha) (S.D.)			Mean log volume (m ³ /ha) (S.D.)			Mean snag volume (m ³ /ha) (S.D.)			Mean deadwood volume (m ³ /ha) (S.D.)			
		MAN	UNM	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	
Lowland	Auberive	40	12	12	17.8 (3.0)	15.6 (7.6)	ns	14.0 (13.8)	29.2 (40.2)	ns	4.3 (7.3)	6.2 (7.8)	ns	18.3 (15.0)	35.4 (41.0)	ns
	Chizé	15	12	12	18.4 (7.8)	14.9 (5.3)	ns	9.6 (7.7)	9.6 (16.4)	ns	2.6 (2.1)	3.1 (6.6)	*	12.2 (8.1)	12.7 (22.5)	ns
	Citeaux	45	6	6	26.1 (3.1)	36.1 (7.5)	*	9.0 (12.3)	48.3 (34.4)	**	1.4 (0.5)	19.7 (27.8)	ns	10.4 (12.2)	67.9 (38.8)	**
	Combe-Lavaux	30	4	4	21.5 (4.5)	18.3 (1.7)	ns	1.9 (1.0)	10.6 (17.8)	ns	7.1 (8.8)	2.2 (3.3)	ns	8.9 (9.3)	12.9 (16.6)	ns
	Fontainebleau	>150	12	12	19.2 (6.8)	19.7 (6.6)	ns	11.9 (13.7)	116.7 (63.7)	***	2.0 (1.7)	46.2 (44.7)	**	13.9 (13.1)	163.0 (86.9)	***
Mountain	Ballons-Comtois	>20	8	8	29.3 (9.8)	34.2 (13.7)	ns	22.8 (23.1)	35.5 (24.0)	ns	18.1 (18.3)	22.4 (28.9)	ns	41.0 (41.0)	57.8 (39.7)	ns
	Chartreuse	>50	5	5	26.4 (5.8)	36.3 (5.5)	(*)	38.8 (20.6)	16.8 (10.7)	(*)	1.1 (1.5)	5.5 (6.0)	ns	39.9 (21.6)	22.3 (13.5)	(*)
	Ecouges	>20	5	5	38.7 (9.2)	40.9 (5.0)	ns	12.4 (15.3)	50.4 (62.5)	ns	5.2 (7.2)	24.8 (39.2)	ns	17.7 (21.4)	75.1 (75.4)	ns
	Ventron	20	4	4	21.3 (4.9)	33.4 (9.2)	ns	31.2 (31.5)	23.9 (19.3)	ns	10.1 (4.8)	17.5 (15.4)	ns	41.3 (35.5)	41.5 (30.2)	ns
Total		68	68	22.8 (8.7)	24.8 (12.2)	ns	15.5 (17.6)	42.8 (52.5)	**	5.3 (9.0)	17.6 (28.9)	ns	20.8 (22.8)	60.4 (70.5)	**	

1004 Table 2: Model selection (GLMM with Poisson or Gaussian error distribution) by AICc and Akaike weight for species richness and mean indices
1005 tested. The model with the lowest AICc and highest weight was systematically chosen. The AICc of the selected models is in bold characters. S
1006 tot: Total species richness; S ancient: Ancient forest species richness ; S Julve F, I, O, respectively Julve's forest, intermediate and open
1007 species richness ; Ell light, humidity and nitrogen; Ellenberg mean indicator values; pH, C/N and ST (Base Saturation): trophic values derived
1008 from Gégout et al. (2003).

Response variable		[M0]	[M1]	[M2]	[M3]	[M4]	[M5]	[M6]	[M7]	[M8]	[M9]	[M10]	[M11]	[M12]	[M13]	[M14]	[M15]	[M16]
S tot	AICc	319.0	321.0	319.8	321.9	323.9	311.5	313.6	313.5	315.7	310.2	314.3	-	-	-	-	-	-
	weights	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.08	0.09	0.03	0.47	0.06	-	-	-	-	-	-
S ancient	AICc	199.2	201.1	199.3	201.2	202.7	198.7	200.4	199.5	202.2	200.4	204.3	-	-	-	-	-	-
	weights	0.16	0.06	0.15	0.06	0.03	0.20	0.08	0.13	0.04	0.08	0.01	-	-	-	-	-	-
S Julve F	AICc	160.3	161.1	161.0	161.9	163.0	161.2	161.8	162.4	163.6	164.6	167.2	-	-	-	-	-	-
	weights	0.21	0.13	0.14	0.09	0.05	0.13	0.10	0.07	0.04	0.02	0.01	-	-	-	-	-	-
S Julve I	AICc	197.4	197.1	195.9	195.6	197.8	180.7	180.4	181.2	181.6	182.3	182.3	-	-	-	-	-	-
	weights	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.22	0.26	0.18	0.14	0.10	0.10	-	-	-	-	-	-
S Julve O	AICc	307.1	309.0	309.2	311.1	313.2	300.7	302.8	301.8	305.0	295.6	299.5	-	-	-	-	-	-
	weights	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.02	0.04	0.01	0.76	0.11	-	-	-	-	-	-
Ell light	AICc	141.2	141.5	135.8	136.2	140.2	138.5	140.8	133.8	150.8	133.6	143.2	-	-	-	-	-	-
	weights	0.01	0.01	0.12	0.10	0.01	0.03	0.01	0.34	0.00	0.36	0.00	-	-	-	-	-	-
Ell humidity	AICc	-23.2	-16.2	-27.3	-20.4	-14.7	-10.9	-4.0	-14.9	7.7	-4.1	14.6	-	-	-	-	-	-
	weights	0.11	0.00	0.86	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	-	-	-	-	-	-
Ell nitrogen	AICc	166.44	167.38	157.78	158.75	162.61	175.00	174.69	165.19	184.64	173.95	182.43	159.45	164.94	154.13	174.70	165.69	179.47
	weights	0.0016	0.00	0.12	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.73	0.00	0.00	0.00
pH	AICc	122.72	120.87	117.82	116.01	119.96	126.03	121.11	122.02	131.55	129.41	136.73	136.86	136.06	132.11	142.50	144.92	150.72
	weights	0.0193	0.05	0.22	0.56	0.08	0.00	0.04	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
C/N	AICc	589.42	582.97	588.21	581.79	580.99	597.20	590.33	596.11	596.61	602.13	600.80	587.47	586.93	586.19	594.77	596.10	602.86
	weights	0.0065	0.16	0.01	0.30	0.44	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.03	0.00	0.00	0.00
ST	AICc	998.25	991.77	988.61	982.16	979.91	997.64	989.13	988.93	993.21	991.26	988.00	1004.92	1000.16	995.45	1002.04	1002.06	999.11
	weights	8E-05	0.00	0.01	0.23	0.72	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Table 3: Estimated values derived from generalized mixed-effects models with Poisson error distribution for richness (values were not back-transformed) and Gaussian error distribution for continuous response variables. Stot: Total species richness; S ancient: Ancient forests species richness ; S Julve I: Julve's intermediate species richness ; S Julve O: Julve's open species richness ; BA: Basal area; MON: Mountain; UNM: Unmanaged. ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1; n.s: non-significant result.

Response variables	Explanatory variables	Estimate	SE	z-value/t-val	p-val	
Stot	Intercept	3.90	0.12	31.93	<0.001	***
	BA	-0.02	0.004	-3.88	<0.001	***
	MON	-0.48	0.22	-2.18	0.029	*
	BA:MON	0.02	0.007	2.37	0.018	*
S ancient	(Intercept)	2.61	0.14	18.44	<0.001	***
	BA	-0.006	0.003	-1.017	0.309	n.s
S Julve I	Intercept	2.48	0.16	15.92	<0.001	***
	BA	-0.02	0.004	-4.55	<0.001	***
	UNM	-0.09	0.06	-1.57	0.117	n.s
S Julve O	Intercept	2.92	0.17	16.75	<0.001	***
	BA	-0.04	0.01	-4.78	<0.001	***
	MON	-0.74	0.34	-2.14	0.032	*
	BA:MON	0.03	0.01	2.97	0.003	**
Ell light	Intercept	5.55	0.15	36.73	<0.001	***
	BA	-0.03	0.01	-5.14	<0.001	***
	MON	-1.28	0.26	-4.94	0.002	**
	BA:MON	0.02	0.01	3.25	0.002	**
Ell humidity	Intercept	4.92	0.10	49.88	<0.001	***
	MON	0.53	0.15	3.58	0.009	**
Ell nitrogen	Intercept	4.78	0.12	40.89	<0.001	***
	Total deadwood volume	0.003	0.001	4.66	<0.001	***
	MON	0.69	0.18	3.92	0.006	**
C/N	Intercept	12.84	0.81	15.91	<0.001	***
	UNM	-1.28	0.39	-3.31	0.001	**
	MON	0.80	1.23	0.65	0.536	n.s
	UNM: MON	0.94	0.68	1.39	0.167	n.s
pH	Intercept	6.17	0.25	24.52	<0.001	***
	UNM	0.15	0.05	2.86	0.005	**
	MON	-1.20	0.38	-3.20	0.015	*
ST	Intercept	78.58	5.60	14.03	<0.001	***
	UNM	2.86	1.70	1.68	0.096	(*)
	MON	-23.56	8.46	-2.78	0.027	*
	UNM: MON	1.91	3.00	0.64	0.525	n.s

Appendix 1: Occurrences of ground flora species in managed (MAN) and unmanaged (UNM) lowland (LWL) and mountain (MON) forests.

Species	LWL		MON		Species	LWL		MON	
	MAN	UNM	MAN	UNM		MAN	UNM	MAN	UNM
<i>Abies alba</i>			21	21	<i>Lathyrus linifolius</i>	16	14		
<i>Acer campestre</i>	27	30			<i>Lathyrus niger</i>	3	2		
<i>Acer monspessulanum</i>	10	12			<i>Lathyrus pratensis</i>		2		
<i>Acer opalus</i>	1	2			<i>Lathyrus vernus</i>	1	1		
<i>Acer platanoides</i>	7	12	4		<i>Ligustrum vulgare</i>	29	28		
<i>Acer pseudoplatanus</i>	9	12	18	21	<i>Lilium martagon</i>	2			2
<i>Adenostyles alliariae</i>			8	6	<i>Limodorum abortivum</i>	2			
<i>Adoxa moschatellina</i>				1	<i>Linum catharticum</i>		1		
<i>Agrimonia eupatoria</i>		2			<i>Lithospermum purpureocaeruleum</i>	6	11		
<i>Agrostis canina</i>	2				<i>Lonicera nigra</i>			4	5
<i>Agrostis capillaris</i>	10	5	3	2	<i>Lonicera periclymenum</i>	29	21		
<i>Agrostis stolonifera</i>	7			2	<i>Lonicera xylosteum</i>	14	13	4	
<i>Ailanthus altissima</i>	1				<i>Lunaria rediviva</i>			3	1
<i>Ajuga reptans</i>	9	11	4	2	<i>Luzula campestris</i>	1			
<i>Alliaria petiolata</i>	1				<i>Luzula forsteri</i>	4	8	5	
<i>Allium ursinum</i>	2	2	2		<i>Luzula luzulina</i>				1
<i>Anemone nemorosa</i>	30	37	2	3	<i>Luzula luzuloides</i>	1		10	10
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	6	2			<i>Luzula multiflora</i>	10			
<i>Aquilegia vulgaris</i>	3	4			<i>Luzula nivea</i>			4	1
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1				<i>Luzula pilosa</i>	4	6	7	1
<i>Arum italicum</i>	3	2			<i>Luzula sylvatica</i>			11	13
<i>Arum maculatum</i>	17	11	2		<i>Lysimachia nemorum</i>			6	4
<i>Aruncus dioicus</i>			2	3	<i>Lysimachia nummularia</i>				1
<i>Asarum europaeum</i>	3	2			<i>Malus sylvestris</i>	6	8		
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>			2	2	<i>Melampyrum pratense</i>	4	3		
<i>Astragalus glycyphyllos</i>		1			<i>Melica nutans</i>	4	7		
<i>Athyrium filix-femina</i>	6	9	22	17	<i>Melica uniflora</i>	23	36		3
<i>Atropa belladonna</i>		3			<i>Melittis melissophyllum</i>	17	18		1
<i>Betula pendula</i>	3	2			<i>Mercurialis perennis</i>	9	7	2	1
<i>Blechnum spicant</i>				2	<i>Mespilus germanica</i>	2	2		
<i>Brachypodium pinnatum</i>	20	19		1	<i>Milium effusum</i>	4	4	8	2
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	36	39	2		<i>Moehringia trinervia</i>	2	2	3	2
<i>Bromus erectus</i>				1	<i>Molinia caerulea</i>	10	2		1
<i>Bromus ramosus</i>	10	12	1		<i>Mycelis muralis</i>	9	3	3	2
<i>Bromus sterilis</i>	1				<i>Myosotis arvensis</i>	1			
<i>Buddleja davidii</i>		1			<i>Myosotis scorpioides</i>			1	
<i>Bupthalmum salicifolium</i>			3		<i>Neottia nidus-avis</i>	9	7	2	3
<i>Buxus sempervirens</i>		3			<i>Ophrys apifera</i>		1		
<i>Calamagrostis epigejos</i>	8	6		1	<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	13	7		
<i>Calamagrostis varia</i>			2	1	<i>Ornithogalum umbellatum</i>		1		
<i>Calamintha menthifolia</i>	7	8			<i>Oxalis acetosella</i>	2	3	17	18
<i>Calluna vulgaris</i>	8				<i>Paris quadrifolia</i>	3	4	3	2
<i>Campanula glomerata</i>		1			<i>Petasites albus</i>			3	4
<i>Campanula rapunculus</i>	1				<i>Phegopteris connectilis</i>			1	1
<i>Campanula rotundifolia</i>		1			<i>Phleum pratense</i>		1		
<i>Campanula trachelium</i>	5	4			<i>Phyteuma betonicifolium</i>			2	
<i>Cardamine flexuosa</i>			3	2	<i>Phyteuma spicatum</i>	2	3	1	3
<i>Cardamine heptaphylla</i>	2		3	9	<i>Phytolacca americana</i>	3	10		
<i>Cardamine pentaphyllos</i>				2	<i>Picea abies</i>			12	3
<i>Cardamine pratensis</i>	1			1	<i>Picris hieracioides</i>	3			

Species	LWL		MON		Species	LWL		MON	
	MAN	UNM	MAN	UNM		MAN	UNM	MAN	UNM
<i>Carex alba</i>	6	11			<i>Pinus pinaster</i>	1			
<i>Carex brizoides</i>	1				<i>Pinus sylvestris</i>	7	3		
<i>Carex digitata</i>	14	18			<i>Plantago lanceolata</i>	1			
<i>Carex echinata</i>				1	<i>Plantago major</i>		2		
<i>Carex flacca</i>	33	33	1		<i>Poa alpina</i>			1	
<i>Carex humilis</i>	2				<i>Poa annua</i>	3			1
<i>Carex montana</i>	8	12			<i>Poa compressa</i>	1			
<i>Carex ovalis</i>	1		1	1	<i>Poa nemoralis</i>	11	4	2	1
<i>Carex pallescens</i>	3	2		3	<i>Poa trivialis</i>	4		2	1
<i>Carex pendula</i>	1	1			<i>Polygonatum multiflorum</i>	8	3	3	
<i>Carex pilulifera</i>	16	10	2	1	<i>Polygonatum odoratum</i>	2	1	1	1
<i>Carex remota</i>	3	4	3	2	<i>Polygonatum verticillatum</i>			13	11
<i>Carex strigosa</i>	1				<i>Polygonum bistorta</i>			1	1
<i>Carex sylvatica</i>	22	23	10	8	<i>Polypodium vulgare</i>				4
<i>Carex tomentosa</i>		2			<i>Polystichum aculeatum</i>				8
<i>Carpinus betulus</i>	33	39			<i>Populus tremula</i>	4	2		
<i>Castanea sativa</i>		1			<i>Potentilla sterilis</i>	19	17		
<i>Centaurea jacea</i>	2	5			<i>Prenanthes purpurea</i>			22	17
<i>Centaurea montana</i>	1	1			<i>Primula elatior</i>	1	2	2	
<i>Centaureum erythraea</i>	1	2			<i>Primula veris</i>	1	9		
<i>Cephalanthera longifolia</i>	3	2			<i>Prunella vulgaris</i>	4	2		
<i>Cephalanthera rubra</i>	1				<i>Prunus avium</i>	23	23	1	
<i>Cerastium fontanum</i>	1				<i>Prunus laurocerasus</i>	1	1		
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>			2		<i>Prunus mahaleb</i>	2			
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>			1		<i>Prunus serotina</i>	2			
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>			3		<i>Prunus spinosa</i>	20	10		
<i>Circaea alpina</i>			3	8	<i>Pteridium aquilinum</i>	13	6	2	1
<i>Circaea lutetiana</i>	1	3	4	3	<i>Pulmonaria longifolia</i>	5	3		
<i>Circaea x intermedia</i>				1	<i>Quercus cerris</i>	7	4		
<i>Cirsium arvense</i>	4	2			<i>Quercus humilis</i>	11	8		
<i>Cirsium vulgare</i>	3	2			<i>Quercus petraea</i>	43	36	1	
<i>Clematis vitalba</i>	12	14			<i>Quercus pubescens</i>	1			
<i>Convallaria majalis</i>	13	18			<i>Quercus robur</i>	8	5		
<i>Conyza canadensis</i>	1	1			<i>Ranunculus auricomus</i>	3	1		
<i>Cornus mas</i>	25	21			<i>Ranunculus lanuginosus</i>				1
<i>Cornus sanguinea</i>	22	18			<i>Ranunculus platanifolius</i>			1	3
<i>Corylus avellana</i>	24	18	2	2	<i>Ranunculus repens</i>		2	3	1
<i>Crataegus laevigata</i>	22	21			<i>Ranunculus tuberosus</i>	7	2		
<i>Crataegus monogyna</i>	30	30			<i>Rhamnus cathartica</i>	2	3		
<i>Crepis paludosa</i>			1	1	<i>Ribes alpinum</i>	14	11		4
<i>Cynoglossum germanicum</i>	1				<i>Ribes rubrum</i>	1		2	1
<i>Cystopteris fragilis</i>				1	<i>Ribes uva-crispa</i>	1			
<i>Cytisus scoparius</i>	13	2	1		<i>Roegneria canina</i>	1	7		
<i>Dactylis glomerata</i>	11	8			<i>Rosa arvensis</i>	29	26		4
<i>Danthonia decumbens</i>	9	1			<i>Rosa canina</i>	2	2		
<i>Daphne laureola</i>	6	6		2	<i>Rosa micrantha</i>	1			
<i>Daphne mezereum</i>	6	9			<i>Rosa pendulina</i>			1	
<i>Daucus carota</i>	1	2			<i>Rubia peregrina</i>	13	12		
<i>Deschampsia cespitosa</i>	5	6	1	3	<i>Rubus caesius</i>	2	2		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	11	3	3	7	<i>Rubus fruticosus</i>	45	45	22	18
<i>Digitalis lutea</i>	1	2			<i>Rubus idaeus</i>	3	2	16	12
<i>Digitalis purpurea</i>			4	5	<i>Rubus saxatilis</i>	4	4		
<i>Dryopteris carthusiana</i>	6	11	12	11	<i>Rumex acetosa</i>				1

Species	LWL		MON		Species	LWL		MON	
	MAN	UNM	MAN	UNM		MAN	UNM	MAN	UNM
<i>Dryopteris dilatata</i>	1	2	17	14	<i>Rumex acetosella</i>	3			
<i>Dryopteris filix-mas</i>	3	9	18	20	<i>Rumex arifolius</i>			1	
<i>Epilobium angustifolium</i>				1	<i>Ruscus aculeatus</i>	18	25		
<i>Epilobium montanum</i>		1	5	8	<i>Salix caprea</i>	3	6		
<i>Epilobium parviflorum</i>	1	3		3	<i>Sambucus nigra</i>	2	1		1
<i>Epilobium tetragonum</i>	2				<i>Sambucus racemosa</i>			7	6
<i>Epipactis helleborine</i>	8	7			<i>Sanicula europaea</i>			1	
<i>Equisetum sylvaticum</i>				1	<i>Saxifraga rotundifolia</i>				4
<i>Erica cinerea</i>	5				<i>Scrophularia nodosa</i>	5	6	1	1
<i>Eupatorium cannabinum</i>	7	7			<i>Scrophularia umbrosa</i>				1
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	30	36		3	<i>Senecio erucifolius</i>	1	2		
<i>Euphorbia cyparissias</i>	7	5			<i>Senecio jacobaea</i>	4	1		
<i>Euphorbia dulcis</i>	1	1			<i>Senecio ovatus</i>			9	10
<i>Euphorbia flavicoma</i>		1			<i>Serratula tinctoria</i>		1		
<i>Euphorbia villosa</i>		2			<i>Sesleria caerulea</i>	5	4		
<i>Evonymus europaeus</i>	19	13			<i>Silene dioica</i>			5	2
<i>Fagus sylvatica</i>	47	41	22	21	<i>Silene nutans</i>			1	
<i>Festuca altissima</i>			9	12	<i>Silene vulgaris</i>	1			
<i>Festuca filiformis</i>	5	1			<i>Solanum dulcamara</i>	2	5		
<i>Festuca gigantea</i>	1	1	1	1	<i>Solidago virgaurea</i>	2		6	4
<i>Festuca Gr ovina</i>	1				<i>Sonchus arvensis</i>	1	1		
<i>Festuca heterophylla</i>	21	31			<i>Sonchus asper</i>		3		
<i>Festuca rubra</i>	4	2			<i>Sorbus aria</i>	10	8	1	2
<i>Filipendula ulmaria</i>			2	1	<i>Sorbus aucuparia</i>			17	10
<i>Filipendula vulgaris</i>	1				<i>Sorbus domestica</i>	2	7		
<i>Fragaria vesca</i>	16	17	8	7	<i>Sorbus latifolia</i>	3	1		
<i>Fragaria viridis</i>	1				<i>Sorbus mougeotii</i>				1
<i>Frangula alnus</i>	4	1			<i>Sorbus torminalis</i>	28	25		
<i>Fraxinus excelsior</i>	21	26	5	8	<i>SP Family Orchidaceae</i>		1		
<i>Galeopsis tetrahit</i>	3	3	8	4	<i>SP Genus Carex 1</i>	1			
<i>Galium aparine</i>	2	2		2	<i>Stachys alpina</i>	1	2	2	
<i>Galium mollugo</i>	4	1	2		<i>Stachys officinalis</i>	4	3		
<i>Galium odoratum</i>	9	12	16	16	<i>Stachys sylvatica</i>		1	6	1
<i>Galium palustre</i>	2				<i>Stellaria alsine</i>			2	1
<i>Galium rotundifolium</i>			1		<i>Stellaria holostea</i>	3	1		
<i>Galium saxatile</i>			1	2	<i>Stellaria nemorum</i>			5	4
<i>Galium sylvaticum</i>			3		<i>Succisa pratensis</i>		1		
<i>Geranium robertianum</i>	2		8	12	<i>Tamus communis</i>	11	13		
<i>Geranium sanguineum</i>	1				<i>Taraxacum officinale</i>	12	7		
<i>Geranium sylvaticum</i>				1	<i>Teucrium scorodonia</i>	17	3	2	
<i>Geum urbanum</i>	10	6	2	4	<i>Tilia cordata</i>	2	3		
<i>Glechoma hederacea</i>	2	5		1	<i>Tilia platyphyllos</i>	5	6		1
<i>Glyceria fluitans</i>			2		<i>Torilis japonica</i>	1	1		
<i>Hedera helix</i>	45	47			<i>Tragopogon pratensis</i>	1			
<i>Helleborus foetidus</i>	4	7			<i>Trifolium medium</i>		1		
<i>Heracleum sphondylium</i>	1	1	1	1	<i>Ulmus glabra</i>		3	2	8
<i>Hieracium bifidum</i>				2	<i>Ulmus minor</i>		4		
<i>Hieracium murorum</i>	1	1	1	1	<i>Urtica dioica</i>		3	4	4
<i>Hieracium umbellatum</i>	1				<i>Vaccinium myrtillus</i>			13	9
<i>Hippocrepis comosa</i>	2	1			<i>Valeriana officinalis</i>	2	1	1	2
<i>Holcus lanatus</i>	6				<i>Veratrum album</i>			2	1
<i>Holcus mollis</i>	4	1			<i>Verbascum sp</i>	1	2		
<i>Hordelymus europaeus</i>	3	6	8	10	<i>Verbena officinalis</i>	1			

Species	LWL		MON		Species	LWL		MON	
	MAN	UNM	MAN	UNM		MAN	UNM	MAN	UNM
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	9	5			<i>Veronica chamaedrys</i>	1	4	1	
<i>Hypericum hirsutum</i>	6	12			<i>Veronica montana</i>	4	1	4	3
<i>Hypericum montanum</i>	4	1			<i>Veronica officinalis</i>	6	6	2	
<i>Hypericum perforatum</i>	4	4			<i>Veronica serpyllifolia</i>			1	
<i>Hypericum pulchrum</i>	5				<i>Veronica urticifolia</i>			7	5
<i>Hypochaeris radicata</i>	3				<i>Viburnum lantana</i>	22	13		
<i>Ilex aquifolium</i>	29	24	4	2	<i>Viburnum opulus</i>	11	6		
<i>Impatiens noli-tangere</i>			5	7	<i>Vicia cracca</i>		1		
<i>Inula conyza</i>		1			<i>Vicia hirsuta</i>		1		
<i>Iris foetidissima</i>	5	8			<i>Vicia sepium</i>	20	20	4	4
<i>Juglans nigra</i>		1			<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	2	2		
<i>Juglans regia</i>	2				<i>Viola alba</i>			1	
<i>Juncus effusus</i>	2	3	3	2	<i>Viola biflora</i>			2	
<i>Juncus tenuis</i>	2	1			<i>Viola hirta</i>	4	8		
<i>Lamium galeobdolon</i>	15	13	13	15	<i>Viola mirabilis</i>				2
<i>Lamium maculatum</i>			1		<i>Viola odorata</i>	1	1		
<i>Lapsana communis</i>	1	2			<i>Viola reichenbachiana</i>	19	23	14	10
<i>Laserpitium latifolium</i>	2				<i>Viola riviniana</i>	14	16		

Strong observer effect on tree microhabitats – Y. Paillet, P. Coutadeur, A. Vuidot, F. Archaux, F. Gosselin (soumis), *Ecological Indicators*

Article en lien avec le projet GNB mais issu de la convention Cemagref-DEB (MEEDDAT) 2009-2011.

Article soumis à Ecological indicators, en lien avec le projet GNB mais issu de la convention Cemagref-DEB (MEEDDAT) 2009-2011.

Strong observer effect on tree microhabitats inventories: a case study in a French lowland forest

Running title: observer effect on tree microhabitats inventories

Authors: Yoan Paillet*, Pauline Coutadeur, Aurélie Vuidot, Frédéric Archaux, Frédéric Gosselin

Irstea, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson

Address: Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

*corresponding author: yoan.paillet@irstea.fr

Abstract

Validating biodiversity indicators requires an analysis of their applicability, their range of validity and their degree of correlation with the biodiversity they are supposed to represent. In this process, assessing the magnitude of observer effect is an essential step, especially if non-specialist observers are involved. Tree microhabitats – woodpecker cavities, cracks and bark characteristics – are reputed to be easily detected by non-specialists as microhabitat observation does not require prior forestry or ecology knowledge. We therefore quantified the probabilities of true and false positive detections made by observers during inventories.

Within two 0.5ha plots in a forest reserve that has not been harvested for at least 150 years, 14 observers with various backgrounds visually inventoried microhabitats on 106 oak (*Quercus petraea* and *Q. robur*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. We used parametric and Bayesian statistics to compare these observers' recorded observations with results from an independent census.

The mean number of microhabitats per tree varied widely among observers – from 1.4 to over 3. Only five observers reported a mean number of microhabitats per tree that was statistically equivalent to the reference census. The probability of true detection also varied among observers for each microhabitat (from 0 to 1) as did the probability of false positive detection (from 0 to 0.7). These results show that microhabitat inventories are particularly prone to observer effects.

Such strong observer effects weaken the relevance of microhabitats as biodiversity indicators. If microhabitat inventories are maintained, we recommend controlling for observer effects by (i) defining standard operating procedures and multiplying the number of observer training sessions and of consensual standardisation censuses; (ii) using pairs of observers to record microhabitats whenever possible (though the efficiency of this method remains to be tested); (iii) planning fieldwork so that the factors of interest are not confused with observer effects; and (iv) integrating observer profiles into the statistical models used to analyse the data.

Keywords: tree microhabitats, observer effect, detectability, Bayesian analysis

Introduction

Quality assurance is an integral part of the production process in most companies. Through the quality control process, the company insures that its products consistently fulfil a standardised set of quality and safety requirements, notably by establishing standard operating procedures. In ecology, such processes are rarely mentioned, except in long-term monitoring networks where high standards of quality insurance are applied (e.g. Allegrini et al., 2009; Ferretti, 2013 for forest monitoring). However, high-quality data is crucial to minimising noise and avoiding biases such as over- or under-estimations of species richness (Allegrini et al., 2009; Archaux et al., 2006). Among the possible sources of noise, observer effect has frequently been pinpointed, especially for data that rely on observation (Ahrends et al., 2011; Larjavaara and Muller-Landau, 2013). Indeed, observer effect has been targeted as an important source of variation in ground flora relevés (Archaux et al., 2006; Gotfryd and Hansell, 1985) and bird censuses (Manu and Cresswell, 2007; Riffell and Riffell, 2002; Venier et al., 2012), but also in forest health assessment (Innes, 1988; Strand, 1996; Vales and Bunnell, 1988) or for estimations of classical forest measurements such as tree height (Ferretti et al., 2013a; Larjavaara and Muller-Landau, 2013).

Even if observer effect can – and most of the time should – be included in statistical models explaining ecological patterns and processes, measures to limit it should first be taken before conducting any assessment. To be validated as relevant, an ecological indicator should have a limited observer effect, i.e. repeatability and solid confidence in estimations are mandatory (Sutherland et al., 2004). Several authors have recently proposed using tree microhabitats as to explain biodiversity differences between managed and unmanaged forests (Michel and Winter, 2009; Vuidot et al., 2011) since these microhabitats appear to correlate with at least some components of biodiversity (Regnery et al., 2013a; Winter and Möller, 2008). In addition, microhabitat inventories are reputed to be easily performed by non-specialists as microhabitat observation does not require prior forestry or ecology knowledge (Regnery et al., 2013a). In a broad sense, microhabitats are defined as small substrates used by certain species or groups of species to grow, nest or forage (e.g. numerous bryophytes preferentially grow on deadwood logs, Fenton and Bergeron, 2008). The term "microhabitat" hence encompasses various forest features and authors often differ in what they include in this category. Here, we have adopted a more restrictive definition which includes only microhabitats linked to living trees and snags (cavities, cracks and bark characteristics).

To validate tree microhabitats (hereafter referred to as "microhabitats") as indicators of biodiversity, one of the first steps is to assess the potential observer effect associated to their identification (Regnery et al., 2013b; Vuidot et al., 2011). Observer effect can vary according to observer skill or observation conditions. Several authors have pointed out the importance

of training and observer experience as well as census duration (Ahrends et al., 2011; Archaux et al., 2006; Chen et al., 2009).

We hypothesized that observer identity, experience and training, as well as census duration, would all have an effect on the accuracy of microhabitat inventories. In other words, we aimed at testing whether microhabitat inventories done by largely non-experienced observers were sensitive to observer effect. We quantified these effects and provided recommendations to help researchers and practitioners reduce observer effect in future studies.

Materials and methods

Study site descriptions and plot selection

We selected two 0.5ha (100x50m) plots located inside strict forest reserves near Fontainebleau, France (48°24'N, 2°42'E). These forest reserves have not been managed for at least 150 years and present certain characteristics of old-growth forests (Koop and Hilgen, 1987; Pontailler et al., 1997), particularly different tree microhabitat types. The stands are composed of two oak species (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* Liebl.) and beech (*Fagus sylvatica* L.). Both plots have similar topographic and stand structure characteristics: they are both flat, high forest stands with large (mean diameter at breast height = 70cm +/- SD = 44cm) and high trees (dominant height = 30m), and low density (100 stems per hectare). Understory vegetation was absent from the plots so that observations were not disturbed. For this reasons, we assumed that plot effect was negligible.

In the two plots, the microhabitats present on all trees with a Diameter at Breast Height (DBH) > 30cm (50 and 56 trees for plots 1 and 2 respectively) were inventoried. We used a list of 28 microhabitats adapted from Vuidot et al. (2011, Table 1). The trees differed considerably in terms of the types and number of microhabitats they hosted.

Reference census

Before conducting the observer test per se, a reference census was conducted by three observers (P.C., H. Martin and Y.P.). Each observer first independently checked each tree visually without binoculars for 2 minutes. Then, the three observers worked together to draw up a consensual list of the microhabitats observed on each tree. We assumed this list to be complete, and used it as a reference for the subsequent observer effect test. In preliminary analyses (results not shown), we tested the possibility that some microhabitats had been overlooked on the reference list. However, model estimates remained very close to those obtained when assuming reference exhaustiveness, thus suggesting that very few omissions occurred in the reference lists.

Observer effect test

Fourteen volunteers participated in the test. They independently observed all the selected trees in the two plots and visually assessed the presence of the 28 microhabitat types (Table 1). The 14 observers were of different backgrounds (5 researchers, 2 foresters, 6 Master's students, and 1 administrative staff member) and genders (8 female and 6 male). Six were considered "experienced" since they had conducted a similar test the year before; the others were considered to be inexperienced. As microhabitat inventories are reputed to be easily performed by non-specialists (Regnery et al., 2013a), we assumed that testing observer effects with a team composed of people with various backgrounds instead of foresters only would help verify the reproducibility of such an assessment.

We organised three sessions during early spring when the trees were bare and the microhabitats more easily observable (March 24th and 26th, and April 12th, 2010). The weather conditions varied slightly among the sessions and few drops of rain fell during the second session. However, we assumed that this change did not affect the quality of the observations. To assess the effects of so-called "familiarity" on observation quality, we noted the order in which the two plots were observed during each session (i.e. in the morning or in the afternoon). Observers were considered familiar with the protocol when the inventories were done in the afternoon.

Following recommendations by previous studies (Archaux et al., 2009; Archaux et al., 2006; Ferretti et al., 2013a), several constraints were applied to the volunteers in order to limit the variations inherent to this type of experiment. These measures were aimed at standardizing the observation protocol as much as possible (Ferretti et al., 2013a):

- each observer was provided with a sheet detailing the complete list of 28 microhabitats with a short description of each microhabitat (Table 1) and drawings issued of Winter and Möller (2008, Table 2);
- prior to the test per se, we presented the list of microhabitats to the observers and trained them on five trees chosen outside of the test plots once before the morning session;
- observation time was roughly limited to 3 minutes per tree. In practice, we limited the total observation time to 2.5 hours per plot and noted how long it took each observer to finish the census for each plot (total duration of census per plot).

Statistical analyses

We considered two response variables in our analyses: "microhabitat number" was the number of different microhabitat types per tree, and "occurrence" corresponded to the presence of a given microhabitat type on a tree. All the tests were considered significant

when the associated critical value (p) was less than 0.05, and marginally significant when $p < 0.1$.

We processed the following analyses with the R software v. 2.15.2 (R Core Team, 2012). We modelled the response of microhabitat number to observer effect with generalized linear mixed models (GLMM, Bolker et al., 2009), using the lmer function in the lme4 R package. Indeed, GLMM can handle non-normally distributed data and incorporate random effects. Both aspects were important here: the number of microhabitats was count data for which a normal distribution was inappropriate, so we used a Poisson error distribution. Furthermore, since our sampling design was based on multiple surveys of the same trees within the two study plots, we included a Gaussian random "tree" effect to take this source of autocorrelation into account. Finally, we included an "observation" random effect to account for potential over-dispersion of the data (Elston et al., 2001). We tested the effect of observer identity on the number of microhabitats found per tree using a multi-comparison Tukey test (R package: multcomp, function: glht). The reference census was included as a supplementary observer to compare the microhabitat number for each observer to a single reference.

We also tested the effects of experience (experienced vs. inexperienced), total duration of the census and familiarity (unfamiliar: census in the morning; familiar: census in the afternoon) on the number of microhabitats found per tree. Experience, duration and familiarity were used as explanatory variables in three separate models, with observer identity as a random effect (in addition to the "observation" and "tree" effects previously mentioned).

For microhabitat occurrence, we first estimated two types of probabilities:

- true detection probability (aka. detectability): probability of detecting a microhabitat that is present in the reference census;
- false positive detection probability: probability of recording as present a microhabitat that is absent in the reference census.

It should be noted that the true detection probability could have been influenced to some extent by the false positive detection probability: observers may not have actually detected a microhabitat reported by the reference census but instead, may have made an assessment error. Thus, the higher the false positive detection probability for a given observer, the higher the overestimation of the associated true detection probability. We analysed these probabilities only for microhabitats occurring on more than 5% of the trees in the reference census (Table 1).

We modelled the responses using Bayesian methods in the Winbugs software. One model was fitted to each microhabitat occurring on more than 5% of the trees as detected by the reference census. This involved only 14 microhabitat types out of 28 (Table 1). We based our

modelling on the estimation of false positive probabilities and true detection. False positive detection probability (PF) was modelled for each tree i and each observer j as the addition of an observer fixed effect and a tree random effect on a logit scale as follows:

$$\text{logit}(PF[i, j]) = a_{PF}[i] + \beta_{PF}[j]$$

with a uniform prior between -5 and 5 for $a_{PF}[i]$ and a scaled normal distribution for $\beta_{PF}[j]$, with a standard deviation σ_{PF} .

The prior distribution of σ_{PF} was a uniform distribution between 0.1 and 10.

A similar setting was chosen for true detection probability (PT). The overall likelihood linking these parameters to the observed reference values involved two series of data: the observed presence/absence of the microhabitat by observer i on the j^{th} tree, $Y[i, j]$, and the reference data for the j^{th} tree, $Y_{cons}[j]$. $Y_{cons}[j]$ was considered exact and therefore did not have a probability distribution. The likelihood of $Y[i, j]$ actually depended on the value of $Y_{cons}[j]$, as follows:

- When $Y_{cons}[j]=1$, the probability of $Y[i, j]=1$ was the sum of the true detection probability (the observer correctly detected the microhabitat) and the product of the non-detection probability and the false positive detection probability – corresponding to the case where the observer had not detected the correct microhabitat but had (wrongly) detected another one on the same tree.
- The probability of $Y[i, j]=0$ was simpler and corresponded to the case where the observer had not detected the microhabitat and had neither detected another one: that is, the product of the probability of non-detection and of that of false positive non-detection.

When $Y_{cons}[j]=0$, formulas were even simpler: the probability of $Y[i, j]=1$ was the probability of false positive detection and the probability of $Y[i, j]=0$ was 1 minus the probability of false positive detection.

This resulted in the following four formulas:

$$P(Y[i, j]=1|Y_{cons}[j]=1) = PT[i, j] + (1 - PT[i, j]) PF[i, j]$$

$$P(Y[i, j]=0|Y_{cons}[j]=1) = (1 - PT[i, j]) (1 - PF[i, j])$$

$$P(Y[i, j]=1|Y_{cons}[j]=0) = PF[i, j]$$

$$P(Y[i, j]=0|Y_{cons}[j]=0) = (1 - PF[i, j])$$

The models were run from R version: 2.15.2, (R Core Team, 2012) to Winbugs through the bugs function in the R package R2WinBUGS on three trajectories with a burn-in period of 1000, a total number of iterations of 10,000 and a thinning parameter of 10. Each of the

resulting values for $a_{PF}[i]$ and $a_{PT}[i]$ was used to create a random bivariate value $c(a_{PF}[\tilde{i}], a_{PT}[\tilde{i}])$ by drawing a random observer \tilde{i} among the 14 observers. The empirical variation of this vector was summarized by delimiting confidence regions – at the 30, 50, 70 and 95% levels – through the ellipse function (R package ellipse).

Results

Microhabitat number

Observer effect on microhabitat number was strong and between-observer differences revealed by multi-comparisons highlighted this effect (Figure 1): the number of observed microhabitats per tree ranged from 1.4 (obs. 10) to 3.2 (obs. 7). For 13 of the observers, based on multi-comparison tests, three groups could be identified: the ones who observed around 2 microhabitats per tree (obs. 8, 14, 5, 12, 1, 11); those who observed around 2.5 microhabitats per tree (obs. 6, 3, 13, 2, 9, 4); and observer 7 who observed an elevated 3.2. Only observer 10 differed significantly from all the others.

The reference census averaged 3.1 microhabitats per tree. Only observers 7, 4, 9, 2 and 13 reported significantly similar mean numbers of microhabitats per tree, and remarkably, only one of them was “experienced” (obs. 9). All the other observers were significantly below the value of the reference census (Figure 1).

Effects of experience, observation time and familiarity

Experienced observers who had already used the protocol tended to detect fewer microhabitats than inexperienced ones (2.02 +/- SE 1.09 vs. 2.41 +/- SE 1.09), but this result was only marginally significant ($p=0.08$, Table 2).

Census duration had no significant effect on the mean number of microhabitats per tree recorded by the observers.

The number of observed microhabitats tended to increase with familiarity: after a first session in the morning, the observers tended to see more microhabitats in the afternoon; however, the magnitude of this effect was very low (2.15 +/- SE 1.08 vs. 2.30 +/- SE 1.08) and only slightly significant ($p=0.047$, Table 2).

True and false detection probabilities (Figure 2)

All 14 microhabitat types analysed showed low levels of conformity to the reference census but this varied by microhabitat.

Dead crown (10-25%) was detected in only 15% of the cases with wide variations among observers and was incorrectly detected on average in 10% of the cases, but with a maximum

reaching 90% of the cases. For conks, cankers and witch brooms, observation patterns were similar: mean levels of detection were 40 to 50% and levels of false detection were low.

Woodpecker cavities and deep stem cavities were detected in 40% of the cases but with wide variations among observers. However, woodpecker cavities were incorrectly detected in only 10% of the cases; detection probability for deep stem cavities was even lower. Non-woodpecker cavities were detected in 20% of the cases with extremely wide variations - from 0 to 90%. False positive detection probability averaged 10% and varied from 0 to 50%.

Cracks were detected in 10% of the cases with a maximum value of only 80%. Mean false positive detection rates remained low (peaking at 30%) but with wide variations. Bark pockets were poorly detected (10%) with wide variations (0-90%) and incorrectly detected in 10% of the cases with variations reaching 80%. Bark pockets with mould were detected in 25% of the cases with wide variations from the mean. They were incorrectly detected moderately. Bark losses were relatively well detected with a mean of 60% but detection probability varied widely. False positive detection rates were as high as for bark pockets (mean 20% with variations to 80%).

Bryophytes on the base of the trunk (height < 1m) were poorly detected (20%) with wide variations, and highly incorrectly detected with the maximum reaching 80%. Bryophytes present on the trunk above 1m were detected in 60% of the cases and rarely incorrectly detected, but the variations were very wide. Bryophytes present on branches were detected to a similar degree and were less incorrectly detected than those on the base of the trunk.

Discussion

Why is observer effect on tree microhabitats so strong?

Observer effect may strongly affect the results of a study by introducing a bias in the estimation of the targeted parameters; however, this is generally overlooked in scientific studies (Archaux et al., 2009; 2009; but see Ferretti and Fischer, 2013). Observer effect has multiple causes, not only related to the skills and experience of the observers per se (Manu and Cresswell, 2007), but also to multiple environmental and contextual factors that may have a non-negligible effect on detectability, e.g. sampling area and census duration in plant studies (Archaux et al., 2007; Archaux et al., 2006; Chen et al., 2009), presence of vegetation or background noise in bird point counts (Pacifici et al., 2008). Here, we have shown that observers largely disagreed on the presence and the number of microhabitats on a given tree. Despite the impressively low levels of true detection and high levels of false positive detection, such rates are not uncommon in biodiversity and forest studies. For example, Pacifici et al. (2008) showed that bird detectability may vary from 3 to 99% depending on the species and the conditions; Chen et al. (2009) showed that detectability of forest trees and shrubs varied from 9 to 34%; Larjavaara and Muller-Landau (2013) showed

that, depending on the method, the height of a given tree may be overestimated by more than 100%.

Although causes of bias in the previous examples have been attributed to various biotic and abiotic effects, our study under controlled homogeneous conditions reveals that observer identity was probably the main source of variation. We also found that experience and familiarity had only marginal effects on the total number of microhabitats detected, contrary to studies on more specialized objects such as vascular plants, for which the effect is highly significant (Ahrends et al., 2011; Archaux, 2009). Indeed, the main sources of bias in our study were probably misunderstanding the definitions of the microhabitat types (Archaux et al., 2007; Chen et al., 2009), misidentification and confusion between microhabitat types and differences in evaluating the threshold values to take certain microhabitats into account (e.g. dead crown percentage).

Can we limit observer effects on microhabitat inventories?

For this study, we controlled several factors that could potentially influence the relevance of microhabitat inventories. We provided the observers with descriptions and drawings of the microhabitats to be observed as a form of standard operating procedure (Cline and Burkman, 1989). However, as misidentification of microhabitats seems to remain among observers, more detailed descriptions should probably be provided in further tests. We standardized the observation time per tree to 3 minutes (as recommended by Archaux et al., 2006), the maximum time allotted to such observations in routine monitoring. As a consequence, we could not detect any time effect. Conversely, training tended to increase the total number of microhabitats observed, although quite marginally, whereas experience tended to reduce the number of microhabitats observed. This supports including training in protocols to improve detection probabilities (Ahrends et al., 2011). However, the effect we found in our study of tree microhabitats seems rather small, and the effects of experience are unclear. It could therefore not be totally excluded that such mistakes are more pronounced for inexperienced observers and that further study with trained observers only would strongly limit inconsistencies in observations. Further research is thus needed to disentangle these effects.

In addition, observer effect on total detection may mask compensations between microhabitat types. For example, observer 7 detected a similar (even slightly higher) number of microhabitat types than the reference census, but that is because this observer noted bryophytes on all trees without apparently taking into account the cover threshold of 50% in the microhabitat definition. Once again, such effect was probably also due to the fact that some observers did not have any prior knowledge in forestry as we wanted to test observer effect on a panel of people with diverse origins.

Various ways to limit observer effects have been documented and some that may be effective in the case of microhabitats should be mentioned. First, standard operating procedures and clear protocol should be provided to observers. Then, calibration training and a common consensual census at the beginning of the sampling sessions appear to be essential to ensure that the protocol is well understood and that the microhabitat types – and more generally the objects studied – are correctly noted (Allegrini et al., 2009; Archaux et al., 2009). Second, working in teams has shown to improve detectability and exhaustiveness, notably for vascular plants (Archaux et al., 2009). We intentionally carried out our test with individual observers rather than teams (2 observers working together, for example). Many different ways to combine observations have been described in the literature (e.g. Dawson and Efford, 2009; Nichols et al., 2000):

- two observers work together and exchange ideas on the observed microhabitats to obtain a consensual census;
- one first observer notes all the microhabitats seen, then a second observer confirms or rejects the detections made by the first observer and adds his/her own observations to those detected by the first observer. Observers alternate primary and secondary roles during the course of the survey;
- first, observer skills are assessed, then experienced observers are teamed up with novices; experienced observers change teams during the field campaign whenever possible.
- two observers note the microhabitats independently, then observers are exchanged and an observer effect is estimated in the data analyses;

In terms of tree microhabitat observation, the systematic use of binoculars would probably improve observation accuracy but it remained to be tested. Ultimately, observers could be asked to note both microhabitat presence and its estimated dimensions (or abundance-dominance). This would partly remove the problem related to thresholds in the definition of microhabitats, but would necessitate complex data analyses which require further testing.

Given our results, and in view of the actual link between certain microhabitats and biodiversity (Regnery et al., 2013a), another solution would be to simplify the reference list of microhabitats to be sampled and to keep only the ones which are the least sensitive to observer effect and the most correlated to biodiversity. However, in our study we detected widely varying degrees of effect; this indicates that observer effects related to such a simplified list should be carefully tested. The study of the correlations between microhabitat types (Regnery et al., 2013b) or the influence of tree characteristics (Vuidot et al., 2011) may also help to determine which microhabitat type(s) or tree characteristic(s) best represent the others. Our point here is clearly not to propose a systematic simplification, as previous studies on microhabitats have shown their importance in assessing sustainable forestry or

specific biodiversity (Michel and Winter, 2009; Winter and Möller, 2008). However, such a solution should be considered depending on the census objectives. For example, for monitoring or biodiversity-friendly management purposes, a simplified version such as the one used in strict forest reserves in Switzerland (Tinner et al., 2012) may be enough.

Implications for the validation of microhabitat as a biodiversity indicator

Despite the strong effect we detected with non-specialist observers, it is worth noting that it was comparable to levels observed in other studies, even with specialists, notably on birds, vascular plants, and forest health (Chen et al., 2009; Ferretti et al., 2013b; Pacifici et al., 2008). However, it also proves that microhabitat are not as easy to inventory as it has been claimed recently (Regnery et al., 2013a), especially when observers are not used to such protocols. Although not new for measurements in ecology, observer effects have never been quantified before for tree microhabitats, and as this research object has recently gained attention as biodiversity indicator, we assume that the present study is necessary in the validation process (Regnery et al., 2013a; Vuidot et al., 2011). In agreement with several studies, we believe that observer effects have too often been overlooked in biodiversity and other environmental assessments (Archaux et al., 2009) and should be further integrated into validation, collection and/or analysis processes, notably when ecological indicators are involved. Although observer biases may strongly influence results and their interpretation (Ahrends et al., 2011; Archaux, 2009), they only become a problem if they are systematic with respect to the effects that are being tested (Manu and Cresswell, 2007), e.g. if the same observers systematically observe the same modalities in an experiment. However, observer effects also induce less precise estimates in data analyses, and this may compromise the detection of certain effects (Manu and Cresswell, 2007).

In terms of indicator validation – in our case to link specialized forest biodiversity with microhabitat types – and monitoring, it is important to take into account and control for potential observer effect, for example by using a limited number of experienced observers (Vuidot et al., 2011). Other ways to limit observer effects have been proposed above and should be applied by practitioners, or volunteers in case of participatory monitoring, for data quality to be preserved (Ahrends et al., 2011; Allegrini et al., 2009). Alternatively, these indicators could be set aside until ways to reduce observer effect to more reasonable levels have been found, or such indicators could ultimately be abandoned if the levels of uncertainty linked with them are unacceptable. Finally, both researchers and managers must recognize that there is no such thing as an ideal or perfect method; but there are ways to make their results and monitoring as reliable as possible. Limiting observer effects is one that should not be overlooked.

Acknowledgements

We are indebted to H. Martin for his implication as an independent observer for the reference census. We are grateful to the volunteers for their cheerfulness and willingness during the test. Many thanks to: P. Anselme, D. Ballon, I. Bilger, A. Chevalier, G. Defour, L. Larrieu, A. Lassauce, B. Nusillard, M. Picard, A. Pouzerat and A. Villemey. We also thank V. Moore for strongly improving language. This research was funded by the French Ministry in charge of Ecology (Convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB and the program "Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques" (BGF), convention GNB 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, no CHORUS 2100 214 651) and the Office National des Forêts (Convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008).

References cited

- Ahrends, A., Rahbek, C., Bulling, M.T., Burgess, N.D., Platts, P.J., Lovett, J.C., Kindemba, V.W., Owen, N., Sallu, A.N., Marshall, A.R., Mhoro, B.E., Fanning, E., Marchant, R., 2011. Conservation and the botanist effect. *Biol Conserv* 144, 131-140.
- Allegrini, M.C., Canullo, R., Campetella, G., 2009. ICP-Forests (International Co-operative programme on assessment and monitoring of Air pollution effects on forests): Quality assurance procedure in plant diversity monitoring. *Journal of Environmental Monitoring* 11, 782-787.
- Archaux, F., 2009. Could we obtain better estimates of plot species richness from multiple-observer plant censuses? *J Veg Sci* 20, 603-611.
- Archaux, F., Bergès, L., Chevalier, R., 2007. Are plant censuses carried out on small quadrats more reliable than on larger ones? *Plant Ecol* 188, 179-190.
- Archaux, F., Camaret, S., Dupouey, J.L., Ulrich, E., Corcket, E., Bourjot, L., Brethes, A., Chevalier, R., Dobremez, J.F., Dumas, Y., Dume, G., Foret, M., Forgeard, F., Gallet, M.L., Picard, J.F., Richard, F., Savoie, J.M., Seytre, L., Timbal, J., Touffet, J., 2009. Can we reliably estimate species richness with large plots? an assessment through calibration training. *Plant Ecol* 203, 303-315.
- Archaux, F., Gosselin, F., Bergès, L., Chevalier, R., 2006. Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *J Veg Sci* 17, 299-306.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24, 127-135.
- Chen, G., Kéry, M., Zhang, J., Ma, K., 2009. Factors affecting detection probability in plant distribution studies. *J Ecol* 97, 1383-1389.
- Cline, S.P., Burkman, W.G., 1989. The role of quality assurance in ecological programs, in: Bucher, J.B., Bucher-Wallin, I. (Eds.), *Proceedings of the 14th International Meeting for Specialists in Air Pollution Effects on Forest Ecosystems*, IUFRO P2.05, Interlaken, Switzerland, pp. 361-365.
- Dawson, D.K., Efford, M.G., 2009. Bird population density estimated from acoustic signals. *J Appl Ecol* 46, 1201-1209.
- Elston, D.A., Moss, R., Boulinier, T., Arrowsmith, C., Lambin, X., 2001. Analysis of aggregation, a worked example: Numbers of ticks on red grouse chicks. *Parasitology* 122, 563-569.
- Fenton, N.J., Bergeron, Y., 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biol Conserv* 141, 1389-1399.

Ferretti, M., 2013. A quality assurance framework for designing forest monitoring programs, in: Ferretti, M., Fischer, A. (Eds.), *Forest monitoring. Methods for terrestrial investigation in Europe with an overview of North America and Asia*, 1st ed. Elsevier, pp. 77-90.

Ferretti, M., Beuker, E., Calatayud, V., Canullo, R., Dobbertin, M., Eichhorn, J., Neumann, M., Roskams, P., Schaub, M., 2013a. Data quality in field surveys. Methods and results for tree condition, phenology, growth, plant diversity and foliar injury due to ozone, in: Ferretti, M., Fischer, A. (Eds.), *Forest monitoring. Methods for terrestrial investigation in Europe with an overview of North America and Asia*, 1st ed. Elsevier, pp. 397-414.

Ferretti, M., Fischer, A., 2013. *Forest monitoring. Methods for terrestrial investigation in Europe with an overview of North America and Asia*, 1st ed. Elsevier.

Ferretti, M., Nicolas, M., Bacaro, G., Brunialti, G., Calderisi, M., Croisé, L., Frati, L., Lanier, M., Maccherini, S., Santi, E., Ulrich, E., 2013b. Plot-scale modelling to detect size, extent, and correlates of changes in tree defoliation in French high forests. *For Ecol Manag*.

Gotfryd, A., Hansell, R.I.C., 1985. The impact of observer bias on multivariate analyses of vegetation structure. *Oikos* 45, 223-234.

Innes, J.L., 1988. Forest health surveys: problems in assessing observer objectivity. *Can J For Res* 18, 560-565.

Koop, H., Hilgen, P., 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *For Ecol Manag* 20, 135-150.

Larjavaara, M., Muller-Landau, H.C., 2013. Measuring tree height: a quantitative comparison of two common field methods in a moist tropical forest. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 793-801.

Manu, S., Cresswell, W.R.L., 2007. Addressing sampling bias in counting forest birds: A West African case study. *Ostrich* 78, 281-286.

Michel, A.K., Winter, S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *For Ecol Manag* 257, 1453-1464.

Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Fallon, F.W., Fallon, J.E., Heglund, P.J., 2000. A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *Auk* 117, 393-408.

Pacifici, K., Simons, T.R., Pollock, K.H., 2008. Effects of vegetation and background noise on the detection process in auditory avian point-count surveys. *Auk* 125, 600-607.

Pontailleur, J.Y., Faille, A., Lemée, G., 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *For Ecol Manag* 98, 1-15.

R Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing., in: R Foundation for Statistical Computing (Ed.), Vienna, Austria.

- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.F., Kerbiriou, C., 2013a. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators* 34, 221-230.
- Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D., Kerbiriou, C., 2013b. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *For Ecol Manag* 295, 118-125.
- Riffell, S.K., Riffell, B.D., 2002. Can observer clothing color affect estimates of richness and abundance? An experiment with point counts. *J Field Ornithol* 73, 351-359.
- Strand, G.H., 1996. Detection of observer bias in ongoing forest health monitoring programmes. *Can J For Res* 26, 1692-1696.
- Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M., Knight, T.M., 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends Ecol Evol* 19, 305-308.
- Tinner, R., Streit, K., Commarmot, B., Brang, P., 2012. Stichprobeninventur in schweizerischen Naturwaldreservaten - Anleitung zu Feldaufnahmen. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmesndorf, Eidg., p. 44.
- Vales, D.J., Bunnell, F.L., 1988. Comparison of methods for estimating forest overstory cover. I. Observer effects. *Can J For Res* 18, 606-609.
- Venier, L.A., Holmes, S.B., Holborn, G.W., McIlwrick, K.A., Brown, G., 2012. Evaluation of an automated recording device for monitoring forest birds. *Wildl Soc Bull* 36, 30-39.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats in France. *Biol Conserv* 144, 441-450.
- Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manag* 255, 1251-1261.

Table 1: List of the 28 tree microhabitats used for the observer effect test and proportion of trees occupied by each microhabitat (based on the reference census). Microhabitats 1 to 7 represent general tree features while microhabitats 8 to 28 describe more specific tree structures.

Microhabitat type	Proportion of trees occupied by each microhabitat (%)
1. Presence of a crown skeleton (snags only)	3.8
2. Between 10% and 25% of dead crown: one or more main branches are dead. The living crown represents 75% of the former total crown	12.3
3. Between 25% and 50% of dead crown: one or more main branches are dead. The living crown represents between 50 and 75% of the former total crown	0.9
4. >50% of dead crown: one or more main branches are dead. The living crown seems to be <50% of the former total crown	0.0
5. Broken stem: the primary crown is totally absent with or without the presence of a secondary crown. Main parts of the tree stem are already dead and decomposing	2.8
6. Broken fork: complete fracture of one of the two forking branches; the loss of one forking branch has resulted in severe damage to the main stem	2.8
7. Splintered stem: splitting-has resulted in numerous slabs (minimum 5) of wood >50 cm long	0.0
8. Conks of fungi. Fruiting bodies, diameter > 5cm.	6.6
9. Conks of fungi. Equal to or more than 3 fruiting bodies >5 cm in diameter	0.9
10. Conks of fungi occurring in 10 cm long cascades of small fruiting bodies	4.7
11. Woodpecker cavities with >2 cm aperture.	7.5
12. Non-woodpecker cavities with >5cm aperture: formed after injury, branch fall.	53.8
13. Cavity string: at least three woodpecker cavities on a same stem with a maximum distance of two meters between two cavity entrances	3.8
14. Deep stem cavities: a tubular cavity in the base of the tree.	7.5
15. Deep stem cavities: a tubular cavity in the base of the tree with mould.	0.9
16. Lightning scar: a crack caused by lightning; at least 3 m long and reaching the sapwood	0.0
17. Cracks: cleft in the sapwood >25 cm long along the stem and at least 2 cm deep in the sapwood	34.9
18. Bark pocket: space between loose bark and the sapwood with a minimum extension of 5 cm x 5 cm x 2 cm	42.5
19. Bark pocket with mould: same structure and size as 17. but with mould	5.7
20. Bark loss: patches with bark loss of at least 5 cm x 5 cm mainly caused by injuries sustained from felling or natural falling of other trees	84.0
21. Bark burst: black burst of bark often with resin indicating injury/disease	0.9
22. Recent wood injury	2.8
23. Canker: proliferation of cell growth; irregular cellular growth on stems or branches, caused by bark-inhabiting fungi, viruses and bacteria. Areas of canker >10 cm in diameter were recorded	8.5
24. Witch broom: dense agglomeration of branches from a parasite or epicormic branching.	5.3
25. Heavy sap or resin: fresh, heavy flow of sap or resin at least 30 cm long or > 5 flows of sap or resin of smaller size	0.9
26. Sap or resin drop: Only a few sap or resin drops indicating a minor injury	0.9
27. Bryophytes developed on >50% of the base, trunk or branch area (noted separately)	Base: 37.7; trunk: 12.3; branches: 8.5
28. Ivy growing on >50% of the base, trunk or branch area (noted separately)	Base: 0.0; trunk: 0.9; branches: 0.9

Table 2: Effect of experience, observation time and familiarity with the protocol on the total number of observed microhabitats per tree. We used generalized linear models with Poisson error distributions and tree (n=106), observers (n=14) and observation (n=14x106=1484) as random effects. SE: standard error. ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1; ns: non-significant result.

Variables		Estimate	SE	p	
Experience	(Intercept)	0.702	0.090		
	Inexperienced	0.175	0.099	0.078	(*)
Duration	(Intercept)	0.883	0.079		
	Census duration	0.001	0.001	0.165	ns
Familiarity	(Intercept)	0.836	0.076		
	Unfamiliar	-0.067	0.034	0.047	*

Figure 1: Estimated number of tree microhabitats per observer in the two oak-beech plots in Fontainebleau (France, n=106 trees). Different letters indicate statistically different estimations between observers as assessed by a Tukey multi-comparison test on a general linear mixed-effects model.

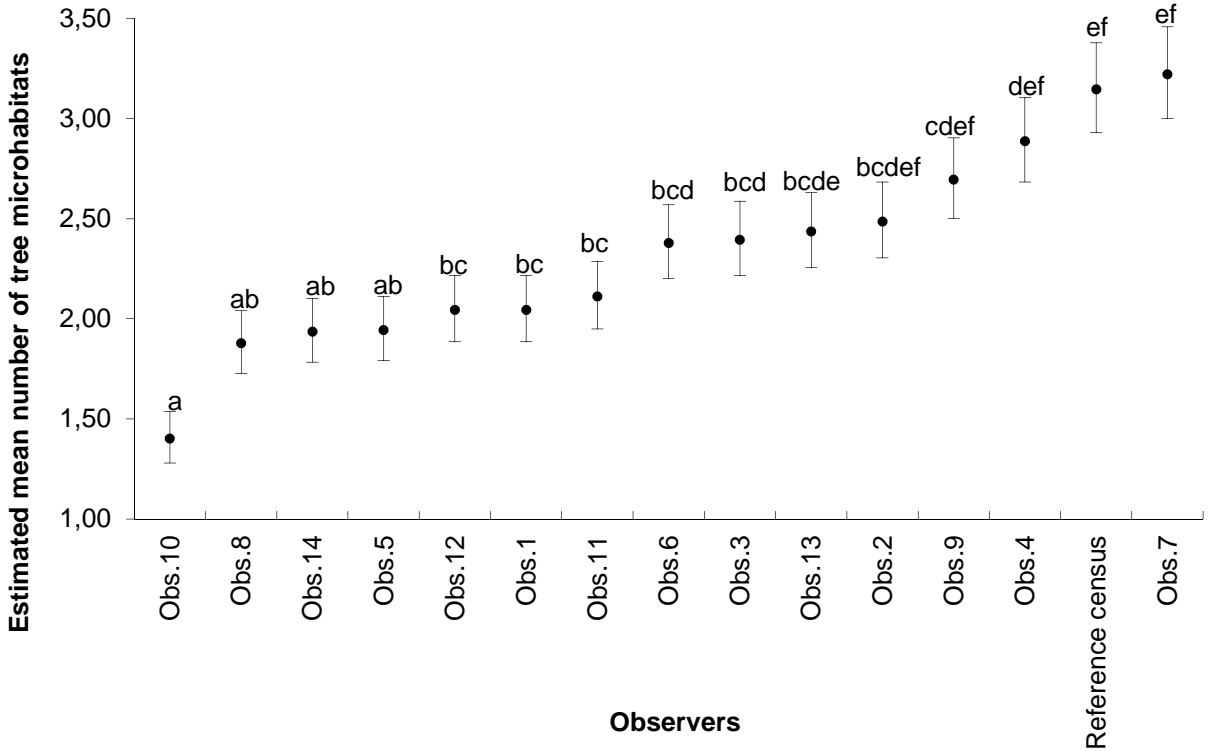


Figure 2: Estimated probabilities of true and false positive detections in the two oak-beech plots in Fontainebleau (France, n=106 trees, 14 observers) on tree microhabitats occurring in more than 5% of the reference census. Solid ellipsoids represent 95% confidence intervals and dashed ellipsoids represent 70, 50 and 30% confidence intervals.

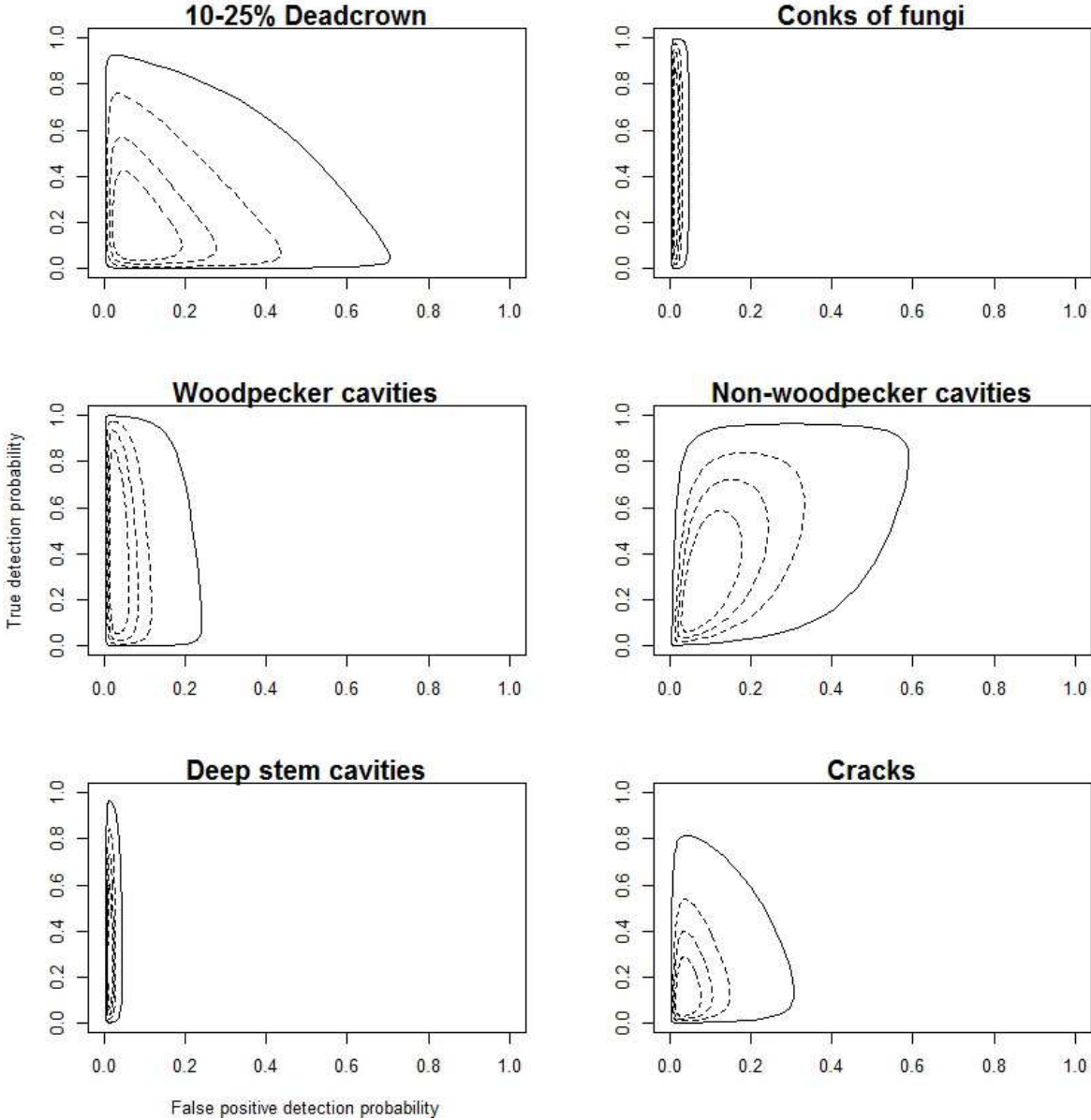


Figure 2 (continued)

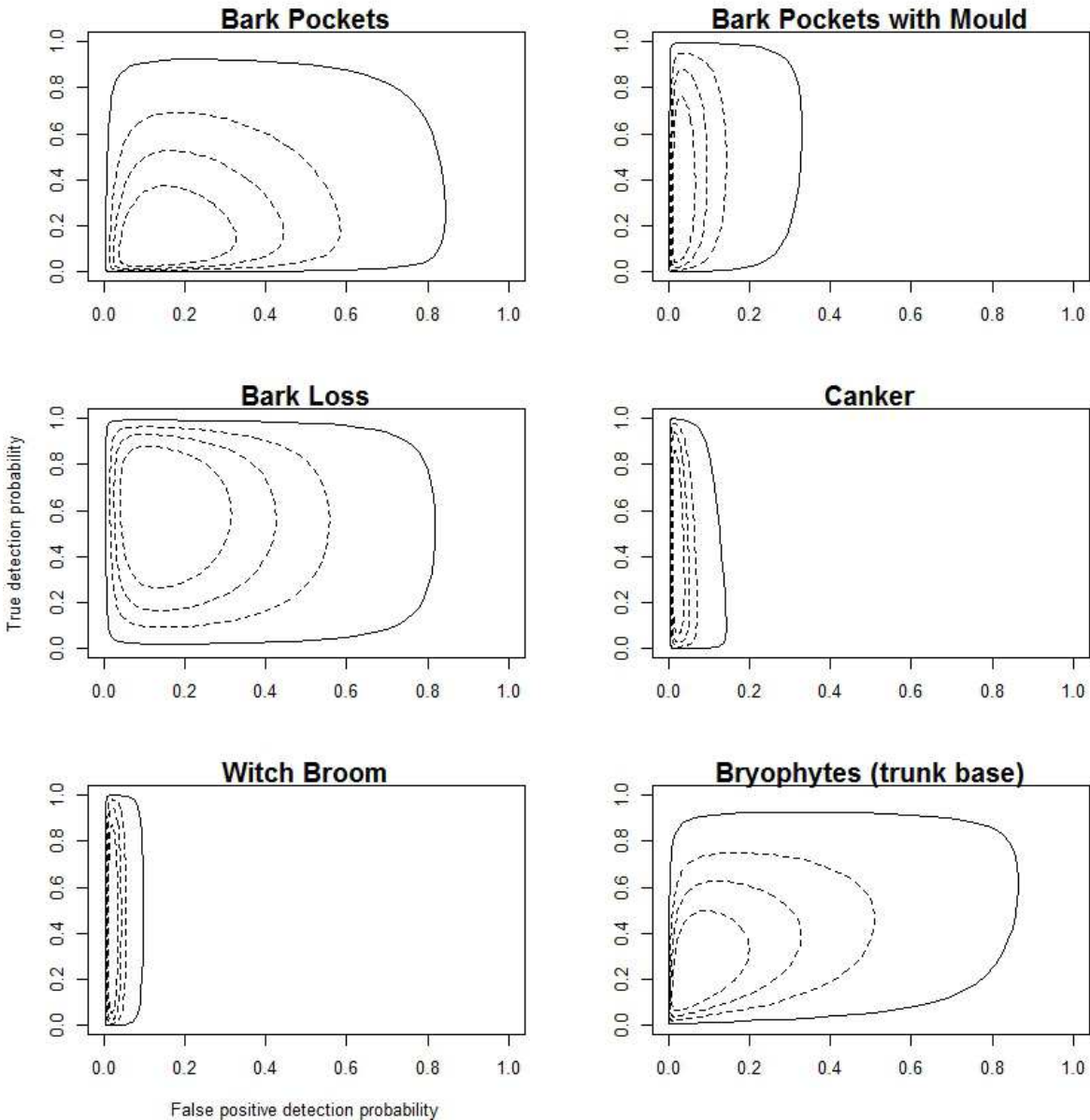
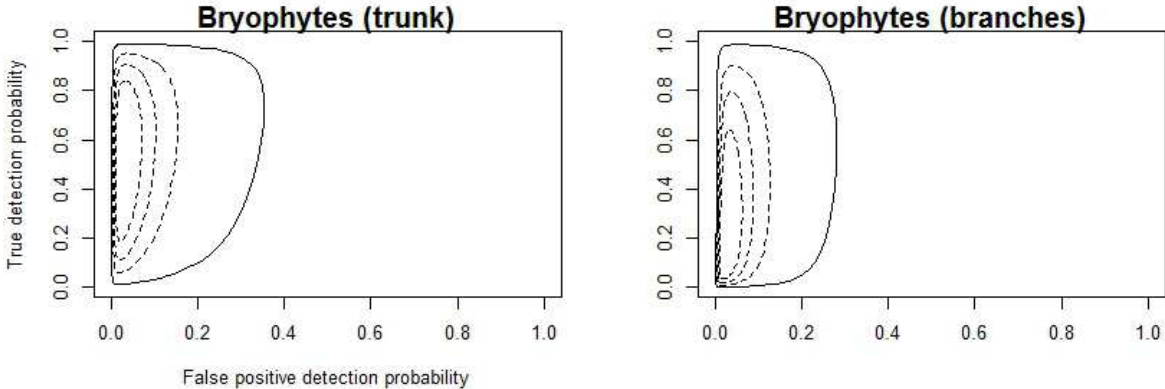


Figure 2 (continued)



Quantifying the recovery of old-growth forest attributes: lessons from management abandonment – Y. Paillet, C. Pernot, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr, O. Gilg, F. Gosselin (non publié)

Manuscrit non publié

Quantifying the recovery of old-growth forest attributes: lessons from management abandonment

Yoan Paillet^{1,*}, Coryse Pernot¹, Vincent Boulanger², Nicolas Debaive^{3,4}, Marc Fuhr⁵, Olivier Gilg³, Frédéric Gosselin¹

¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

² Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

³ Réserves Naturelles de France, 6 bis rue de la Gouge BP 100, 21803 Quétigny Cedex, France

⁴ Office National des Forêts, Direction de l'Environnement et des Risques Naturels, 6, avenue de Saint-Mandé 75570 Paris Cedex 12, France

⁵ Irstea, UR EMGR, 2 rue de la Papeterie, BP 76 - 38402 St-Martin-d'Hères cedex, France

*Corresponding author: yoan.paillet@irstea.fr

Abstract

In Western Europe, the long history of forest management over the past centuries has shaped both landscape- and local-scale forest structure. In France, the strict forest reserves network was created to serve as a reference for nature conservation and forest dynamics, but very few studies compared the structural characteristics between managed and those more or less recently unmanaged forests. In addition, the time needed for old-growth characteristics to develop in strict forest reserves remains poorly known.

We analysed the differences in stand characteristics between managed and unmanaged stands in 17 French lowland and mountain forests. We showed that total basal area, quantities of very large trees and deadwood characteristics were significantly higher in unmanaged forests. Lowland forests showed the same patterns, whereas mountain managed and unmanaged forests were significantly less different. In addition, most structural characteristics that were influenced by management also responded to time since last harvesting.

Compared to the remaining European old-growth forests, strict forest reserves in France appear less mature, and are still recovering from centuries of intensive management. Regarding the few studies on accumulation rates, French forests show lower levels which means that the time needed to reach values comparable to old-growth references in Europe is very long. However, our study represents one of the first references on unmanaged forests in France and may serve practitioners in their everyday management as well as a basis for further research.

Keywords: Forest management, stand structure, deadwood, large trees, time since abandonment.

1. Introduction

In Western Europe, the long history of forest management over the past centuries has shaped both landscape- and local-scale forest structures (Parviainen *et al.*, 2000). Except for the most northern boreal locations, “real” primeval forests are virtually inexistent in Europe; all the forests have undergone more or less intensive management until a recent past (Bengtsson *et al.*, 2000). As a consequence, the network of strictly protected areas is made up of forests where harvesting has only quite recently stopped. Surprisingly however, analyses of the structural dynamics (i.e. horizontal and vertical layout variations of trees within a particular stand) in these forests remain few for temperate forests and focused on deadwood (e.g. Vandekerkhove *et al.*, 2009; Sweeney *et al.*, 2010; Meyer and Schmidt, 2011) whereas analyses on biodiversity are even fewer (Paillet *et al.*, 2010). In strict forest reserves, once wood harvesting has been stopped, old-growth forests attributes such as large veteran trees, microhabitats and deadwood could be naturally restored (Peterken, 1996; Wirth *et al.*, 2009). Despite the – sometimes strong – influence of past forest management in such forests, harvesting abandonment helps restore natural forest dynamics and ultimately mimics old-growth forest structure. This structural complexity is in turn essential for numerous species, notably saproxylic taxa (Winter *et al.*, 2005; Lassauce *et al.*, 2011) and more generally forest dwelling species (e.g. Toïgo *et al.*, 2013). However, the amount of time needed to efficiently restore old-growth attributes remains largely unknown (Bauhus *et al.*, 2009; Kucbel *et al.*, 2012), and is probably idiosyncratic (Kohv and Liira, 2005). For example, the response to management abandonment may differ between lowland and mountain forests.

In France, the strict forest reserves network was created to serve as a reference for biodiversity conservation and close-to-nature forest management (Gilg, 2004); classified in the higher protection category of the IUCN, it currently covers up to 0.3% of the national territory (www.inpn.mnhn.fr), distributed over 200 sites representative of the main forest types. Despite of this covering, strict forest reserves in France have received few scientific attention except for the most famous and older sites (namely Fontainebleau and La Massane forests, Christensen *et al.*, 2005; Burrascano *et al.*, 2013). This results in a lack of references values, notably in terms of forest structure, usable by practitioners in their everyday management. For example, a target in terms of total deadwood volume could only be inferred through the values found in the literature for the two previously mentioned sites, which are not really representative for the majority of strict forest reserves in France.

In this context, we compared the structure of managed forests and unmanaged forest reserves in the same site conditions in lowland and mountain forests in France. We hypothesized that strict forest reserves would exhibit a higher structural complexity than managed forests with higher amounts of old growth attributes such as volumes of deadwood

and densities of large living trees (Bobiec, 1998; Boncina, 2000). We also hypothesized that these quantities would increase with the time since the last harvesting, either in managed or unmanaged forests. Finally, in absence of large scale disturbance, forest management abandonment may also affect tree species composition by favouring late successional species (e.g. beech and fir Heiri *et al.*, 2009) at the expense of early successional shade intolerant species (e.g. spruce).

Following Burrascano *et al.* (2013), we hence chose a set of structural indices and compared them between managed and unmanaged forests, and analysed their response to the time since the last harvesting. Our aim was to analyse the differences in terms of structure between managed and more or less recently unmanaged forests and approach the dynamics of structural attributes. It was also to provide managers with reference (at least minimal) values to guide them towards a biodiversity-oriented forest management.

2. Materials and methods

2.1. Study sites

We compared seventeen strict forest reserves distributed across France (Figure 1) with adjacent managed forests in the same site conditions. We restricted our study to mixed lowland oak-beech-hornbeam forests (elevation \leq 800m) and mountain beech-fir-spruce forests (elevation $>$ 800m). These forest types represent around 40% of the total forested area in France (www.ign.fr).

At each of the seventeen study site, sample plots locations were randomly selected and the plots were matched according to site conditions: edaphic and topographic conditions were checked in the field so that each plot within the forest reserve had its paired equivalent outside the reserve. The managed plots were selected within a radius of 5km around the forest reserve boundaries and in stands composed exclusively of native tree species. Each plot located in a young stand issued of natural disturbance (windthrow) in the reserve had its equivalent in the managed part of the same site (this concerned only 12 plots). The final sample had 233 plots (Table 1).

The time since last harvesting was gathered from management plans and wood commercial data whenever possible. This data was lacking for 37 plots either managed (27) or unmanaged (10). The mean time since last harvesting was 46 years (45 years in lowlands, and 49 years in mountains) for unmanaged reserves and 9 years (7 years in lowlands and 16 years in mountains) for managed forests.

Management type was also assessed but revealed to be strongly biased by elevation: most of the unevenaged forests (continuous cover management) were located in mountain beech-fir-spruce forests whereas evenaged high forests (selective cutting followed by clearcut and

natural regeneration) were all located in lowland beech-oak dominated forests. As a consequence, we did not integrate this data into our analyses.

2.2. Stand structure characterisation

Forest stand structure was characterised using a combination of two sampling techniques. On each plot, for all living trees with a diameter at breast height (DBH) of more than 20cm in lowland forests and 30cm in mountain forests, we used a fixed angle plot technique to measure the trees comprised within a fixed relascope angle of 2% (resp. 3%). Practically, this meant that, in lowlands, trees with a DBH of 60cm within a maximum distance of 30m from the centre of the plot (resp. 20m in mountains) were included in the sample and accounted for a basal area of 1m²/ha (resp. 2.25m²/ha in mountains).

All other variables were measured using a fixed area plot technique. Within a fixed 10m (314m²) radius, we measured (i) the diameter of all living trees from 7.5 to 20cm DBH (resp. ≤ 30cm in mountains) and (ii) the volume of snags (height > 1m) and stumps (height ≤ 1m) with a diameter ≤ 30cm. Within a 20m radius, we recorded the volume of lying deadwood (logs > 30cm) and standing dead trees (stumps with a height ≤ 1m and snags with a diameter > 30cm). Finally, logs with a diameter < 30cm were measured using Line Intersect Sampling (LIS, Woodall and Williams, 2005) on a total length of 60m.

Whenever possible, all trees either alive or dead were determined to species (except for oaks, *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Mattus.) Liebl., which were not differentiated). Degree of decomposition of deadwood was assessed using knife-test and grouped in two categories: “fresh” deadwood for which less than half the diameter of the piece was decomposed and “decayed” deadwood for which more than half the diameter was decomposed. These measures were used to derive a panel of structural indices used in the analyses.

2.3. Structural variables derived

For each plot, we calculated the total number of trees per hectare (living, snags and stumps), the total basal area per hectare of living trees, and the total volume per hectare of snags, stumps and logs.

Based on the diameter of the pieces measured, and in accordance with the categories used by managers, four diameter categories were differentiated: very large trees ($D \geq 67.5\text{cm}$), large trees ($47.5 \leq D < 67.5\text{cm}$), medium trees ($22.5 \leq D < 47.5\text{cm}$) and small trees ($7.5 \leq D < 22.5\text{cm}$).

Only the main tree species were considered for the analyses: oaks, beech (*Fagus sylvatica* L.), hornbeam (*Carpinus betulus* L.) and other lowland tree species; beech, fir (*Abies alba*

Mill.), spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and other mountain tree species. We then calculated the following indices:

- Densities (number per hectare): living trees per tree species or diameter class, total standing deadwood and stumps;
- Basal areas (m² per hectare): living trees per tree species or diameter class;
- Volumes (m³ per hectare): total, total standing and lying deadwood per diameter and decomposition classes;
- Ratio: total deadwood volume divided by total wood volume (living and dead).

2.4. Statistical analyses

Analyses were processed in R v.2.15.2 (R Development Core Team, 2012). Management type, i.e. managed forest vs. unmanaged strict reserve, and time since the last harvesting in years, were used as explanatory variables in separate analyses. We first analysed the whole dataset for both response variables, then, for management type, as we expected different responses with elevation, we divided the dataset in two subsets and analysed the response separately for lowland and mountain forests.

We used non-linear mixed effects models (nlme function, nlme package, Pinheiro *et al.*, 2013) with an exponential link to model the response of structural variables to management type and time since the last harvesting. In practice, we obtained a multiplication coefficient between e.g. managed and unmanaged forests for each explanatory variable and assessed its significance against a null hypothesis (i.e. multiplication coefficient equals 1). This procedure allowed us to take into account the initial values of stand characteristics in a multiplicative, rather than additive, manner. In terms of forest management, this method was also easier to interpret regarding the context and initial values of the variables. As the distribution of the stand structure variables was generally strongly skewed, we then re-estimated coefficients using bias-corrected bootstrap confidence intervals calculated with 9999 iterations (library boot). The significance of these results was assessed using a Bayesian posterior p-value (Gosselin, 2011).

3. Results

3.1. Forest stand structure in managed and unmanaged forests

3.1.1. Living trees

Living trees were significantly more numerous (by 24%) in strict reserves (618 trees/ha) than in managed forest (501 trees/ha, Table 2). In particular, there were twice as many very large trees (DBH \geq 67.5 cm) in strict reserves (8.4 trees/ha) than in managed forests (3.9 trees/ha). The number of large and medium trees did not differ, whereas small trees were more numerous in unmanaged forests (by 37%). Total basal area was also significantly higher (by

17%) in unmanaged reserves (28m²/ha) than in managed forests (23.9m²/ha). Similarly, the basal area of very large trees was 2.47 times higher in the reserves (4.1 vs. 1.7m²/ha in managed sites), which indicates that very large trees are both more numerous and larger in the reserves. For the other categories of living trees, only small trees accounted for a higher basal area (by 32%) in unmanaged forests. Density of beech did not differ significantly between managed and unmanaged forests.

In lowland forests (Table 3), quantities of living trees followed globally the same trends as the whole dataset and the magnitude of the difference was generally similar (Table 3). In terms of diameter categories, only number and basal area of large trees did not differ between managed and unmanaged forests. Medium trees tended to be less numerous (by 22%) and represented less basal area proportions (by 20%) in unmanaged than in managed forests. In terms of tree species, hornbeams were significantly more numerous (by 81%) in unmanaged than in managed forests, as well as other tree species (by 77%). Similarly, the basal area of hornbeams was almost two times higher in unmanaged than in managed forests, and basal area of other tree species was higher (by 64%) in unmanaged forests.

In mountain forests (Table 4), the results differed greatly from those issued of global and lowland datasets. Indeed, only few variables differed between managed and unmanaged mountain forests (Table 4). There were almost twice as many very large trees in unmanaged than in managed forests (11.1 vs. 5.9) and they accounted for 93% more basal area in unmanaged forests (5.4 vs. 2.8m²/ha). In addition, total basal area was 18% higher in unmanaged forests (34.8 vs. 29.4m²/ha). In terms of tree species, only the basal area of spruce was significantly higher (by 26%) in managed than in unmanaged forests.

3.1.2. Deadwood

The number of standing deadwood (snags + stumps) did not differ between managed and unmanaged forests (Table 2). This was mainly due to the presence of stumps in managed forests which were 70% more numerous (54.4 stumps / ha in managed forests vs. 16.4 stumps / ha in unmanaged forests). Conversely, standing, lying and total deadwood volumes were more than 4 times significantly higher in unmanaged than in managed forests (see Table 2 for mean values). Only stump volume tended to be higher (by 51%) in managed (2.3m³/ha) than in unmanaged (1.2m³/ha) forests. In addition, almost all the quantities derived from deadwood were significantly higher in unmanaged than in managed forests with multiplication coefficient reaching 14.9 for standing very large trees, 71.9 for lying dead very large trees and 25.2 for lying large trees for example. For these variables, the volume in managed forests was very close to 0. Only the volumes of standing and lying dead small trees and decayed standing and lying deadwood did not differ significantly between managed

and unmanaged forests. Finally the ratio between deadwood and total wood volumes was 2.7 times higher in unmanaged than in managed forests.

In lowland forests (Table 3), the patterns were globally the same with magnitude of differences even higher (e.g. 83 times higher for very large lying dead trees, table 3). Only standing dead medium trees did not differ significantly. Finally, volumes of decayed standing deadwood tended to be higher in managed forests (by 100%).

In mountains (Table 4), the volume of standing deadwood was 2.8 times higher in unmanaged (28.6m³/ha) than in managed forests (10.1m³/ha), as well as the total deadwood volume which was 78% higher in unmanaged forests (60.2 vs 33.9m³/ha). Among the other deadwood descriptors, the volumes of dead standing large and medium trees were respectively 4.4 and 6.0 times higher in unmanaged forests. The volumes of very large, large and medium diameter logs were respectively 12.6, 4.2 and 3.2 times higher in unmanaged forests and the volume of fresh standing deadwood tended to be three times higher in unmanaged forests. All the other structural variables did not differ significantly between managed and unmanaged forests.

3.2. Forest stand structure variations with time since the last harvesting

3.2.1. Living trees

Living trees were not much affected by the time since the last harvesting (Table 5). Only the number and basal area of very large trees increased significantly with time by respectively 8% and 10% after ten years and 47% and 63% at fifty years. The number of large trees also tended to increase but marginally. Among the other living trees indices, only the number and basal area of living medium trees decreased significantly with time by respectively 5% and 4% at ten years and 22% and 18% at fifty years.

3.2.2. Deadwood

Contrary to living trees, most deadwood attributes were significantly affected by time since the last harvesting (Table 5). Indeed, all number and volumes were significantly influenced by the time since the last harvesting, except volumes of small standing and lying deadwood and decayed standing deadwood. Most of them increased with coefficients ranging from 9% at 10 years (ratio deadwood / total wood volume) to 276.4% at 50 years (standing dead medium trees). Only the number of standing deadwood and stumps and volume of stumps (Figure 2) decreased with time, by 7% at 10 years and 31% for standing deadwood and more than 30% at ten years and 85% at 50 years for stumps (number and volume).

4. Discussion

4.1. Higher structural complexity in strict forest reserves

We found that unmanaged strict forest reserves differed significantly from adjacent managed stands, notably in terms of stem and stump numbers, total basal area, large trees and deadwood volumes. These latter two features are generally used as indicators of old-growth unmanaged forests (Bobieć, 1998; Boncina, 2000; Gilg, 2004). In terms of basal area and density of living trees, we found higher differences between managed and unmanaged forests than those found by Burrascano et al. (2013) between mature and old-growth forests. However, in terms of deadwood, Burrascano et al. (2013) found median volumes for old-growth forests that were much higher ($157.3\text{m}^3/\text{ha}$) than those we obtained in the French forest reserves. Other studies in Europe also assessed amounts of old growth attributes in comparable situations as ours. In Germany, Meyer and Schmidt (2011) found that deadwood averaged 9 to $18\text{m}^3/\text{ha}$ in lowland beech dominated forests, but that it could vary from 8 to $57\text{m}^3/\text{ha}$. In Belgium, Vandekerkhove et al. (2009) found that mean deadwood volume in previously managed oak-beech forest averaged $53\text{m}^3/\text{ha}$, but could also vary widely between 6 and $500\text{m}^3/\text{ha}$. In the precise case of total deadwood volume, our results averaged $42\text{m}^3/\text{ha}$ in unmanaged reserves, which is totally comparable with those obtained by the previously cited studies. Regarding our results on basal area, they provide similar values as those cited by Schulze *et al.* (2009) which found 20% more aboveground biomass in unmanaged than in selectively harvested forests (p. 358). However, very large trees remain far less represented and basal area lower in our study than in several old-growth European forests (Nilsson *et al.*, 2002; Kucbel *et al.*, 2012). These results highlight the fact that forest management tends to shorten the silvigenetic cycle by eliminating the aged and senescent phases, as well as their characteristic elements (Bauhus *et al.*, 2009; Paillet *et al.*, 2010). They also show that recovery of old-growth forest structure in the French reserves is still an on-going process. The originality of our work resides in a calculation of a multiplication coefficient between managed and unmanaged forests, which allows taking into account the levels observed in managed conditions.

On another hand, it is also interesting to compare our results to those recently obtained by the French national forest inventory (MAAPRAT-IFN, 2011), that concern most exclusively managed forests. Using a comparable protocol, the mean total deadwood volume reaches $23.1\text{m}^3/\text{ha}$ with a great variety among regions, and is constituted by 70% of downed deadwood. Compared to our results, we can conclude that: (i) the managed forests we studied are particularly poor in deadwood (average total volume $12.1\text{m}^3/\text{ha}$) compared to the national levels; (ii) French forests are far from the levels obtained in their unmanaged equivalents (about half the volume present in the strict forest reserves we studied).

Surprisingly, the response to forest management varied with elevation. Most of the old-growth attributes we calculated were significantly higher in unmanaged lowland forests whereas only few were in mountain forests. This is probably mostly due to the fact that

mountain forests are (and have been) generally more extensively managed than lowland forests (e.g. Ziaco *et al.*, 2012), rather than an effect of time since abandonment (the mean values for lowland and mountain forests were similar). Indeed, values for old-growth attributes in managed mountain forests were higher than in managed lowland forests and thus closer to the values observed for unmanaged mountain forests (see Lombardi *et al.*, 2012; Sitzia *et al.*, 2012 for comparable results in Italy). In other words, managed and unmanaged forests seemed structurally more different in lowland than in mountains, at least for the indices we used.

Finally, the effect of forest management on tree species was surprisingly limited. Indeed, we showed only higher levels of hornbeams and other species in lowland reserve and higher basal area of spruce in mountain managed forests. The other species were not affected by management abandonment although some are generally favoured depending on their use: oak and spruce are generally preferred over beech for the quality of the timber or higher growth levels. In our study, only the response of spruce was in line with our hypotheses. Similarly to Heiri *et al.* (2009), site conditions may hence have a larger effect than forest management on tree species richness and thus shape species composition.

4.2. Increasing forest complexity with time since last harvesting

Our results showed increasing old-growth characteristics with time since the last harvesting notably number and basal area of very large trees, number and volume of total deadwood as well as several other deadwood characteristics (Heiri *et al.*, 2009). For example, total deadwood volume was multiplied by two after 50 years of abandonment, which corresponds to an accumulation rate around $1 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$. The studies on deadwood accumulation in western Europe are relatively rare (Vandekerkhove *et al.*, 2009), however, the results we obtained were well below the values for comparable ecological conditions. For example, Vandekerkhove *et al.* (2009) found mean accumulation rates around 3.10 and $2.59 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$ depending on the stand type, whereas Von Oheimb *et al.* (2005) found that deadwood volume was multiplied by 25 in 30 years in near-natural beech forests. However, our results are closer to those obtained by Meyer and Schmidt (2011) in Germany who found an accumulation rate around $1 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$. Our results are probably due to the fact that (i) similarly to Meyer and Schmidt (2011), we worked in recently established forest reserves – in addition to managed areas – with relatively low tree dimensions and; (ii) our large scale analysis mixed both fertile and poor sites (notably including mountain areas with shorter vegetation periods). All this may result in lower deadwood accumulation rates. Despite the fact that our model assumes an exponential accumulation rate with time (the longer the abandonment, the higher the rate), the modeled rates remind small (Heiri *et al.*, 2009). The

same pattern was observed for density of very large trees which are only 50% more numerous in 50 years.

Globally, extrapolation from our results allows us to approach stand dynamics in a synchronous manner. Indeed, we showed that after a certain time of management abandonment, the proportion of large and very large trees will increase whereas the medium tree will decrease significantly. We could hence deduce that those medium trees will either continue to grow to aliment the larger tree compartment, or die from self-thinning due to high levels of competition for light (Heiri *et al.*, 2009). In our view, this confirms to some extent that the forest we studied are still in aggradation or stem exclusion phase (Korpel, 1995; Oliver and Larson, 1996), rather than optimal or late successional phases. Monitoring at a e.g. 10 years interval could help confirming this hypothesis and improve the models of deadwood accumulation, decomposition, and analyzing stand dynamics when management has stopped, in comparison with managed forests.

4.3. Limitations

Working on rather rare elements in the landscape do not allowed us to have a perfectly balanced sampling design for some factors. For example, due to the recent establishment of the French reserves network, older and more mature samples remain rare and not distributed on a large range of site conditions. In addition, we did not control for management type in the managed forests surrounding the forest reserves and preferred to assume that the variety of the sampling reflects a “mean” management type at the study scale. In addition, such control would have been seriously entangled with elevation as mountain forests are managed with continuous cover silviculture as requested by the French law, whereas lowland forests are most of the time managed as evenaged stands. More precisely, data on levels of harvesting in the managed plots revealed particularly difficult to obtain and very heterogeneous. For example, management plans or harvesting records may refer to either basal area, stem number or volumes harvested which are difficult to compare in a robust way. Concerning strict forest reserves, data on harvesting before designation is virtually inexistent and may result in two phenomena:

- Either the current forest reserves have been heavily harvested before set-up to avoid “production-loss” due to the abandonment;
- Or the reserves have been designated because they already featured some old-growth characteristics.

Both options could not be totally excluded, but it is worth mentioning that the strict forest reserves network has been built to be representative of the forest ecosystems and habitats in France. Globally we could assume that such “reserve-effect” remains marginal.

Finally, we did not analyze nor controlled for developmental phases either in managed or unmanaged forests. Assessing such factor would allow us to better understand forest stand dynamics, notably successional patterns in unmanaged forests (Boncina, 2000). However, due to the recent abandonment in the strict forest reserves, such assessment would probably result in a low variability difficult to analyze.

5. Conclusions and implications for forest management: towards a reference state

Although established quite recently, the French forest reserves showed higher stem densities, basal areas (especially for very large trees) and deadwood volumes. Our results also showed that among the main species, only spruce and hornbeam were affected but further analyses on less abundant species are needed. The forests we studied are not properly old-growth but rather mature forests (Burrascano *et al.*, 2013), they present however characteristics of old-growth forests that tend to develop with time. Forest management tend to reduce the quantity of old-growth attributes and modify stand composition (Bauhus *et al.*, 2009; Paillet *et al.*, 2010). This result in a higher complexity in unmanaged than in managed forests that may benefit to forest biodiversity (Paillet *et al.*, 2010). In addition, structural complexity should also integrate other typical forest features such as tree microhabitats, for which the influence of management and abandonment remain little known (Winter and Möller, 2008; Vuidot *et al.*, 2011)

This study constitutes a first reference for French forests since research comparing structural attributes and biodiversity between managed and unmanaged temperate forests remains spectacularly scarce (Bauhus *et al.*, 2009), and will undoubtedly serve as a basis for many other forest programs.

6. Acknowledgements

This project would never have been possible without the strong implication of field managers and their willingness to contribute to this research. We are indebt to J-J. Boutteaux (ONF, Auberive), S. Ducroux (ONF, Fontainebleau), L. Domergue (RN Ventron), L. Lallement & S. Coulette (ONF, RN Ballons-Comtois), R. Lecomte (RN Chalmessin) L. Servières (RN Combe-Lavaux), B. Blaise (ONF Citeaux), D. Barré (ONF Chizé), B. Fritsch (RN Bois du Parc), J. Leseure (ONF Haut-Tuilleau), J. Terracol & E. Jensele (ONF Ventoux), D. Reboul & J.P Golé (ONF Lure), E. Royer & J.L Témoin (ONF Rambouillet), G. Sivry (ONF Verrières) et S. Dumas (ONF Jura), S. Pauvert, J. Rosset and H.Tournier (RN Haute Chaîne du Jura) for constant help and corrdination of this work. This research was funded by the French Ministry in charge of Ecology (Convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB and the program "Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques" (BGF), convention GNB 10-MBGD-

BGF-1-CVS-092, no CHORUS 2100 214 651) and the Office National des Forêts (Convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008).

7. References cited

- Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. For *Ecol Manag* 258, 525-537.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. For *Ecol Manag* 132, 39-50.
- Bobiec, A., 1998. The mosaic diversity of field layer vegetation in the natural and exploited forests of Bialowieza. *Plant Ecol* 136, 175-187.
- Boncina, A., 2000. Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. *Glob Ecol Biogeogr* 9, 201-211.
- Burrascano, S., Keeton, W.S., Sabatini, F.M., Blasi, C., 2013. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. For *Ecol Manag* 291, 458-479.
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Odor, P., Standovar, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. For *Ecol Manag* 210, 267-282.
- Gilg, O., 2004. Forêts à caractère naturel. Atelier Technique des Espaces Naturels.
- Gosselin, F., 2011. A new calibrated bayesian internal goodness-of-fit method: Sampled posterior p-values as simple and general p-values that allow double use of the data. *PLoS ONE* 6.
- Heiri, C., Wolf, A., Rohrer, L., Bugmann, H., 2009. Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: Structure, composition, and the influence of former management. *Ecol Appl* 19, 1920-1934.
- Kohv, K., Liira, J., 2005. Anthropogenic effects on vegetation structure of the boreal forest in Estonia. *Scandinavian Journal of Forest Research, Supplement* 20, 122-134.
- Korpel, S., 1995. *Die Urwälder des Westkarpaten*. Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York.
- Kucbel, S., Saniga, M., Jaloviar, P., Vencurik, J., 2012. Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. For *Ecol Manag* 264, 125-133.
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11, 1027-1039.

Lombardi, F., Lasserre, B., Chirici, G., Tognetti, R., Marchetti, M., 2012. Deadwood occurrence and forest structure as indicators of old-growth forest conditions in mediterranean mountainous ecosystems. *Ecoscience* 19, 344-355.

MAAPRAT-IFN, 2011. Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines. In, p. 200.

Meyer, P., Schmidt, M., 2011. Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *For Ecol Manag* 261, 342-352.

Nilsson, S.G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G., Ranius, T., 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *For Ecol Manag* 161, 189-204.

Oliver, C.D., Larson, B.C., 1996. *Forest Stand Dynamics*. John Wiley & Sons, New York.

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

Parviainen, J., Bucking, W., Vandekerkhove, K., Schuck, A., Paivinen, R., 2000. Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). *Forestry* 73, 107-118.

Peterken, G.F., 1996. *Natural Woodland - ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge University Press, Cambridge.

Pinheiro, J.C., Bates, D.M., DebRoy, S., Sarkar, D., the R Development Core Team, 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-109.

R Development Core Team, 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. In: R Foundation for Statistical Computing (Ed.), Vienna, Austria.

Schulze, E.-D., Hessenmoller, D., Knohl, A., Luysaert, S., Boerner, A., Grace, J., 2009. Temperate and boreal old-growth forests: how do their growth dynamics and biodiversity differ from young stands and managed forests? In: Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), *Old-Growth Forests - Function, Fate and Value*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 11-33.

Sitzia, T., Trentanovi, G., Dainese, M., Gobbo, G., Lingua, E., Sommacal, M., 2012. Stand structure and plant species diversity in managed and abandoned silver fir mature woodlands. *For Ecol Manag* 270, 232-238.

Sweeney, O.F.M., Martin, R.D., Irwin, S., Kelly, T.C., O'Halloran, J., Wilson, M.W., McEvoy, P.M., 2010. A lack of large-diameter logs and snags characterises dead wood patterns in Irish forests. *For Ecol Manag* 259, 2056-2064.

- Toïgo, M., Paillet, Y., Noblecourt, T., Soldati, F., Gosselin, F., Dauffy-Richard, E., 2013. Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? *Biol Conserv* 157, 215-224.
- Vandekerkhove, K., De Keersmaecker, L., Menke, N., Meyer, P., Verschelde, P., 2009. When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *For Ecol Manag* 258, 425-435.
- Von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Hardtle, W., 2005. Structural pattern of a near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, North-east Germany). *For Ecol Manag* 212, 253-263.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats in France. *Biol Conserv* 144, 441-450.
- Winter, S., Flade, M., Schumacher, H., Kerstan, E., Möller, G., 2005. The importance of near-natural stand structures for biocoenosis of lowland beech forests. *For Snow Landsc Res* 79, 127-144.
- Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manag* 255, 1251-1261.
- Wirth, C., Messier, C., Bergeron, Y., Franck, D., Fankhänel, A., 2009. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), *Old-Growth Forests - Function, Fate and Value*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 11-33.
- Woodall, C., Williams, M.S., 2005. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program. In, *General Technical Report - North Central Research Station*. USDA Forest Service, p. 47.
- Ziaco, E., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Baliva, M., D'Andrea, E., Piovesan, G., 2012. Old-growth attributes in a network of Apennines (Italy) beech forests: Disentangling the role of past human interferences and biogeoclimate. *Plant Biosyst* 146, 153-166.

Tables and Figures

Figure 1: Map of the study sites

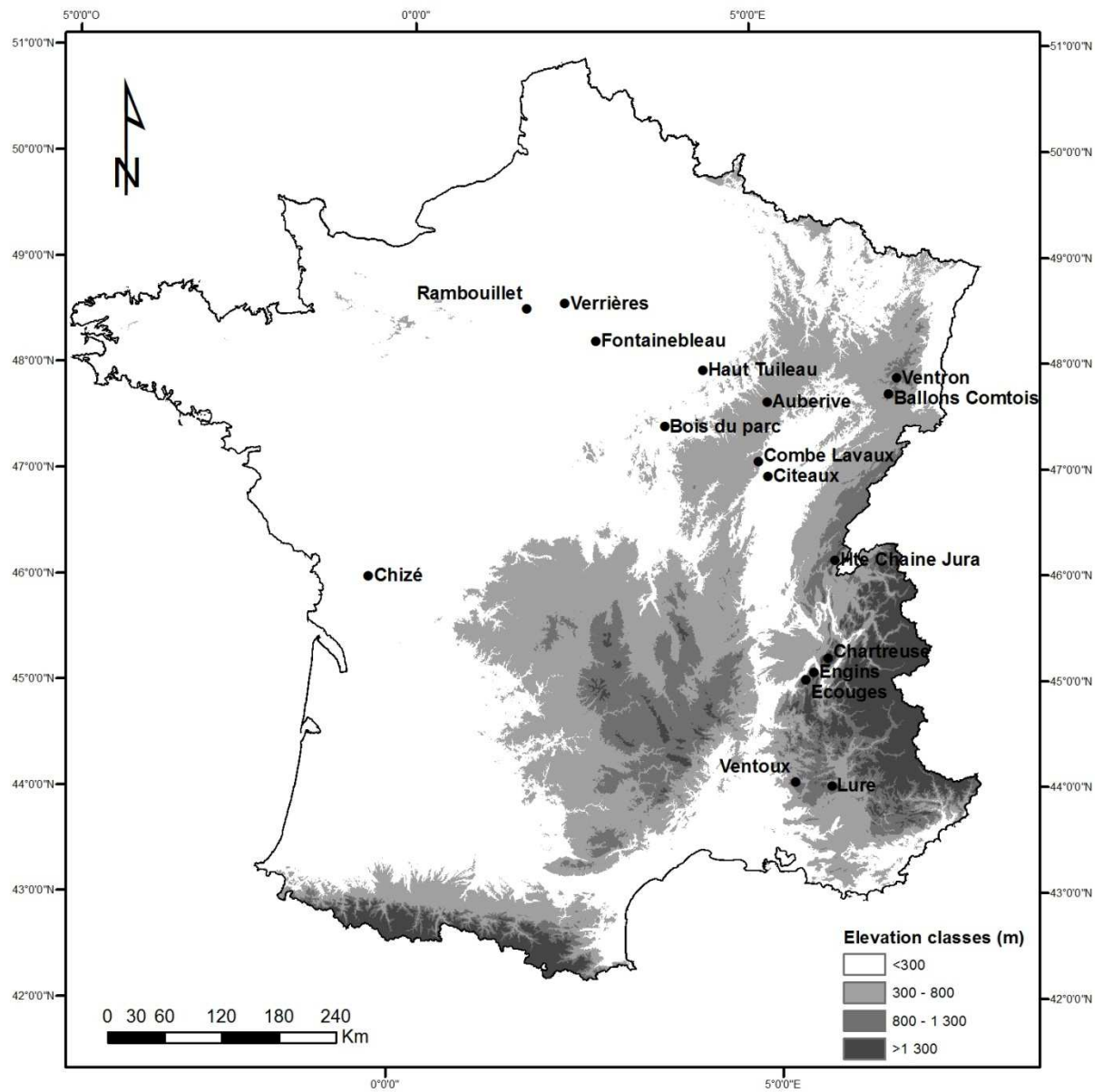


Figure 2: Relationship between the number of stumps per hectares and the time since last harvesting. Black dots are unmanaged plots, grey plots are managed plots. Plain line: model issued of a non-linear mixed effects model; dashed lines are 95% confidence intervals.

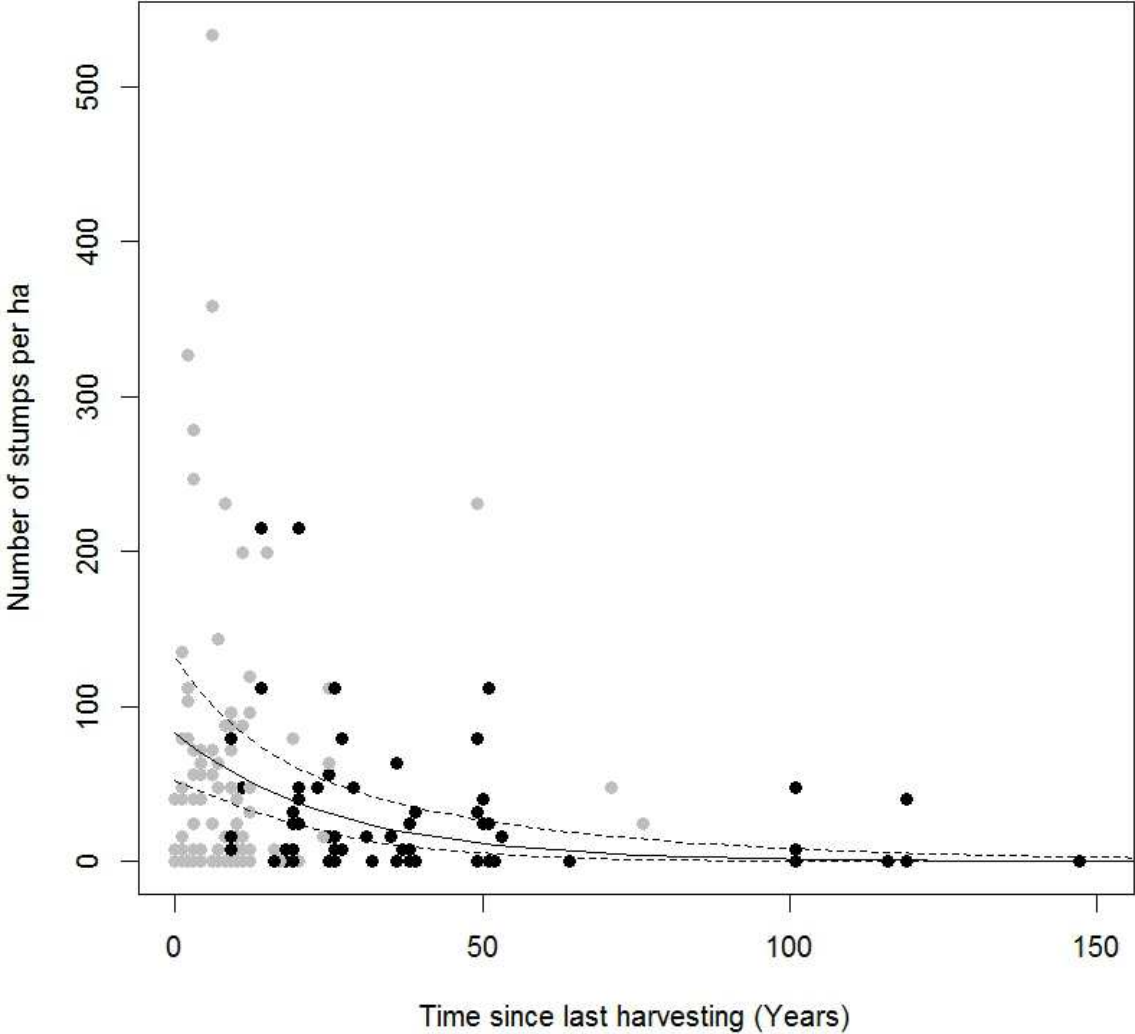


Table 1: Number of plots comparing unmanaged strict reserves and adjacent managed forests.

	Sites	Managed forests	Unmanaged strict reserves
Lowland	Auberive	12	12
	Bois du Parc	5	5
	Chizé	12	12
	Citeaux	6	6
	Combe-Lavaux	4	4
	Fontainebleau	16	13
	Haut-Tuilleau	7	7
	Rambouillet	8	8
	Verrières	4	4
	Total Lowland	74	71
Mountain	Ballons Comtois	8	8
	Chartreuse	5	5
	Ecouges	5	5
	Engins	5	5
	Haute Chaine Jura	8	8
	Lure	4	4
	Ventron	4	4
	Ventoux	5	5
Total Mountain	44	44	
Total	118	115	

Table 2: Forest structure data comparing unmanaged (UNM) forest reserves (n = 115) to adjacent managed (MAN) forests (n = 118). Coef = multiplication coefficient between MAN and UNM forests, Bca- and Bca+ = lower and upper values of bias-corrected bootstrap confidence intervals calculated with 9999 iterations. N = number / ha, BA = basal area (m²/ha), V = volume (m³/ha), DBH = Diameter at Breast Height (cm). VLT: very large trees (DBH>67.5); LT: large trees (47.5≤DBH<67.5); MT: medium trees (22.5≤DBH<47.5), ST: small trees (7.5≤DBH<22.5); p = sampled posterior Bayesian p-value. ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1; ns: non-significant result.

Variable	Coef	p		Mean MAN	Bca-	Bca+	Mean UNM	Bca-	Bca+
N living trees	1.235	0.021	*	500.5	444.4	567.1	618.1	554.4	690.0
N VLT	2.122	<0.001	***	3.9	2.6	5.5	8.4	7.3	9.9
N LT	1.046	0.595	ns	24.7	22.2	28.7	25.8	22.3	31.1
N MT	0.920	0.343	ns	120.9	108.4	136.1	111.2	99.0	127.3
N ST	1.373	0.014	*	334.3	277.4	402.5	459.1	403.1	528.7
N living beech	0.914	0.712	ns	162.6	137.9	201.4	148.6	114.9	189.5
Total BA	1.171	<0.001	***	23.9	22.7	25.2	28.0	26.6	29.4
BA of VLT	2.472	<0.001	***	1.7	1.1	2.5	4.1	3.6	4.9
BA of LT	1.067	0.488	ns	5.9	5.3	6.9	6.3	5.5	7.6
BA of MT	0.980	0.816	ns	9.8	8.9	10.9	9.6	8.6	10.9
BA of ST	1.317	0.048	*	4.8	4.0	5.8	6.4	5.6	7.4
BA of beech	1.131	0.292	ns	6.7	5.7	8.3	7.6	6.5	9.3
N standing deadwood	0.754	0.168	ns	78.7	65.1	97.2	59.3	44.1	76.4
N stumps	0.302	<0.001	***	54.4	46.4	68.5	16.4	10.6	28.1
V standing deadwood	4.600	<0.001	***	4.5	2.9	9.0	20.6	17.6	27.2
V stumps	0.512	0.057	(*)	2.3	1.8	3.0	1.2	0.7	1.9
V lying deadwood	4.272	<0.001	***	7.4	4.5	11.9	31.8	27.3	38.7
V total deadwood	4.329	<0.001	***	12.1	8.1	18.7	52.3	46.2	62.6
Ratio deadwood / total wood	2.689	<0.001	***	0.05	0.04	0.07	0.15	0.13	0.17
V standing dead VLT	14.863	0.005	**	0.4	0.1	3.3	6.4	4.8	9.7
V standing dead LT	4.847	0.004	**	1.5	0.8	4.7	7.1	5.6	10.8
V standing dead MT	5.869	0.038	*	0.8	0.1	2.7	4.9	3.8	7.4
V standing dead ST	2.007	0.201	ns	0.8	0.3	1.5	1.6	0.8	2.3
V lying dead VLT	70.988	0.005	**	0.0	0.0	1.0	3.5	2.4	5.7
V lying dead LT	25.183	<0.001	***	0.3	0.1	1.0	7.2	5.5	10.1
V lying dead MT	10.483	<0.001	***	1.5	0.8	3.1	15.4	12.7	19.9
V lying dead ST	1.200	0.272	ns	10.6	8.4	13.8	12.7	10.2	16.0
V fresh standing deadwood	5.166	<0.001	***	3.3	2.1	7.7	17.3	14.7	23.3
V decayed standing deadwood	1.019	0.885	ns	0.8	0.6	1.2	0.8	0.4	1.4
V fresh lying deadwood	4.106	<0.001	***	6.2	3.8	9.7	25.3	21.3	32.1
V decayed lying deadwood	1.784	0.272	ns	3.4	1.2	5.6	6.0	4.4	7.9

Table 3: Forest structure data comparing lowland unmanaged (UNM) forest reserves (n = 74) to adjacent managed (MAN) forests (n = 71). Abbreviations: see Table 1.

Variable	Coef	p		Mean MAN	Bca-	Bca+	Mean UNM	Bca-	Bca+
N living trees	1.314	0.024	*	494.6	416.7	583.4	649.8	561.8	741.7
N VLT	2.442	0.004	**	2.6	1.3	4.3	6.3	5.2	8.0
N LT	1.188	0.142	ns	14.9	12.2	18.2	17.7	15.3	21.0
N MT	0.779	0.016	*	103.6	88.0	118.5	80.7	69.2	94.4
N ST	1.475	0.012	*	357.6	283.2	448.0	527.3	447.1	621.2
N living beech	0.862	0.593	ns	103.8	74.2	143.4	89.5	63.4	129.7
N living oaks	1.322	0.469	ns	100.0	59.2	161.9	132.2	105.7	183.4
N living hornbeam	1.806	0.029	*	152.0	91.6	227.2	274.6	219.0	355.7
N other tree sp.	1.768	0.037	*	83.0	48.0	119.7	146.8	119.8	190.3
Total BA	1.156	0.002	**	19.8	18.4	21.1	22.9	21.5	24.3
BA of VLT	3.110	0.001	**	1.0	0.5	1.8	3.1	2.6	4.0
BA of LT	1.194	0.140	ns	3.6	2.9	4.4	4.3	3.7	5.1
BA of MT	0.802	0.014	*	8.3	7.2	9.4	6.6	5.8	7.6
BA of ST	1.437	0.040	*	4.9	3.7	6.3	7.0	5.9	8.4
BA of beech	1.434	0.123	ns	3.4	2.1	5.2	4.8	4.0	6.1
BA of oaks	1.126	0.331	ns	9.3	7.8	10.8	10.4	9.0	12.2
BA of hornbeams	1.970	0.004	**	2.0	1.4	2.8	3.9	3.1	5.2
BA of other tree sp.	1.635	0.037	*	2.0	1.2	2.8	3.2	2.7	4.0
N standing deadwood	0.515	0.052	(*)	76.9	61.2	102.4	39.6	21.6	61.9
N stumps	0.245	<0.001	***	56.9	44.7	78.4	14.0	8.2	27.7
V standing deadwood	8.859	<0.001	***	1.5	0.8	3.6	13.6	10.6	18.5
V stumps	0.199	0.006	**	1.5	1.1	2.1	0.3	0.1	0.6
V lying deadwood	6.844	<0.001	***	4.1	2.4	6.9	28.2	22.7	36.6
V total deadwood	7.462	<0.001	***	5.6	3.5	9.0	41.7	34.2	52.7
Ratio deadwood / total wood	3.411	<0.001	***	0.04	0.03	0.06	0.15	0.13	0.19
V standing dead VLT	30.247	<0.001	***	0.2	0.1	1.3	7.0	4.4	11.6
V standing dead LT	5.120	0.003	**	0.9	0.5	2.6	4.5	3.0	7.9
V standing dead MT	0.808	0.598	ns	1.7	0.8	2.7	1.3	0.4	2.5
V standing dead ST	2.769	0.061	(*)	0.5	0.3	1.5	1.5	0.9	2.6
V lying dead VLT	83.186	0.033	*	0.1	0.0	1.0	4.4	2.4	7.7
V lying dead LT	48.378	<0.001	***	0.1	0.0	0.8	7.0	4.7	10.9
V lying dead MT	21.276	<0.001	***	0.6	0.2	1.6	12.6	9.2	18.3
V lying dead ST	1.719	0.011	*	7.2	5.2	10.4	12.3	10.1	15.4
V fresh standing deadwood	9.780	<0.001	***	1.4	0.7	3.6	13.5	10.3	18.6
V decayed standing deadwood	0.035	0.079	(*)	0.3	0.2	0.4	0.0	0.0	0.1
V fresh lying deadwood	5.385	<0.001	***	4.9	2.8	8.0	26.3	21.3	34.7
V decayed lying deadwood	27.888	<0.001	***	0.1	0.0	0.3	3.0	2.1	4.4

Table 4: Forest structure data comparing mountain unmanaged (UNM) forest reserves (n = 44) to adjacent managed (MAN) forests (n = 44). Abbreviations: see Table 1.

Variable	Coef	p		Mean MAN	Bca-	Bca+	Mean UNM	Bca-	Bca+
N living trees	1.085	0.471	ns	522.5	456.7	621.0	566.8	479.6	681.9
N VLT	1.877	0.012	*	5.9	3.4	8.9	11.1	9.2	13.8
N LT	1.020	0.869	ns	38.3	32.7	46.0	39.0	30.8	49.7
N MT	1.027	0.796	ns	146.1	125.5	175.3	150.0	125.2	179.2
N ST	1.080	0.652	ns	336.0	268.7	435.8	362.8	280.8	474.4
N living beech	0.949	0.916	ns	265.9	220.3	344.6	252.3	173.4	340.8
N living fir	1.539	0.198	ns	97.4	51.0	139.8	149.9	111.4	202.0
N living spruce	1.017	0.867	ns	36.5	24.6	57.9	37.2	22.6	69.4
N other living tree sp.	0.564	0.123	ns	109.1	78.9	152.6	61.6	34.8	99.8
Total BA	1.184	0.002	**	29.4	27.3	31.8	34.8	32.3	37.5
BA of VLT	1.930	0.017	*	2.8	1.6	4.5	5.4	4.4	6.8
BA of LT	1.045	0.736	ns	9.2	7.9	11.2	9.7	7.6	12.4
BA of MT	1.101	0.372	ns	12.4	10.8	14.7	13.7	11.6	16.1
BA of ST	1.075	0.645	ns	5.0	4.0	6.4	5.4	4.2	6.9
BA of beech	1.081	0.531	ns	11.6	9.9	14.4	12.5	9.9	15.9
BA of fir	1.349	0.145	ns	8.6	6.1	10.9	11.5	8.7	14.6
BA of spruce	0.740	0.033	*	3.2	2.5	4.5	2.4	1.7	3.5
BA of other tree sp.	1.471	0.193	ns	2.9	1.8	4.7	4.3	3.2	5.9
N standing deadwood	1.020	0.842	ns	79.1	63.6	100.7	80.8	61.5	107.4
N stumps	0.468	0.041	*	48.1	37.1	65.4	22.5	12.3	40.9
V standing deadwood	2.836	0.010	*	10.1	5.2	18.0	28.6	20.9	41.1
V stumps	0.579	0.132	ns	3.6	2.6	5.0	2.1	1.1	3.5
V lying deadwood	1.394	0.135	ns	22.6	15.8	31.0	31.5	22.8	44.3
V total deadwood	1.228	0.000	***	372.4	345.3	402.2	457.3	422.8	500.1
Ratio deadwood / total wood	1.354	0.130	ns	0.09	0.07	0.12	0.13	0.10	0.16
V standing dead VLT	0.836	0.855	ns	5.2	2.4	10.5	4.4	1.2	10.1
V standing dead LT	4.368	0.009	**	2.5	0.9	8.7	10.8	7.2	17.2
V standing dead MT	6.042	0.026	*	1.8	0.4	4.8	10.6	7.1	17.1
V standing dead ST	1.572	0.526	ns	1.2	0.4	2.2	1.9	0.7	3.3
V lying dead VLT	12.602	0.069	(*)	0.2	0.0	2.0	2.5	1.1	5.3
V lying dead LT	4.186	0.004	**	1.8	0.6	5.7	7.4	4.7	12.1
V lying dead MT	3.187	0.001	**	5.8	3.0	10.9	18.4	13.7	25.4
V lying dead ST	0.786	0.419	ns	14.9	10.8	19.7	11.7	7.0	18.6
V fresh standing deadwood	3.031	0.037	*	7.3	3.2	15.3	22.0	15.7	33.0
V decayed standing deadwood	1.105	0.693	ns	1.6	1.2	2.7	1.8	0.9	3.5
V fresh lying deadwood	1.654	0.082	(*)	13.5	9.0	20.6	22.4	15.2	34.1
V decayed lying deadwood	0.830	0.576	ns	9.2	6.6	13.2	7.7	4.6	11.4

Table 5: Relationship between structural variables and time since last cutting in managed and unmanaged French forests (n=196). The results are issued of a non-linear generalised model with log-link, values have not been back-transformed. % 10 and % 50: percentage of variation at 10 and 50 years after harvesting. Abbreviations: see Table 1.

Variable	Intercept	Bca-	Bca+	Slope	Bca-	Bca+	p		% 10	% 50
N living trees	6.391	6.273	6.524	0.000	-0.004	0.003	0.940	ns	-0.3	-1.5
N VLT	1.477	1.059	1.776	0.008	0.002	0.022	0.012	*	8.1	47.4
N LT	3.050	2.890	3.249	0.004	-0.001	0.008	0.095	(*)	3.6	19.4
N MT	4.906	4.766	5.046	-0.005	-0.008	-0.001	0.005	**	-4.8	-21.8
N ST	6.029	5.837	6.213	0.001	-0.003	0.007	0.573	ns	1.1	5.8
N living beech	5.179	5.017	5.386	-0.004	-0.009	0.001	0.172	ns	-3.5	-16.2
Total BA	3.217	3.149	3.290	0.001	-0.001	0.002	0.477	ns	0.6	3.1
BA of VLT	0.688	0.228	1.010	0.010	0.005	0.026	0.004	**	10.3	63.4
BA of LT	1.623	1.460	1.839	0.004	-0.001	0.008	0.104	ns	3.6	19.2
BA of MT	2.376	2.253	2.511	-0.004	-0.007	-0.001	0.013	*	-3.8	-17.7
BA of ST	1.818	1.659	1.982	-0.001	-0.004	0.004	0.839	ns	-0.5	-2.6
BA of beech	1.955	1.785	2.177	0.002	-0.004	0.005	0.306	ns	1.8	9.4
N standing deadwood	4.545	4.306	4.940	-0.008	-0.020	-0.001	0.013	*	-7.3	-31.4
N stumps	4.420	4.013	5.130	-0.040	-0.091	-0.011	<0.001	***	-32.6	-86.1
V standing deadwood	2.214	1.854	2.663	0.015	0.007	0.023	<0.001	***	15.9	109.0
V stumps	1.218	0.665	1.868	-0.044	-0.148	-0.006	0.020	*	-35.4	-88.8
V lying deadwood	2.741	2.510	3.005	0.011	0.007	0.014	<0.001	***	11.2	69.8
V total deadwood	3.287	3.101	3.537	0.011	0.007	0.014	<0.001	***	11.6	73.3
Ratio deadwood / total wood	-2.416	-2.575	-2.210	0.009	0.006	0.011	<0.001	***	9.4	56.4
V standing dead VLT	1.221	0.559	1.836	0.011	0.004	0.030	0.002	**	12.1	77.0
V standing dead LT	1.093	0.648	1.663	0.015	0.001	0.026	0.003	**	15.7	107.2
V standing dead MT	0.050	-1.495	0.922	0.027	0.010	0.052	0.010	*	30.4	276.4
V standing dead ST	0.314	-4.172	0.591	0.001	-0.008	0.089	0.999	ns	0.7	3.7
V lying dead VLT	0.448	-0.229	1.597	0.012	0.004	0.161	<0.001	***	12.8	82.9
V lying dead LT	1.193	0.772	1.603	0.011	0.007	0.018	<0.001	***	12.2	77.6
V lying dead MT	1.792	1.468	2.147	0.013	0.009	0.018	<0.001	***	14.0	92.9
V lying dead ST	2.366	2.106	2.905	0.003	-0.018	0.007	0.439	ns	2.7	14.5
V fresh standing deadwood	2.133	1.775	2.627	0.015	0.007	0.023	<0.001	***	15.9	108.9
V decayed standing deadwood	-0.033	-0.518	0.835	-0.006	-0.083	0.016	0.796	ns	-5.5	-24.7
V fresh lying deadwood	2.548	2.276	2.843	0.011	0.006	0.015	0.002	**	11.4	71.3
V decayed lying deadwood	1.181	0.909	1.629	0.007	0.002	0.012	0.010	*	6.9	39.8

Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment. Implications for insect monitoring studies in European temperate forests - G. Parmain, M. Dufrêne, A. Brin and C. Bouget (2013), *Agricultural and Forest Entomology* (2013), 15, 135-145

Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment. Implications for insect monitoring studies in European temperate forests.

Running title: Saproxylic beetle monitoring: sampling effects

G. Parmain^{1,2,3}, M. Dufrêne^{4,5}, A. Brin⁶ and C. Bouget^{3*}

¹ National Laboratory of Forest Entomology, National Forest Office (ONF), F-11500 Quillan, France

² National Museum of Natural History, Natural Patrimony Department, 36 rue Geoffroy St Hilaire, CP 41 75 231 PARIS CEDEX 05, France

³ National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture. (IRSTEA), 'Forest ecosystems' Research Unit, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France (guilhem.parmain@irstea.fr; christophe.bouget@irstea.fr)

⁴ Departement of Natural and Rural Environnement Monitoring (SPW/DGARNE/DEMNA) - Avenue Maréchal Juin, 23, B-5030 Gembloux, Belgium (marc.dufrene@spw.wallonie.be)

⁵ Liege University - Gembloux Agro Bio Tech (GxABT) - Forests, Nature, Landscape Department Passage des Déportés, 2, B 5030 Gembloux

⁶ University of Toulouse, Purpan Engineering School, UMR INPT/INRA 1201 Dynafor, 75 voie du T.O.E.C., BP 57611, F-31076 Toulouse Cedex 03, France (antoine.brin@purpan.fr)

* corresponding author

Abstract

1. Saproxylic beetle diversity monitoring provides a tool to estimate the efficiency of forest conservation measures. Flight interception traps are commonly employed to monitor beetle assemblages, but little explicit knowledge of the efficiency of this trapping method is available.

2. We studied how slight changes in sampling effort can influence species richness and species composition of assemblages in data sets from standard window-flight traps.

3. At both trap and plot levels, addition of an additional year or even an additional trap provided a 50% increase in the number of species detected (a 75% increase for rare species) and resulted in a different view of the assemblages. Adding two or three years of sampling gave twice as many species and resulted in assemblages that were 50% dissimilar. Increases in detection of species and the dissimilarity of assemblages was basically the same along a gradient of forest conditions, suggesting that changes in effort yield effects uncomplicated by forest condition.

4. At the forest level, year or trap replication provided smaller increases in species richness (31% and 25% respectively). Within-sites, distance measures in species composition between traps did not differ significantly when based on 1-year or 2-year data. Using 2-trap versus 1-trap plots changed the conclusions of comparative studies of stand types, based on species richness, in 25% of the cases.

5. Species detection was similarly increased by either year replication or trap replication. Our results highlight the significant role played by fine-scale patterns of habitat structure and inter-annual variation in determining catch numbers and structuring assemblages of saproxylic species.

Key-words: biodiversity; flight-interception trap; species richness; dissimilarity; replication

Introduction

Since recommendations by the European Council in 1988 on the preservation of forest biodiversity associated with dead-wood (Comité des Ministres, 1988a, 1988b), saproxylic organisms (a functional group that depends on dead or dying wood; Alexander, 2008) have been used in Europe (Nieto & Alexander, 2010) as bio-indicators of forest conservation value. They are also used as a tool to estimate the efficiency of forest conservation measures in several countries around the world (Grove, 2002b; Hammond et al., 2004; Lachat et al., 2006; Ohsawa, 2007). About 30% of European species that depend on forest habitats need deadwood to some extent to maintain populations (Stokland et al., 2004). Globally, the saproxylic biota is species rich (Grove, 2002a), but many species are threatened by loss and fragmentation of habitats with sufficient deadwood and veteran trees. Beetles account for a large proportion of saproxylic biodiversity (about 25% of the saproxylic species in Scandinavia, for example (Stokland et al., 2004), just behind fungi). Foresters and conservationists are paying more attention to them than to saproxylic Fungi or Diptera, for practical and ecological reasons. Many beetle species have high conservation value; 11% of species are considered as threatened at the European level (Nieto et al., 2010), and they are assumed to provide valuable information on the quality and continuity of woodland habitats (Grove, 2002b).

If saproxylic beetle diversity is to be used effectively as a management tool in forestry, we need more explicit knowledge about the efficiency of trapping strategies. A sound beetle sampling strategy should include attention to the following three main points: (i) choice of efficient and standardized method, (ii) timing of samples and (iii) the spatial framework. The second and third points will be focused below. Regarding the first point, window (flight interception) traps are widely employed for catching active flying saproxylic beetles (Økland, 1996; Wikars et al., 2005; Alinvi et al., 2006), since they are easy to replicate and standardize, and are thought to represent local saproxylic beetle communities that would be obtained more tediously with active or extraction methods such as bark peeling, deadwood beating and emergence trapping (Siitonen, 1994; Okland, 1996; McIntosh et al., 2001; Hyvärinen et al., 2006; Alinvi et al., 2006).

In most studies of saproxylic beetles, species richness (SR) estimates are commonly compared based on data from only on a single trapping year, but little is known about the errors involved. Martikainen & Kouki (2003) emphasized the importance of having large sample results (more than 200 species) when studying threatened species. Larger samples can be obtained by increasing the number of traps, by sampling for several years or by combining these two approaches. Using a variety of existing data from entomological

surveys based on multiple-trap plots in France and Belgium, we assessed the variation in species richness (SR-benefit) and species composition (evaluated in terms of Sorensen dissimilarity) of the saproxylic beetle assemblages caught with standard window traps (Brustel, 2004) when traps or years of sampling were added. The available data were limited in range (3 years, 2 traps per plot at most) but they cover a wide range of forest conditions. In this paper we address the following questions:

- How does an increase in local sampling effort (increasing the number of traps or yearly replication per plot) affect assessment of species richness and assemblage composition at the trap, plot and forest level?
- Does the influence of sampling effort on the quality of biodiversity data vary with forest conditions?
- What are the contributions of trap replication exclusively, year replication exclusively and the combination of trap and year replication to variation in estimates of specie richness?
- Does an increased local sampling effort affect the results of ecological comparisons between stand types at the forest level?

Materials and Methods

The Window Trap Dataset

For this work we used datasets about saproxylic beetles from several biodiversity surveys and ecological studies carried out from 1999 to 2010 by different French organizations (Institute for Engineering in Agriculture and Environment [Cemagref], National Forest Office [ONF], University of Toulouse-Purpan Engineering School [EIP], Office for Insects and their Environment [OPIE]) and DEMNA (Departement of Natural and Rural Environnement Monitoring) in Belgium.

We compiled only data originating from unbaited or ethanol-baited (Methylated spirit, 20%) window-traps (WT), suspended about 1.5m above the ground. The trap was the basic sampling unit; at most 2 traps, located about 20-60m apart, were grouped to represent captures from the same plot (i.e., the same forest stand). Plots were grouped in sites, which were forests or a cluster of close forests dedicated to the same research project. When several trapping years were available for a given plot, we included only data from consecutive years.

We divided the overall dataset into three subsets to analyze the effects of replication on saproxylic beetle diversity assessments (species richness and assemblage composition) after aggregating the data at three spatial scales (trap, plot and forest): (i) the Multi-Year-Trap set (MYT) at the trap level, to study the effects of year replication (one trap sampled over several years), (ii) the Multi-Trap-Plot set (MTP) at the plot level, to study the effects of

trap replication (two traps, i.e. one additional trap located near the first, and sampled one single year) and (iii) the Multi-Trap-Multi-Year-Plot set (MTMYP), at the trap and plot levels, to compare the relative effects of trap and year replications. We also analysed the consistency of the effects of trap or year replication over spatial scales, by upscaling from the trap/plot to the forest level on selected well-replicated sites.

In the so-called Multi-Year-Trap (MYT) subset, we selected sites in which plots had been sampled at the same place for two or three consecutive years. The MYT dataset contained 72 plots, for a total of 299 traps in 19 sites (Table 1). Six sites ($n \text{ traps} \geq 10$), with 239 traps in 50 plots were selected for analyses at the forest level (at least ten traps cumulated over the same forest; Table 3).

In the second data subset (Multi-Trap-Plot (MTP)) a basic plot consisted of two replicate traps, separated by about 20m (Bouget & Brustel, 2009) or 60m (in the ORLEANS and BELG-WAL datasets). The MTP dataset included 14 sites for 294 plots and 588 traps (Table 1). Eight sites ($n \text{ traps} \geq 10$), with 257 plots and 514 traps, were selected for analyses at the forest level (Table 3). In the BELG-WAL set, we considered only the first two traps in each plot, but the data provided by one of them during the second sampling year was analyzed as a new replicate. An independent analysis of trap replication from 1 to 8 traps using the Belgian set only would be too idiosyncratic, and weakened by the small sample size (22 plots only). At the multiple-plot forest level, we also studied whether trap replication influenced the significance, magnitude and direction of the faunistic differences between stand types. Environmental variables describing the stand type and required to answer a transversal ecological question (deadwood poor vs deadwood rich for example) were available on 8 sites only in the MTP set. We used these 8 sites to compare managed vs unmanaged stands (Auberive, Fontainebleau), deadwood-poor vs deadwood-rich stands (Rambouillet, BelgWal Year1, BelgWal Year2, Landes) and overmature vs mature stands (Tronçais, Coppices).

In the third data subset (Multi-Trap-Multi-Year-Plot (MTMYP)), we selected 2-trap 2-year plots from the MYT dataset. We excluded the third year for some sites, as a third trap per plot was not available (except for BELG-WAL). This set (called MTMYP) included 16 sites, 36 plots and 72 traps (Table 1). Samples available for this analysis were well distributed over the ecological forest gradients.

Environmental data

Three environmental factors and one methodological factor were used to describe trap features. The environmental variables qualifying trap location were: **forest type** (3 levels, *conifer*, *deciduous* and *mixed*), **altitudinal group** (two levels, *highland* and *lowland*, the reference altitude distinguishing the levels being 1,000 m above the sea level) and **climatic** (or biogeographic) **domain** (4 levels according to the ETCBD (2006), *alpine*, *atlantic*,

continental, continental-mediterranean). Data from alpine or Mediterranean regions were insufficient to provide rigorous tests. Use of bait in the trap (Methylated spirit, 20%), was the only methodological factor considered (2 levels, *ethanol-baited* and *unbaited*).

Beetle data

The beetle records from different sets first had to be harmonized, both with respect to nomenclature and saproxylic status. We chose to follow the French database FRISBEE developed by Bouget et al., (2008b). Only those records from families for which beetles were identified to the species level were used for the present analysis. These included Alleculidae; Anobiidae; Anthribidae; Biphylidae; Bostrichidae; Bothrideridae; Buprestidae; Cerambycidae; Cerophytidae; Cerylonidae; Ciidae; Cleridae; Cucujidae; Curculionidae (Scolytinae only); Elateridae; Endomychidae; Erotylidae; Eucnemidae; Histeridae; Laemophloeidae; Leiodidae; Lucanidae; Lycidae; Lymexylidae; Melandryidae; Monotomidae; Mycetophagidae; Nitidulidae; Nosodendridae; Oedemeridae; Phloeostichidae; Prostomidae; Pyrochroidae; Salpingidae; Scarabaeidae; Silvanidae; Sphindidae; Tenebrionidae; Tetratomidae; Trogidae; Trogossitidae; Zopheridae. Several beetle families not studied in a majority of the sets were excluded from our analyses: Aderidae, Alexiidae, Cantharidae, Clambidae, Corylophidae, Cryptophagidae, Dasytidae, Dermestidae, Eucinetidae, Latridiidae, Mordellidae, Ptiliidae, Scirtidae, Scaptiidae, Scydmaenidae, Sphaeritidae, Staphylinidae and Throscidae. A total of 643 saproxylic beetle species (507 common species (79%) and 136 rare species (21%)) were present in the studied datas. They belonged to 42 families (or sub-families).

We characterized each species with conservation value (at the country level) either as “common” (IP=1 or 2) or “rare” species (IP=3 or 4), following principles discussed by Brustel (2001) and the database FRISBEE (Bouget et al., 2008b). In this database, each species has a patrimoniality index (i.e conservation value) (IP), in other words its degree of geographic rarity in France, with four levels: (1) common and widely distributed species, (2) not abundant but widely distributed species, or only locally abundant species, (3) not abundant and only locally distributed species, (4) very rare species (known in less than 5 localities or in a single ‘county’ in France). The “all species” group contains both the “common” and the “rare” species.

Data analysis

As the abundance of beetles was not always available, we only considered beetle occurrence for our analyses. We calculated two major indices based strictly on presence-absence data: 1) the mean species richness benefit (SR-benefit) and 2) the mean assemblage dissimilarity between traps or years. We defined the SR-Benefit as the percentage increase in species added by a second trap or year, as follows:

$$\text{General formula: SR Benefit} = \frac{(\text{SR}_{(1+2)} - \text{SR}_i)}{\text{SR}_i} * 100$$

with i =year 1 or 2 (MYT subset), or trap1 or 2 (MTP subset). Mean percentages were calculated over plots, forests or years, depending on the comparison.

Mean assemblage dissimilarity was used to interpret the significance of the additional captures for understanding the assemblages. The assemblage dissimilarity between plots or years was calculated as the Jaccard-Dice-Sorensen index (Oksanen et al., 2011).

To test the influence of environmental characteristics and use of bait in the traps on the species richness benefit, we fit generalized linear mixed models (GLMER) (Bolker et al., 2009), assuming a binomial distribution, with site and plot as random factors and including an observation-specific random intercept to account for possible overdispersion (Elston et al., 2001). We tested the significance of effects by comparing factorial models and a null model with a Likelihood Ratio Test (LRT). A Tukey multiple-comparison test was carried out to identify where the differences occurred. We set the significant value of the LRT at 0.01% in order to limit type II errors.

In the MYT within-site between-trap level analyses, we tested the effects of different combinations of 1-year, 2-year and 3-year sampling designs on SR-benefit and dissimilarity: a second sampling year after the first one (SR-Benefit A), a third sampling year after two first consecutive sampling years (SR-Benefit B), two additional sampling years after a single first one (SR-Benefit C).

In the same way, the dissimilarity value was calculated among first-year and second-year or third-year samples. Dissimilarity analyses were always conducted with assemblages composed of all species; a potential more restricted analysis of rare species assemblages was not useful due to the small proportion of rare species in our data. The same testing strategy as for SR-benefit was applied for dissimilarity. At the forest level, we only considered the first two years of sampling to calculate the difference in species richness between one and two sampling years (see general formula): with SR = Specific Richness and $y(i)$ = year of sampling 1 or 2.

We used Mantel tests (method=Spearman, 999 permutations) to test whether within-site between-trap distance matrices based respectively on one- or two-year data were correlated.

We compared the effect of additional traps within sites, in terms of SR-benefit and dissimilarity values during single years between 1- and 2-trap plots (SR = Specific Richness; $t(n)$ = trap number) [Possible combinations for each plot: $\text{SR}_{t1} \sim \text{SR}_{t(1+2)}$; $\text{SR}_{t2} \sim \text{SR}_{t(1+2)}$].

The effects of methodological and environmental factors were tested with a GLMER, assuming a Gaussian distribution with a log + 1 transformation of the raw data. The model was fit with site as a random factor. The dissimilarity value was computed between 1-trap and 2-trap plots. The same testing strategy as for SR-benefit was applied for dissimilarity (See the general formula, with SR = Specific Richness and t(i) = trap number 1 or 2). We used Mantel statistics on 1-trap or 2-trap data to test whether the distance measures in species composition between traps (i.e. assemblage dissimilarity) was influenced by the number of traps per plot.

To evaluate the contribution of each replication mode (trap or year) to total species richness, we partitioned the increase in richness observed in the MTMYP dataset into 'exclusive' (species contacted by one mode of replication only) and 'interactive' (species contacted by both modes of replication) effects of trap or year replication by a method adapted from Alatalo & Alatalo (1977). We used relativized calculations, i.e. relative number of additional species in comparison to data from single traps and years.

At the forest level, we compared species richness (only the "all species" group) between two stand types A and B, estimated with 1 or 2 traps per plot. Species richness was assessed using the order-1 Chao richness estimator corrected for bias (Colwell 1997) with 100 sample randomizations to calculate SD. The species richness difference was:

$$\text{Species richness difference} = \frac{(RS_B - RS_A)}{RS_A} * 100$$

with RS_A and RS_B being order-1 Chao estimators of the species richness in the A and B stand types respectively. We observed whether the A-B dissimilarity values (+/- SD) computed for 1-trap or 2-trap plots overlapped.

All statistical analyses were conducted using EstimateS (Colwell, 1997) and R (R Development Core Team, 2010) with the lme4 (Bates et al., 2011), mgcv (Wood, 2008), mvtnorm (Genz et al., 2011), multcomp (Hothorn et al., 2008) and vegan (Oksanen et al., 2011) packages.

Results

Effects of year replication on beetle diversity assessments at trap and forest levels

The MYT trap level dataset included 517 species (417 common species (81%) and 100 rare species (19%)). At the trap level, adding a second year of sampling gave an average SR-benefit value of +53% (Fig. 1) and average dissimilarity of assemblages between paired 1-year and 2-year designs was 36% (Fig. 2). At the forest level, using a second year of

sampling increased species richness by +31%. The average Mantel correlation between the within-site distance matrices of one- and two-year data was nonetheless 65%, and significant in all cases studied. Within-site between-trap distance matrices based respectively on 1-year or 2-year data therefore did not differ (Table 3).

Including year to year variation led to notable increases in understanding of biodiversity. Overall, the number of species detected after 3 years of sampling was almost twice as large as the number of species after trapping only for one year (+88%) (Fig. 1). The 3-year assemblages were almost half as dissimilar as the 1-year assemblages ($D = 47\%$; Fig. 2). At the trap level, adding a third year after two years of sampling provided only an average SR benefit value of +27% (Fig. 1). Assemblages based on 3 years of data were only 20% dissimilar to those from 2 years of collecting.

The SR-benefit values for common species were similar to those calculated for the whole assemblage. However, these were much higher for the group of rare species only: +63% from a 1-year design to a 2-year design and even +112% from a 1-year design to a 3-year design (Fig. 1). Benefit values were much more variable for rare species only (the confidence interval was wider; Fig. 1).

At the trap level, we did not observe any effect of forest type, climatic domain, altitudinal group, or baiting status on of SR-benefit or assemblage dissimilarity in any analysis.

Effects of trap replication on beetle diversity assessments at trap and forest levels

The MTP plot level dataset included 511 species (417 common species (82%) and 94 rare species (18%)). Using two traps/plot provided an average SR-benefit value of +48% in comparison to using one trap/plot (Fig. 1). This value was similar for analysis of common species only (+46%) but was much higher for data about rare species (+78%). Average assemblage dissimilarity between designs with paired 1-trap and 2-trap plots was 33% (Fig. 2). At the forest level, two-trap plots provided 25% more species on average than one-trap plots. Nonetheless, the average Mantel correlation value between the within-site distance matrices of one- and two-trap plots was 0.66 and was consistently significant (Table 3).

As for the analysis of MYTs, we did not find any relationship between SR benefit or assemblage dissimilarity that could be related to forest type, climatic domain or altitudinal group, or related to trap bait.

Comparative effects of trap and year replication on beetle diversity assessments at trap and forest levels

On average, sampling designs with two traps per plot or two sampling years, returned more species and effects of an additional trap or an additional year were similar (Fig. 3). The relative increase in richness due to trap replication exclusively was about 48%, whereas the increase due to year replication exclusively was 53%. However, the increase reflected in both approaches to replication was much lower for common species (17% on average). These effects were caused mostly by additions of rare species in the catches (Fig. 3); the increase due to addition of a single trap was 43.8% and the increase due to a second year of data was similar at about 44.7%. In contrast to results above for common species, increases in rare species were more commonly seen in both kinds of replication (40.8%) (Fig. 3). The increase was indeed explainable by trap replication exclusively, by year replication exclusively and by both replication modes redundantly. However, the relative increase in the number of rare species was highly variable.

Effect of trap replication on ecological comparisons of stand types

In all datasets, assemblages from the stand types compared (i.e., managed/unmanaged, deadwood poor/rich, mature/overmature) were less dissimilar with two traps (68% on average) compared with one trap per plot (73%); however, these dissimilarity values (+/- SD) always overlapped. On average, over the eight cases studied, the difference in species richness between the two stand types was similar using 1-trap or 2-trap plots (ca 20% as absolute values in both cases). The magnitude of this difference between two- and one-trap plots depended on the case. No significant changes in the direction (A>B or B>A) of the difference between stand types was observed using 1-trap or 2-trap plots. However, in terms of estimated species richness, two comparisons gave significant A-B differences with 2-trap plots only (Table 4). The only significant A-B difference found with 1-trap plots remained significant using data from 2-trap plots.

Discussion

Replication and species richness estimates

From our results, adding both traps and years to studies of saproxylic beetle assemblages dramatically increased the number of beetle species collected at either the plot or the forest level. On average, at the plot level, adding both an additional year and an additional trap provided a 50% increase in the number of detected species. The impact was more striking for rare species with a 75% increase in the number of species. On average assemblages based on fewer traps and years were 35% dissimilar to those with more extensive samples. At the

forest level, either year or trap replication provided a lesser increase in species richness (31% and 25%, respectively). Species detection was similarly increased by either year replication or trap replication (one to two traps).

Despite large differences in species detection, ecological studies that ask functional questions about general effects of various treatments or management strategies may not be deeply affected although the magnitude of differences may be considerably underestimated. The problem comes, however, to those who want to monitor biodiversity as a conservation measure. They are limited by the efficiency of sampling schemes and the extent to which possible approaches provide sufficient data (especially on rare species).

Temporal consistency and yearly variations

Our results support the findings of White et al. (2006) about the importance of considering the yearly variation in species assemblages when estimating species richness and assemblage characteristics.

Increases in species number or contrasts in assemblage composition were driven more by rare than by common species. Similarly, Martikainen & Kaila (2004) showed that rare species richness varies greatly between years and does not vary synchronously among forests. During a 10-year study, they observed a low between-year dissimilarity for common species (about 20 – 30%) but a higher between-year dissimilarity for rare species. They showed that most of the common species observed over a 10-year sampling period had already been sampled in the first three years. In our study, successively adding a second or a third sampling year (compared with one year only) gave 50% dissimilar assemblages, twice the number of species and 112% more rare species at the trap level. Even at the forest level, a 1-year replication provided a 31% increase in species richness.

Inter-annual variation of saproxylic beetle assemblages is driven by several processes: beetle density and flight activity (Nageleisen & Bouget, 2009), meteorological variations (Williams, 1940; Rink & Sinsch, 2007), multi-year developmental cycles, variation in average reproductive activity and in the proportion of reproducing individuals driven by food availability and/or weather factors, and finally, yearly variations in predator effects on prey populations (Turchin, 1999). These sources of variation are well appreciated for ground beetles (e.g. Heyborne et al., 2003; Irmiler, 2003; Klenner, 1989; Niemelä et al., 1992; Scott & Anderson 2003) and also for saproxylic beetles (Ranius 2001; Martikainen & Kouki, 2003). These variations lead to a “time-dependent species accumulation”. A multiple-year sampling strategy reduces the influence of between-year variations on data quality (Martikainen & Kaila, 2004).

Between-trap within-plot variations

Small-scale variation in microclimatic conditions, habitat and microhabitat distribution patterns among plots may lead to between-trap variation in beetle catches. The influence of small-scale heterogeneity in beetle habitats on trap catches have already been shown in pitfall trap data for carabid beetles (Niemelä et al., 1986; Niemelä & Spence, 1994, Desender & Pollet, 1998, Brose, 2002;). The importance of the immediate surroundings on catches of freely hanging flight intercept traps has also been demonstrated (Sverdrup-Thygeson & Birkemoe 2008). Our data showed significant assemblage dissimilarity between catches of two traps located only about 20m apart in the same stand. Our results therefore strengthen the hypothesis that fine-scale patterns of habitat structure could play an important role in trap catches. Though traps may be located close together, data will differ depending on whether or not they are in flight corridors, near rich microhabitats, or in open or closed spots.

At a larger spatial scale (i.e a forest), the SR-benefit associated with trap replication appears to decrease; its value at the forest level is halved compared to the value at the local plot level (site = 25% and plot = 50%). Nonetheless, results of research projects at the forest level may be affected to some extent by trap replication. For example, trap replication strengthened some previously insignificant trends in our study. Simply doubling the number traps per plot changed the results for ecological comparisons of species richness in 25% of the cases studied. However, the comparison of assemblages in the selected stand types did not differ significantly among 1-trap or 2-trap plots.

The influence of other criteria defining the spatial pattern of the plot design (trap layout and spacing) may be studied.

Sampling rare species

Sampling rare species is especially challenging since they represent only a small part of the total number of species caught (Mc Ardle, 1990), around 20% in our data. Unlike some authors (Niemelä et al., 1990; Novotny & Basset, 2000; Grove, 2002b) who define rare species as those poorly represented in their samples, we followed Martikainen & Kaila (2004) and *a priori* defined as rare those species listed as such in reliable databases (the French FRISBEE database in our case; Bouget et al., 2008b).

In our results, at the plot level, all SR benefits associated with year replication were significantly higher for rare than for common species. Moreover, the annual SR benefit remains high (+73% of rare species from 1-year to 2-year replicates, +38% of rare species from 2-year to 3-year replicates) throughout a 3-year sampling period. Besides, Martikainen & Kaila (2004) demonstrated that the annual number of detected rare species is constant

throughout a 10-year sampling period. A multi-year study would therefore be particularly valuable to detect a large amount of rare species. Martikainen & Kouki (2003) and Martikainen & Kaila (2004) observed that catches of rare species in small samples is random and that between-site comparisons based on such limited data do not provide very useful results.

In our study, year or trap replication provided an equivalent +75% increase in the number of detected rare species at the plot level. Hedgren & Weslien (2008) showed that selective trap placement (near well-known rich microhabitats) was a more efficient way to catch rare species than random trap placement. In our data, even if adding a second trap per plot is supposed to sample a wider range of microhabitats at the plot scale, the relative and net increase in rare species detection with an additional trap was not higher than with an additional sampling year. Data from a second sampling year accounts for between-year variation in rare beetle species density and activity.

Practical recommendations for saproxylic beetle diversity surveys

Given the high between-trap variation in species number and composition within plots, we recommend that ecological comparisons in species richness should be made at the plot and not at the trap level.

Our effort to partition the effects on increase in species richness suggests that an extra trap had a similar effect to an extra year. However, yearly replication will accommodate mainly inter-annual variation in species occurrences, and trap replication will most likely accommodate microhabitat variation (Hedgren & Weslien 2008). In fact, the additional species differed between spatial and temporal replication. For common species, the gross effect of sampling replication (both trap and year) was significantly lower than the trap or the year replication effect. In other words, the specific effect on catches of either yearly variation or small-scale habitat heterogeneity was stronger than a raw replication effect (whatever the mode). For rare species, however, the interactive effect of trap and year replication on the increase in species richness was as important as exclusive effects of trap or year replication. As previously suggested by Martikainen & Kaila (2004), the raw effect of replication therefore appears to be more important for rare species.

A complete comparison of relative benefits of these two replication approaches should take costs into account. On average, field work accounts for only 20% of the working time for data collection in a monitoring or research program, while the remaining 80% is sorting and identification lab work (Bouget 2009). However, this feature depends strongly on the spatial extent of the program because field costs indeed grow higher as the spatial scale of programs increases. Thus, trap replication is recommended in large-scale programs, mainly

for economic reasons. The required sampling strategy should obviously take into account space and time constraints dependent on the objectives of the sampling program (analysis of environment-biodiversity relationships, long-term monitoring, intensive inventory...).

Power analyses are needed to better define the minimum number of traps per plot required to be able to detect at least 5% differences between two groups of plots. Similarly, at the forest level, it would be useful to better understand the minimum number of plots required to compare two groups of sites. In order to detect most common species in a site, Martikainen & Kaila (2004) suggested using at least 20 traps during one single year. Plots containing a larger number of traps are required to properly study the sample-dependent species accumulation rate.

Conclusion and perspectives

Our analyses were based on existing data from France and Belgium after compiling them in a way that permitted comparison. Significant benefits of replication were demonstrated despite a narrow range of year or trap replication. Slight variation in sampling effort (adding trap or year) deeply affected the quality of biodiversity data.

Further studies about relationships between sampling effort and catch characteristics based on a broader range of raw data (longer time series, denser sampling plots) will be useful to suggest practical guidelines for sampling strategies used in monitoring schemes. A longer time frame for studies explicitly designed to support this kind of analysis would facilitate better analysis of time-dependent species accumulation rates. In addition, long-term studies would allow us to better understand inter-annual fluctuations in assemblage composition (Kozlov et al., 2010) and the impacts of global patterns of increasing or decreasing populations (Conrad et al., 2004; Salama et al., 2007), especially under the influence of climate change.

Unfortunately, long-term, large-scale intensive insect sampling designs are scarce despite their obvious relevance to effective biological conservation and efficient biodiversity monitoring. The collection of such data is currently limited by financial constraints, a lack of qualified personnel or by institutional changes in research orientations (Jackson & Füreder 2006). We hope our study on the better understanding of sampling methods for saproxylic beetles provides or improves existing tools to help design cost-effective biodiversity monitoring schemes.

Acknowledgements

We thank Frederic Gosselin for his help with data analysis and for helpful comments on the first drafts of the paper, Pavel Sebek for his contribution to data compiling, and Bruno

Meriguet (OPIE), Olivier Rose, Thomas Barnouin, Fabien Soldati, Thierry Noblecourt, Hervé Brustel, Lionel Valladares (EIP), Benoit Nusillard and Carl Moliard (irstea) for data collection. We are indebted to J. Spence and two anonymous reviewers for their useful comments on an earlier version of the manuscript. We also thank Vicki Moore for checking and improving our written English.

References

- Alatalo, R.V. & Alatalo, R.H. (1977) Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology*, **58**, 900-906
- Alexander, K. (2008) Tree biology and saproxylic coleoptera: issues of definitions and conservation language. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **63**, 1-7.
- Alinvi, O., Ball, J.P., Danell, K., Hjältén, J. & Pettersson, R.B. (2006) 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.
- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2011) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-39. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 127-135.
- Bouget, C. (2009) Levels of taxonomic resolution in forest entomology studies: needs, contingencies and perspectives. *Mémoires de la Société Entomologique de France*, **8**, 75 – 80 (in French)
- Bouget, C. & Brustel, H. (2009) *Chapter 4: Target Insect groupes in temperate forests, II - Saproxylic Coleoptera*, pp. 100-111. In: Nageleisen, L.M. & Bouget, C. (eds), *Forest insect studies: Methods and Techniques. Key considerations for standardisation. An overview of the reflections of the "Entomological Forest Inventories" working group (Inv.Ent.For)*. Les Dossiers Forestiers vol. 19, Office National des Forêts, Paris.
- Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., & Valladares, L. (2009) Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: the effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. *Agricultural Forest and Entomology*, **11**, 143-152.
- Bouget, C., Brustel, H. & Zagatti, P. (2008b) The French information system on saproxylic beetle ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Revue d'Ecologie (suite de La Terre et la Vie)* suppt, **10**, 33 – 36 (online database available at <http://frisbee.nogent.cemagref.fr/index.php/en/>)

- Bowden, D.C., White, G.C. & Bartmann, R.M. (2000) Optimal allocation of sampling effort for monitoring a harvested mule deer population. *Journal of Wildlife Management*, **64**, 1013-1024.
- Brose, U. (2002) Estimating species richness of pitfall catches by non-parametric estimators. *Pedobiologia*, **46**, 101-107.
- Brustel, H. (2001) Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. Ph.D. dissertation, University of Toulouse, Institut National Polytechnique, Toulouse.
- Brustel, H. (2004) "Polytrap™" a window flight trap for saproxylic beetles, In 3rd Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles. Riga/Latvia.
- Colwell, R.K. (1997) EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. User's guide and application. University of Connecticut, Storrs, Connecticut. Available from <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS> (accessed November 2011).
- Comité des Ministres. (1988a) Recommandation N° R (88) 10 du Comité des Ministres aux états Membres pour la Conservation des Organismes Saproxyliques et leurs Biotopes (adoptée par le Comité des Ministres le 13 juin 1988, lors de la 418e réunion des Délégués des Ministres).
- Comité des Ministres. (1988b) Recommandation N° R (88) 11 du Comité des Ministres aux états Membres pour la Conservation des Organismes Saproxyliques et leurs Biotopes (adoptée par le Comité des Ministres le 13 juin 1988, lors de la 418e réunion des Délégués des Ministres).
- Conrad, K.F., Woiwod, I.P., Parsons, M., Fox, R. & Warren, M.S. (2004) Long-term population trends in widespread British moths. *Journal of Insect Conservation*, **8**, 119-136.
- Desender, K. & Pollet, M. (1988) Sampling pasture carabids with pitfalls: evaluation of species richness and precision. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, **53**, 1109-1117.
- Djupström, L.B., Weslien, J. & Scroeder, L.M. (2008) Dead wood and saproxylic beetles in set-aside and non set-aside forests in a boreal region. *Forest Ecology and Management*, **255**, 3340-3350.
- Elston, D.A., Moss, R., Boulinier, T., Arrowsmith, C. & Lambin, X. (2001) Analysis of aggregation, a worked example: numbers of ticks on red grouse chick. *Parasitology*, **122**, 563-569.
- ETCB (European Topic Centre on Biological Diversity). (2006) The indicative map of European biogeographical regions: methodology and development. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

- Genz, A., Bretz, F., Miwa, T., Mi, X., Leisch, F., Scheipl, F. & Hothorn, T. (2011) mvtnorm: Multivariate Normal and t Distributions. R package version 0.9-96. URL <http://CRAN.R-project.org/package=mvtnorm>
- Grove, S.J., (2002a) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 1-23.
- Grove, S.J. (2002b) The influence of forest management history on the integrity of the saproxylic beetle fauna in an Australian lowland tropical rainforest. *Biological Conservation*, **104**, 149-171.
- Hammond, J.H.E., Langor, D.W. & Spence J.R. (2004) Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 1-19.
- Hedgren, O. & Weslien, J. (2008) Detecting Rare Species with Random or Subjective Sampling: a Case Study of Red-Listed Saproxylic Beetles in Boreal Sweden. *Conservation Biology*, **22**, 212-215.
- Heyborne, W.H., Miller, J.C. & Parsons, G.L. (2003) Ground dwelling beetles and forest vegetation change over a 17-year-period, in western Oregon, USA. *Forest Ecology and Management*, **179**, 123-134.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, **50**, 346-363.
- Hyvärinen, E., Kouki, J. & Martikainen, P. (2006) A comparison of three trapping methods used to survey forest-dwelling Coleoptera. *Eurasian Journal of Entomology*, **103**, 397-407.
- Irmiler, U. (2003) The spatial and temporal pattern of carabid beetles on arable fields in northern Germany (Schleswig-Holstein) and their value as ecological indicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **98**, 141-151.
- Jackson, J.K. & Füreder, L. (2006) Long-term studies of freshwater macroinvertebrates: a review of the frequency, duration and ecological significance. *Freshwater Biology*, **51**, 591-603.
- Jian, F., Larson, R., Jayas, D.S. & White, N.D.G. (2011) Evaluation of sampling units and sampling plans for adults of *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptea: Laemophloeidae) in stored wheat under different temperatures, moisture contents, and adult densities. *Journal of Stored Products Research*, **47**, 334-340.
- Judas, M., Dornieden K. & Strothmann U.. Distribution patterns of carabid beetle species at the landscape-level. *Journal of Biogeography*, **29**, 491-508.
- Klenner, M. (1989) Überlebenstrategien einer stenotopen Waldart : Untersuchungen zur Dynalik einer westfälischen *Carabus auronitens* Population (Coleoptera, Carabidae). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, **18**, 781-791.

- Kozlov, M.V., Hunter, M.D., Koponen, S., Kouki, J., Niemelä, J. & Price, P.W. (2010) Diverse population trajectories among coexisting species of subarctic forest moths. *Population Ecology*, **52**, 295-305.
- 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.
- Lilja, J., Ridley, T., Cronkite, G.M.W., Enzenhofer, H.J. & Holmes, J.A. (2008) Optimizing sampling effort within a systematic design for estimating abundant escapement of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in their natal river. *Fisheries Research*, **90**, 118-127.
- Magurran, A.E. (2008) Diversity Over Time. *Folia Geobotanica*, **43**, 319-327.
- Martikainen, P. & Kouki, J. (2003) Sampling the rarest: threatened beetles in boreal forest biodiversity inventories. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 1815-1831.
- Martikainen, P. & Kaila, L. (2004) Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biological Conservation*, **120**, 175-185.
- McArdle, B.A. (1990) When are rare species not there? *Oikos*, **57**, 276-277.
- McGlennon, D., & Kinloch, M.A. (1997) Evaluation of the bus-route creel survey method in a large Australian marine recreational fishery II. Pilot surveys and optimal sampling allocation. *Fisheries Research*, **33**, 89-99.
- McIntosh, R.L., Katinic, P.J., Allison, J.D., Borde, J.H. & Downey, D.L. (2001) Comparative efficacy of five types of trap for woodborers in the Cerambycidae, Buprestidae and Siricidae. *Agricultural and Forest Entomology*, **3**, 113-120.
- Nageleisen, L.M., & Bouget, C. (2009) *Forest insect studies: methods and techniques. Key considerations for standardisation. An overview of the reflexions of the "Entomological Forest Inventories" working group (Inv.Ent.For)*. Les dossiers forestiers n°19 Office National des Forêts, Paris.
- Niemelä, J.K. & J.R. Spence. (1994) Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera): spatial scale and the concept of communities. *Ecography* **17**:166-175.
- Niemelä, J., Halme, E. & Haila, Y. (1990) Balancing sampling effort in pitfall trapping of carabid beetles. *Entomologica Fennica*, **1**: 233-238.
- Niemelä, J., Halme, E., Pajunen, T. & Haila, Y. (1986) Sampling spiders and carabid beetles with pitfall traps: the effect of increased sampling effort. *Annales Entomologici Fennici*, **52**, 109-111.
- Niemelä, J., Spence, J.R. & Spence, D.H. (1992) Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in central Alberta. *Canadian Entomologist*, **124**, 521-540.

- Nieto, A. & Alexander, K.N.A. (2010) European Red List of Saproxyllic Beetles., Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- Novotny, V. & Basset, Y. (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, **89**, 564-572.
- Ohsawa, M. (2007) The role of isolated old oak trees in maintaining beetle diversity within larch plantations in the central mountainous region of Japan. *Forest Ecology and Management*, **250**, 215-226.
- Okland, B. (1996) A comparison of three methods of trapping saproxyllic beetles. *Eurasian Journal of Entomology*, **9**, 195-209.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Pierre Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R. B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens M.H.H., & Wagner, H., (2011) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paulian, R. & Baraud, J. (1982) *Faune des Coléoptères de France. II Lucanoidea et Scarabaeoidea*, Encyclopédie Entomologique, XLIII, 478 p. Lechevalier, Paris.
- R Development Core Team. (2010) 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. (2001) Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia*, **126**, 208–215.
- Rink, M. & Sinsch, U. (2007) Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles: implications for conservation. *Journal of Zoology*, **272**, 235-243.
- Rowan, D.J., Rasmussen, J.B. & Kalff, J. (1995) Optimal allocation of sampling effort in lake sediment studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 2146-2158.
- Salama, N.K.G., Knowler, J.T. & Adams, C.E. (2007) Increasing abundance and diversity in the moth assemblage of east Loch Lomondside, Scotland over a 35 year period. *Journal of Insect Conservation*, **11**, 151-156.
- Scott, W.A. & Anderson R. (2003) Temporal and spatial variation in carabid assemblages from the United Kingdom Environmental Change Network. *Biological Conservation*, **110**, 197-210.
- Siitonen, J. (1994) Decaying wood and saproxyllic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici*, **31**, 89-95.
- Stokland, J., Tomter, S. & Söderberg, U. (2004) Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. pp. 207-226 In Marchetti, M. (ed.), Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - From ideas to operationality, EFI workshop, 12 to 15 Novembre 2003, Firenze, Italy.
- Subramanyam, B., Hagstrum, D.W., Meagher, R.L., Burkness, E.C., Hutchison, W.D. & Naranjo, S.E. (1997) Development and Evaluation of Sequential Sampling Plans for

- Cryptolestes ferrugineus* (Stephens) (Coleoptera: Cucujidae) Infesting Farm-stored Wheat. *Journal of Stored Products Research*, **33**, 321-329.
- Sverdrup-Thygeson, A. & Birkemoe, T. (2008) What window traps can tell us: effect of placement, forest openness and beetle reproduction in retention trees. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 183-191.
- Turchin, P., Taylor, A.D. & Reeve, J.D. (1999) Population Cycles of a Forest Insect: An Experimental Test. *Science*, **285**, 1068-1071.
- White, E.P., Adler, P.B., Lauenroth, W.K., Gill, R.A., Greenberg, D., Kaufman, D.M., Rassweiler, A., Rusak, J.A., Smith, M.D., Steinbeck, J.R., Waide, R.B. & Yao, J. (2006) A comparison of the species-time relationship across ecosystems and taxonomic groups. *Oikos*, **112**, 185-195.
- Wikars, L.O., Sahlin, E., Ranius, T. (2005) A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. *Canadian Entomologist*, **137**, 304-324.
- Williams, C. (1940) An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part 2. The effect of weather conditions on insect activity; and the estimation and forecasting of changes in the insect population. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **90**, 227-306.
- Wood, S.N. (2008) Fast stable direct fitting and smoothness selection for generalized additive models. *Journal of the Royal Statistical Society B*, **70**, 495-518.

Table 1. Summary of the dataset used for analyses. * denotes sites used to compare the number of additional species collected by a second trap in 1-year plots or by a second year of running one trap in 2-year plots. The number of plots used for multi-year comparisons is given between brackets in the “Plot” column. MYT=Multi-Year Traps, MTP=Multi-Trap Plots

Dataset	Site	Number of sampling years	Number of species	Number of traps	Number of plots
MYT	BALLONS-COMTOIS*	3	135	12	6(6)
MYT	BANNES*	2	101	4	2(2)
MYT	BELG-WAL	2	116	176	22
MYT	CHALMESSIN*	3	106	4	2(2)
MYT	CHAUMES*	2	47	4	2(2)
MYT	COURNEUVE	2	85	10	2
MYT	FONTBLEAU-OPIE*	2	77	2	1(1)
MYT	HAUTE-MEURTHE*	3	134	4	2(2)
MYT	HAUTS-DE-SEINE*	2	148	16	5(2)
MYT	JUJOLS*	2	78	2	1(1)
MYT	KERTOFF*	3	82	2	1(1)
MYT	LARCHANT-MARAIS*	2	102	4	2(2)
MYT	LOZERE*	2	201	16	10(6)
MYT	MANTET*	2	38	4	2(2)
MYT	RNVA*	3	85	2	1(1)
MYT	SAUSSET	2	105	25	5
MYT	TOURBIERE-CHARMES*	2	62	4	2(2)
MYT	TRONCAIS-ONF*	3	162	6	3(3)
MYT	VAUHALAISE*	2	47	2	1(1)
MTP	AUBERIVE	1	146	48	24
MTP	BELG-WAL	2	81	44	22
MTP	BRIE	1	112	28	14
MTP	CAYLUS	1	93	4	2
MTP	CHAUX-REGIX	1	57	6	3
MTP	EAST-FRANCE	1	210	58	29
MTP	FONTAINEBLEAU	1	188	50	25
MTP	LANDES	1	210	104	52
MTP	ORLEANS	1	125	42	21
MTP	ORLEANS-REGIX	1	95	6	3
MTP	RAMBOUILLET	1	265	120	60
MTP	TRONCAIS-CEM	1	190	62	31
MTP	VENTRON	1	52	16	8

Table 2. Number of traps in MYT and MTP datasets for each ecological studied factor (* = This category was not considered due to its low number of replicates)
 MYT=Multi-Year Traps, MTP=Multi-Trap Plots

Environmental/methodological factors		Number of traps	
Factor	Category	MYT	MTP
Forest type	Conifer	11	89
	Deciduous	250	459
	Mixed	38	40
Altitude	Highland	44	16
	Lowland	255	572
Climatic domain	Alpine*	6	0
	Atlantic	57	360
	Continental	220	228
	Continental mediterranean*	/ 16	0
Bait	Alcohol-baited	82	32
	No	217	556

Table 3: Effect of sampling effort per plot (number traps/years) on species richness and assemblage composition at particular sites. The mean species richness benefit index (SR-Benefit) (see text) between traps (MTP) or years (MYT) was used to measure the increase in species number caught by one additional trap or year, respectively. Mantel tests (999 permutations) assess whether within-site between-trap Sørensen distance matrices based respectively on single traps/years were correlated with data that included another trap or year, respectively. MYT=Multi-Year Traps, MTP=Multi-Trap Plots; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Number of traps between brackets is the total number of traps per site.

Sites	Comparison between 1 and 2 (years per trap or traps per plot)				
	Number of plots (traps)	SR-Benefit	Mean Mantel statistics r (1 vs 1+2)	Mean Mantel statistics r (2 vs 1+2)	
MYT	Ballons Comtois	6(12)	24.10%	0.78***	0.47***
	Belg-Wal	22(176)	20.21%	0.59***	0.57***
	Courneuve	2(10)	40.50%	0.60***	0.28*
	Hauts-de-Seine	5(16)	35.16%	0.52***	0.60***
	Lozère	10(16)	29.06%	0.86***	0.89***
	Sausset	5(25)	40.94%	0.80***	0.78***
	mean		31.66%	0.69	0.60
MTP	Auberive	24(48)	30.94%	0.64***	0.55***
	Belg-Wal	22(44)	33.88%	0.58***	0.62***
	Brie	14(28)	24.44%	0.79***	0.57**
	Coppices (=East France)	29(58)	23.89%	0.71***	0.73***
	Fontainebleau	25(50)	24.50%	0.71***	0.68***
	Rambouillet	60(120)	27.27%	0.67***	0.65***
	Landes	52(104)	15.72%	0.81***	0.84***
	Tronçais-CEM	31(62)	19.87%	0.34***	0.60***
mean		25.06%	0.66	0.66	

Table 4: Effects of sampling effort per plot (number of traps) on faunistic comparisons of different stand types. (*) if Chao1 estimators of species richness in forest categories A and B did not overlap, (ns) if they overlapped; (¶) if So rensen dissimilarity values (+/- SD) between forest categories A and B with 2 traps compared to 1 trap per plot did not overlap. Difference in species richness (order-1 Chao estimators) was calculated as the percentage of supplementary species in the B compared with the A stand type. Plots were considered to be deadwood-rich, using the following thresholds: 30 m³/ha in the Rambouillet oak forest and in the Belgian oak-beech forests, and 20 m³/ha in the French Landes pine forest. Mature high forests were 150-175 years old, overmature high forests were more than 200 years old (Tronçais); mature coppices were 25-30 years old, whereas overmature coppices were 70-80 years old (Coppices). The number of traps between brackets is the total number of traps per site.

Stand type	Forests	Number of plots (traps)	Comparison between A-B stand types			
			Species richness difference	Assemblage [A-B] dissimilarity	Species richness difference	Assemblage [A-B] dissimilarity
A=managed	Auberive	24(42)	10% ^{ns}	71.30%	13% ^{ns}	65.40%
B=reserve	Fontainebleau	25(50)	-25% ^{ns}	78.80%	-27%*	73.12%
A=deadwood-poor	Rambouillet	60(120)	23% ^{ns}	66.97%	6% ^{ns}	61.41%
	Landes	52(104)	-1% ^{ns}	77.96%	-30%*	73.27%
B=deadwood-rich	BelgWal Year1	22(44)	34% ^{ns}	75.28%	10% ^{ns}	70.33%
	BelgWal Year2	22(44)	-12% ^{ns}	82.15%	23% ^{ns}	76.52%
A=mature	Coppices (Eastern France)	29(58)	36%*	64.73%	41%*	62.79%
B=overmature	Tronçais-CEM	31(62)	-20% ^{ns}	68.49%	6% ^{ns}	62.49%
	mean		 20.1% 	73%	 19.5% 	68%

Figure1. Mean SR-Benefit values between traps (MTP) or years (MYT) for “all species”, “common species” and “rare species”. The mean species richness benefit index (SR-benefit) is the increase in species number caught by one supplementary trap or year, compared as a percentage with one single trap or one single year, respectively.

In the MYT between year analyses, we tested the effects of different combinations of 1-year, 2-year and 3-year sampling designs on SR-benefit: a second sampling year after the first one (SR-Benefit A), a third sampling year after two first consecutive sampling years (SR-Benefit B), two supplementary sampling years after a single first one (SR-Benefit C). Error bars represent the 95% confidence intervals. MYT=Multi-Year-Trap, MTP=Multi-Trap-Plot

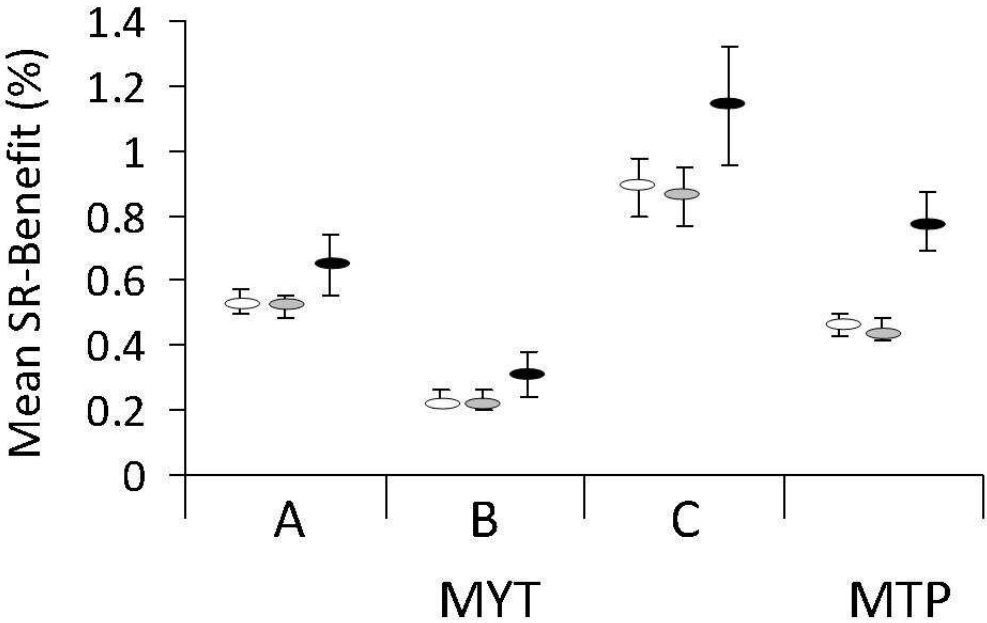


Figure 2. Mean Sørensen dissimilarity between traps (MTP) or years (MYT) for “all species”. The mean dissimilarity is the difference in species composition between assemblages caught by one single trap or one single year and assemblages caught by two traps or additional years. In the MYT between year analyses, we assessed the dissimilarity between assemblages caught with different combinations of 1-year, 2-year and 3-year sampling designs: a second sampling year after the first one (dissimA), a third sampling year after two first consecutive sampling years (dissimB), two supplementary sampling years after a single first one (dissimC). In the MTP between trap analyses, “dissim” is defined as the dissimilarity between assemblages caught by one or two traps. Error bars represent the 95% confidence intervals

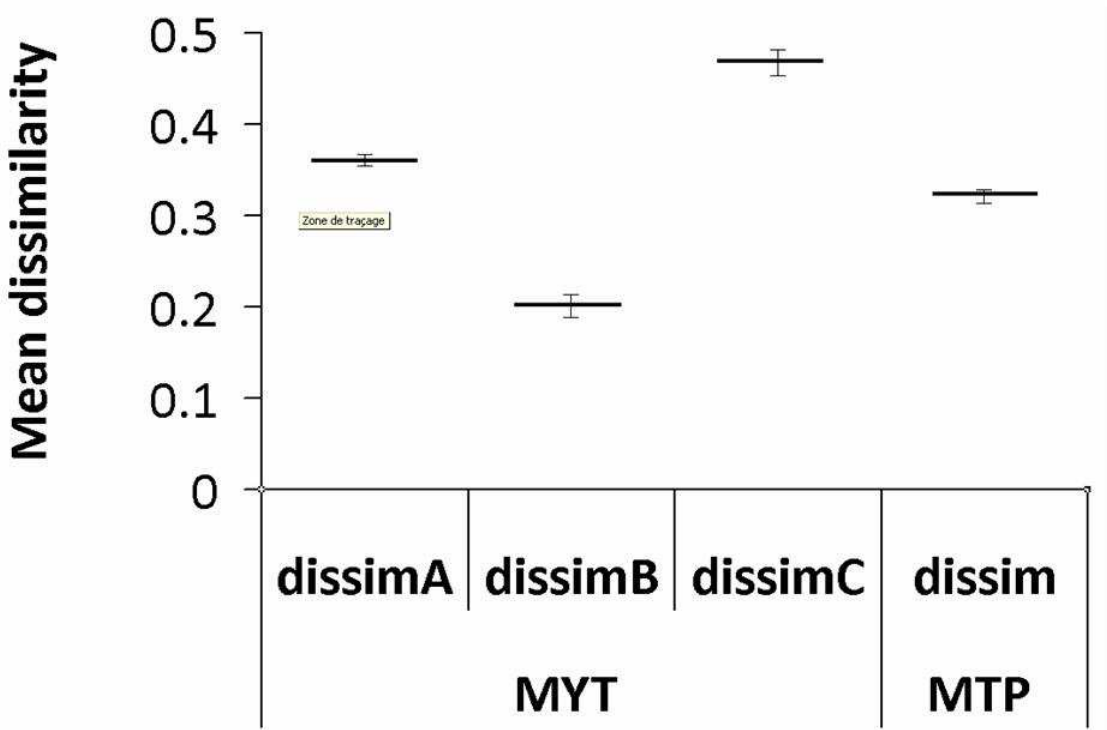
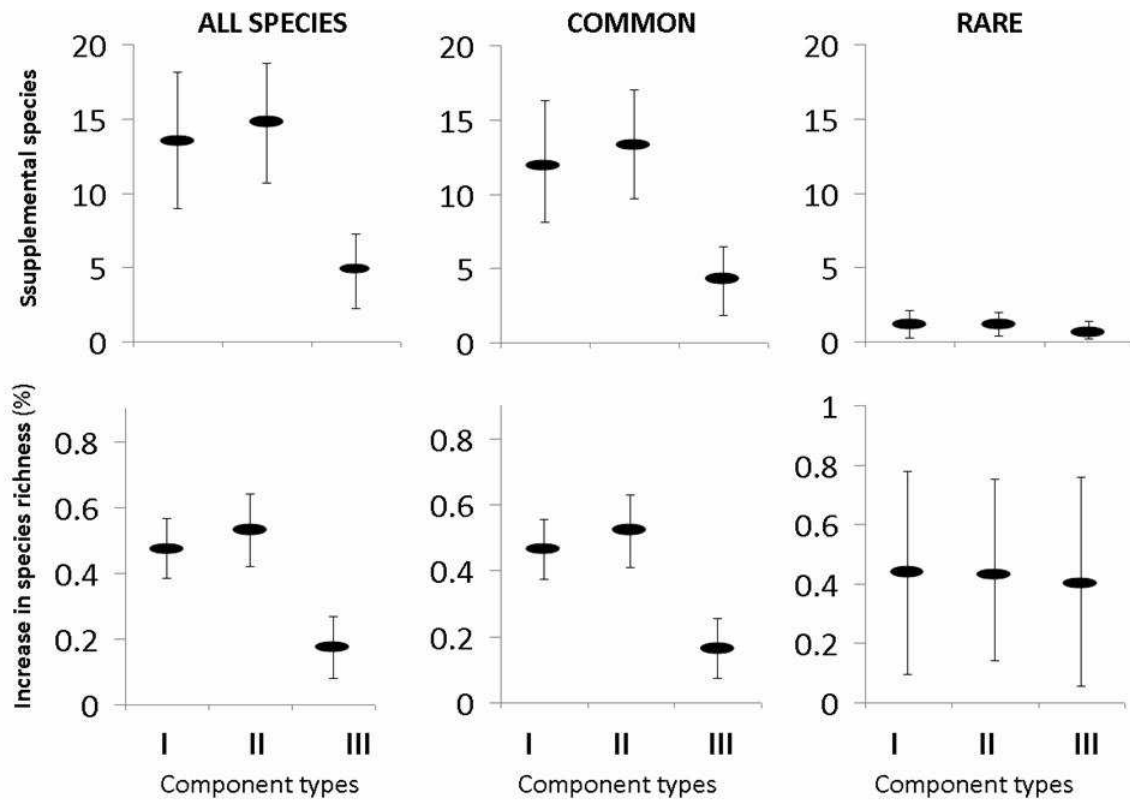


Figure 3. Exclusive and interactive effects of trap or year replication on the total species richness in 2-trap and 2-year plot designs, for all, common and rare species (MYMTP dataset).

The increase in species richness, was partitioned into the following components: due to trap replication exclusively (from 1 to 2 traps) (I), due to year replication exclusively (from 1 to 2 years) (II) and due to both replication modes redundantly (III). Error bars are SD.



Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data on regularly- and irregularly-spaced locations – Saas, Y., Gosselin, F. (2014, sous presse), *Ecography*

Article sous presse dans Ecography (2014)

Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data on regularly- and irregularly-spaced locations

Running title: Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data

Yannick Saas & Frédéric Gosselin

Y. Saas (yannick.saas@gmail.com) and F. Gosselin (frederic.gosselin@irstea.fr) IRSTEA, UR EFNO, Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson, France.

Corresponding author: Y. Saas (yannick.saas@gmail.com)

Abstract

It has long been known that insufficient consideration of spatial autocorrelation leads to unreliable hypothesis-tests and inaccurate parameter estimates. Yet, ecologists are confronted with a confusing array of methods to account for spatial autocorrelation. Although Beale et al. (2010) provided guidance for continuous data on regular grids, researchers still need advice for other types of data in more flexible spatial contexts. In this paper, we extend Beale et al. (2010)'s work to count data on both regularly- and irregularly-spaced plots, the latter being commonly encountered in ecological studies. Through a simulation-based approach, we assessed the accuracy and the Type I errors of two frequentist and two Bayesian ready-to-use methods in the family of Generalized Mixed Models, with distance-based or neighbourhood-based correlated random effects. In addition, we tested whether the methods are robust to spatial non-stationarity, and over- and under-dispersion - both typical features of species distribution count data which violate standard regression assumptions. In the simplest of our simulated datasets, the two frequentist methods gave inflated Type I errors, while the two Bayesian methods provided satisfying results. When facing real-world complexities, the distance-based Bayesian method (MCMC with Langevin-Hastings updates) performed best of all. We hope that, in the light of our results, ecological researchers will feel more comfortable including spatial autocorrelation in their analyses of count data.

Introduction

Spatial autocorrelation (SAC) is defined as the inter-dependence in space among geo-referenced observations. It is omnipresent in a wide range of ecological data (Lennon 2000). In most cases, SAC is positive - 'data that are close together in space are often more alike than those that are far apart' (Cressie (1993) according to Tobler's First Law of Geography (Tobler 1970). SAC mirrors underlying spatial processes that connect different geographic locations. In the specific context of species distribution data, SAC reflects ecological dynamics (endogenous causes) such as speciation, extinction and dispersal (Legendre and Fortin 1989, Legendre 1993, Lennon 2000), and/or spatially patterned environmental factors (exogenous causes) like temperature, acidity or soil type (Legendre et al. 2002). Thus, SAC is feature fundamental to ecological data that show how ecological drivers determine the spatial organisation of species distribution.

We know that, theoretically at least, if all the relevant spatial predictors were introduced into the statistical model and no pure spatial dependencies were operating in the background, no SAC would remain within the model residuals. However, these conditions are rarely encountered in practice: most statistical models are likely to contain SAC within the residuals (Lennon 2000). Having SAC within the residuals violates one of the key assumptions of most regression methods, namely the independence of residuals. Correlated residuals are treated as if they were independent, thus producing a form of pseudo-replication that negatively affects statistical inference (Hurlbert 1984, Cressie 1993, Fortin and Dale 2005). Fixed-effects estimators have under-estimated standard errors when SAC is positive (Legendre 1993, Cressie 1993) (see Supplementary material Appendix 1), which yields inflated Type I errors (Fig. 1a) and unreliable hypothesis-tests. Significance tests provide artificially small p-values, causing model-selection algorithms to choose models with too many parameters (Legendre 1993, Lennon 2000, Beale et al. 2010). Furthermore, fixed-effects coefficients are estimated with low accuracy (Fortin and Dale 2005, Beale et al. 2010), which means that the variability across replicated datasets of the estimated coefficient is too large. Although non-spatial methods have been shown, both theoretically and empirically, not to bias mean estimates (i.e. the estimators do not show any systematic error relative to the true values) (Cressie 1993, Hawkins et al. 2007, Beale et al. 2010), fixed-effects mean estimates are more widely spread around true values compared to spatial methods, all the more so when the degree of SAC increases (Fig. 1b,c,d). As the true values of regression parameters are required to calculate accuracy, this difference in accuracy between spatial and non-spatial methods can best be seen in simulation studies.

One way to protect our analyses from these statistical problems is to model the residual SAC with spatial modelling approaches. A wide variety of regression methods have been

developed to deal with the effects of SAC (reviewed by Dormann et al. (2007) and Beale et al. (2010)) and can be adapted to species distribution count data such as abundance or richness. Although Dormann et al. (2007) touched upon the subject, it is not yet known how non-normal spatial regression methods perform in the context of count data, first as compared to non-spatial methods, and then relatively to each other. In most studies based on real ecological datasets, the researchers have tried to assess model performance by comparing the coefficient estimates from the different methods applied to isolated datasets. In particular, they have tried to interpret the differences in mean estimates among methods. Following Bini et al. (2009), we will call such differences 'coefficient shifts'. We will see that there are many problems associated with these studies, their main drawback being that they focus their attention on bias and not on accuracy.

Simulations provide a much more solid baseline for comparative analysis than do isolated datasets because they reveal the intrinsic behaviour of the regression methods, not only their relative behaviours. This paper follows on from previous simulation-based studies (Dormann et al. 2007, Beale et al. 2007, 2010) and investigates how spatial and non-spatial methods behave with spatial count data, both intrinsically and relatively, under different forms of SAC. We focused on flexible, "ready-to-use" generalized mixed models which are easy to interpret and easy to implement with the R software (R Development Core Team 2011). To justify extrapolating our results to real-world situations, we have taken great care to generate credible characteristics by avoiding some of the limitations of previous simulation studies:

Beale et al. (2007, 2010) focused only on Gaussian data and normal-based models. As count data are particularly common in species distribution studies, we chose to simulate spatial count data to represent virtual abundance or richness. Furthermore, we simulated different levels of over- and under-dispersion that ecological count data often display.

(ii) Beale et al. (2007, 2010) confined themselves to square grids and thereby generated scenarios that are unable to reflect the spatial complexity of many ecological data. We not only ran simulations on square grids; in a second step, we generated data from irregularly-spaced forest plots taken from a real ecological survey.

(iii) To expand on previous studies (Dormann et al. 2007, Beale et al. 2007), we simulated different kinds of spatial non-stationarity. Spatial non-stationarity may appear when the degree of SAC or the relationship between one covariate and the response variable varies across space.

To summarise, our approach is closely related to that of Beale et al. (2010) but we have attempted to generalise the approach to count data on irregularly-spaced locations, and we have added several robustness tests. The aims of this paper are twofold: 1) to assess the intrinsic performance of some spatial Poisson-based methods, to compare them with non-spatial regression methods, and to determine their relative strengths and weaknesses

according to the spatial context. 2) to test whether best-performing methods on simpler scenarios are robust enough to include typical real-world features that violate one or more regression assumptions. We hope that, in the light of our results, ecological researchers will feel more comfortable including spatial autocorrelation in their analyses of count data.

Materials and methods

Modelling approaches

We focused on two classes of models: Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) (Breslow and Clayton 1993, Venables and Ripley 2002, Bolker et al. 2009) and Generalized Additive Mixed Models (GAMMs) (Hastie and Tibshirani 1986, Wood 2006), both implemented with a Poisson distribution to fit count data. Mixed models extend fixed-effects models to account for additional sources of variability through unobserved random effects. In these types of models, residual SAC can be embedded in the variance-covariance matrix of the random effects through correlations that depend on space. Whilst GLMMs only model residual SAC into random effects, GAMMs enable us to also introduce spatial coordinates as extra smoothed covariates to model potential non-linear relationships between the covariates and the response variable.

Mathematical notation will allow us to express our spatial models more concisely. Let $Y = (Y_1, \dots, Y_n)$ denote the response variable, β a vector of p regression parameters, X the $n \cdot p$ matrix of covariates associated with the regression parameters, and $\mu = (\mu_1, \dots, \mu_n)$ the vector of the mean response conditional on $A = (A_1, \dots, A_n)$, which is the vector of random effects assumed to form a spatially-correlated, zero-mean Gaussian field. In this paper, the term Gaussian field will refer to a multivariate random variable distributed according to a multivariate normal distribution. Y_i is assumed to be drawn from a Poisson distribution with parameter μ_i , which is assumed to be linked to the other parameters - including random effects with or without a spatial structure - through a log link function:

$$\log(\mu_i) = (X\beta)_i + A_i$$

Only the variables used to generate the simulated response variables (see 'Simulated datasets') were used as predictors in the models. Let $\Sigma = \sigma^2 C$ denote the variance-covariance matrix of A , where σ^2 is the variance indicating the degree of heterogeneity between spatial locations and C is the correlation matrix embedding spatial dependencies through a (positive) spatial scale parameter ϕ that controls for the range of dependence in space. The scale of SAC increases with increasing values of ϕ .

We fitted a total of nine regression methods to each simulated dataset. The methods fall into three groups, depending on the constraints put on parameters σ^2 and ϕ :

1) 'Non-spatial methods', corresponding to $\sigma^2 = 0$: two conventional non-spatial Generalized Linear Models (GLMs) were tested: one with a Poisson distribution and one following a Quasi-Poisson method which included a dispersion parameter.

2) 'Spatially-independent methods', corresponding to $\phi = 0$: two GLMMs and one GAMM had independent and identically distributed (i.i.d.) location-specific random effects to allow for additional independent sources of variability. The random effects were assumed to arise from a stationary, independent, zero-mean Gaussian field.

3) 'Spatially-correlated methods', for which both σ^2 and ϕ were estimated during the model fitting process: three GLMMs and one GAMM with spatially-structured location-specific random effects. Spatial dependencies were accounted for by either distance-based or neighbourhood-based correlated random effects (see below).

For spatially-independent and spatially-correlated methods, we implemented both frequentist inference based upon the Penalized Quasi-Likelihood (PQL) method (Breslow and Clayton 1993) and Bayesian inference based upon an adaptation or approximation of MCMC techniques (see below). All methods were implemented with the statistical software R (ver. 2.14.1; R Development Core Team 2011) and analyses were performed on a quad-core server (Intel Xeon L5420 2.5 Ghz). Table 1 presents an overview of the methods, including the R-packages used. The computing code for the four spatially-correlated methods is provided in Supplementary material Appendix 2.

Distance-based spatial modelling

Distance-based methods model the decline in spatial dependencies with distance thanks to an isotropic parametric correlation function that assumes correlations depend only on inter-location distances. We considered the single-parameter exponential correlation function:

$$C_{ij} = \exp\left(\frac{-d_{ij}}{\phi}\right)$$

where d_{ij} is the Euclidean distance between locations i and j , and ϕ is the scale parameter. We tested two frequentist distance-based regression methods, one GLMM and one GAMM (see Table 1). We also carried out a Bayesian implementation of a distance-based GLMM. Diggle et al. (1998) laid the cornerstone for the Bayesian analysis of non-normal spatially-autocorrelated datasets by using MCMC techniques (see Gelman et al. (2004) for a description of conventional MCMC procedures). Unfortunately, MCMC implementation requires lengthy computation time; it becomes nearly impossible to run simulations involving thousands of large datasets with complex spatial dependencies. That is why we used an adaptive MCMC algorithm: the MCMC method with Langevin-Hastings updates (MCMCLH) as described by Christensen and Waagepetersen (2002). Aside from reducing computation

time, MCMCLH decreases MCMC sampling errors (for a theoretical study on MCMCLH in the context of spatial GLMMs, see Christensen et al. 2001). We implemented MCMCLH with the R-package 'geoRglm' (ver. 0.9-2) (Christensen and Ribeiro 2002). We used mildly-informative normal prior distributions for fixed-effects coefficients (with mean 0 and variance 164 1). Both variance and scale were considered a priori to be independent and to follow a flat prior distribution. For posterior simulations, after a 30,000 scans burn-in period, we sub-sampled every tenth scan out of 70,000 total to obtain a single Monte Carlo trajectory of 7,000 scans. We checked the trajectories plots to ensure the proper convergence of the Markov Chains (Gelman et al. 2004).

Neighbourhood-based spatial modelling

Neighbourhood-based methods account for spatial dependencies through the a priori specification of neighbouring areas. For the neighbourhood-based approach presented in this paper, we used a Bayesian implementation of the Conditional Auto Regression (CAR) model (Besag 1974, Besag and Green 1993). Regrettably, CAR implementations often suffer from MCMC sampling problems due to improper joint density issues and this can lead to inference difficulties (Pettitt et al. 2002). We therefore chose to use the proper CAR model introduced by Pettitt et al. (2002) which includes a parameter to control for properness and simultaneously quantifies the intensity of spatial dependencies. In opposition to distance-based approaches where spatial dependencies are directly embedded in the correlation matrix, CAR models pass through the conditional structuring of the random effects vector \mathbf{A} . For any location i , the conditional distribution of A_i given all the remaining components $\mathbf{A}_{-i} = (A_1, \dots, A_{i-1}, A_{i+1}, \dots, A_n)$ is given by:

$$A_i | \mathbf{A}_{-i} \sim N \left(\frac{\phi}{1 + |\phi| \cdot n_i} \sum_{j \sim i} A_j, \frac{\sigma^2}{1 + |\phi| \cdot n_i} \right)$$

where $j \sim i$ means that locations i and j are neighbours, n_i denotes the number of neighbours for location i , σ^2 denotes the variance in the random effects, and ϕ is the properness parameter (ϕ equals zero when all the regions are spatially-independent).

We used the R-package INLA (Integrated Nested Laplace Approximation; ver. 12-01-2012) (Rue et al. 2009) to implement the proper CAR model. This package uses an approximate MCMC inference 185 that avoids computationally intensive MCMC sampling while maintaining reliable inference. We used a zero-mean Gaussian distribution with a variance equal to 1 as the prior distribution for fixed-effects coefficients. Log-gamma distributions with parameters (1;1) and (1;0,01) respectively were chosen for the prior distributions of the parameters $\log(1)$ and $\log(\phi)$. We used the same Bayesian tuning as for $\phi\sigma^2$ MCMCLH. In

our CAR model, a simple non-weighted contiguity matrix (binary matrix) described how neighbouring regions were related. The specification of the neighbours depended on the particular spatial context (see 'Specification of neighbourhoods').

Simulated datasets

To test our methods, we generated multiple simulations of spatial datasets representing virtual species distribution and environmental predictors, first on regularly-spaced grids (gridded scenarios), then at irregularly-spaced locations (ungridded scenarios). We used a total of 16 scenarios to reflect the spatial complexity of many real ecological datasets. All our scenarios incorporated four covariates and one error term, all mutually independent but spatially-autocorrelated. The spatially-autocorrelated covariates and the error terms were simulated with a Gaussian random field (with a standard deviation of 0.7) containing an exponential spatial correlation function. The spatially-autocorrelated covariates and the error terms differed in both strength and scale of SAC. We defined weakly autocorrelated variables as having a significant nugget effect (additional Gaussian white noise of standard deviation equal to 1 for the covariates and 0.3 for the error term), and strongly autocorrelated variables as having no nugget effect. SAC scales depended on the different scenarios, as described below. For each scenario, we then simulated a Poisson-distributed response variable (with a log link function) from a linear combination of the four covariates to which we added the error term. Following the analogous simulation-based study of Beale et al. (2010), we included elements of spatial non-stationarity in some of our scenarios. This may have negatively impacted the quality of inference since non-stationarity violates the homogeneity assumption of the regression methods we were assessing. Further details are provided below and an overview is given in Table 2. The R code used to compute the gridded and the ungridded scenarios is provided in Supplementary material Appendices 3-4.

Gridded scenarios

We defined ten different gridded scenarios (GRID.1-GRID.10). For each scenario, we generated 1000 simulations of spatial datasets with 400 observations, each on a 20x20 square grid. Four spatial covariates were included to generate the response variables, with two relative SAC scales (small-scale: $\phi = 0.7$, large-scale: $\phi = 3$) and two relative levels of spatial variation strength (weak, strong; see above). The first scenario (GRID.1) was non-spatial (no error term added to the linear combination of the fixed-effects). In contrast, in scenarios GRID.2-GRID.7, the error term had three SAC scales (small-scale: $\phi = 0.7$, medium-scale: $\phi = 3$, large-scale: $\phi = 5$) and two relative levels of spatial variation strength (weak, strong). Finally, the last scenarios (GRID.8-GRID.10) incorporated two types of spatial non-stationarity:

1) Linear spatial trends in the coefficients of two covariates, corresponding to a spatial field with linearly increasing mean values from the left to the right border of the grid for one covariate and from the lower to the upper border for the other covariate.

2) Non-stationarity of the SAC scale in the error term, which varied from large- to small-scale from the left to the right border of the grid. The scenario GRID.8 incorporated the first type of non-stationarity, scenario GRID.9 the second type, and scenario GRID.10 included both.

Ungridded scenarios

We defined six ungridded scenarios (UNGRID.1-UNGRID.6). For each scenario, we generated 1000 simulated datasets on 197 real-world irregularly-spaced locations whose latitude and longitude were known. The locations were taken from a French ecological study on forest biodiversity, the GNB project (Gestion, Naturalité et Biodiversité), an ongoing survey to study the impact of forest management cessation on the biodiversity of seven taxonomic groups. The survey covers fourteen forest sites in both lowland and mountain regions with a current total of 197 study plots (see Toigo et al. (2013) for detailed information and Supplementary material Appendix 5 for the inter-plot distances matrices). The forest sites are mutually independent, with potential inter-plot spatial dependencies within each site. We introduced three Gaussian spatial predictors into the model, with two relative SAC scales (small-scale: $\phi = 0.7\text{km}$, large-scale: $\phi = 1.5\text{km}$) and two relative levels of strength (weak, strong). A binary variable 'Management' (indicating whether the plots were located in managed or unmanaged stands) was added as a covariate. As for the grid simulations, the first scenario (UNGRID.1) is a non-spatial control case.

Scenarios UNGRID.2-UNGRID.4 incorporate stationary residual SAC into the Gaussian error term, with three SAC scales (small-scale: $\phi = 0.7\text{km}$, medium-scale: $\phi = 1.5\text{km}$, large-scale: $\phi = 3\text{km}$), and one level of strength (strong). Scenarios UNGRID.5 and UNGRID.6 include different types of non-stationary characteristics that are specific to the configuration of the study plots. In scenario UNGRID.5, we generated spatial non-stationarity among forest sites by setting random SAC scales (from 0.2 km to 3 km) for the fourteen different forest sites. Scenario UNGRID.6 accounted for spatial non-stationarity within sites. Nested SAC scales within sites were generated with a mixture of three spatially-structured Gaussian fields varying in scale (0.7 km, 1.5 km, 3 km). The aim was to model different ecological sources of spatial dependencies which act at multiple spatial scales.

Additional simulations

We carried out additional simulations to assess the robustness of our best-performing methods. Firstly, to test the relative merits of our count regression methods when the Poisson adequacy assumption was violated, we simulated over- and under-dispersed count

data for the representative irregularly-spaced scenario UNGRID.4. Increasing degrees of over-dispersion were generated with a Negative-Binomial distribution of mean μ and variance $\mu + \mu^2$ with θ values of 10, 5 and 2. Increasing degrees of under-dispersion were obtained thanks to the Generalized Poisson distribution of mean μ and variance $\rho \cdot \mu$, with dispersion parameter ρ values of 0.8, 0.6 and 0.4 (Consul and Jain 1973). Secondly, it is important to know how distance-based methods behave when the spatial error structure is not modelled accurately. Indeed, in real world-situations, variables may have a wide range of autocorrelation structures, and deciding which one to select for modelling may be difficult with common graphical diagnostics such as variograms (Cressie 1993). We therefore ran additional irregularly-spaced simulations, based on scenario UNGRID.4, to check the robustness of the Bayesian distance-based method (MCMCLH) to a misspecification of the correct exponential correlation structure. We applied an MCMCLH method with a spherical correlation structure, which is another frequently used correlation function, to compare its relative merits against appropriate exponential modelling. Correlation matrices for the exponential and spherical cases were defined as:

$$\begin{cases} C_{ij}^{exp} = \exp\left(-\frac{d_{ij}}{\phi}\right) \\ C_{ij}^{spher} = 1 - 1.5\left(\frac{d_{ij}}{\phi}\right) + 0.5\left(\frac{d_{ij}}{\phi}\right)^3 \end{cases}$$

where d_{ij} is the distance between locations i and j . Finally, we ran additional simulations on regular grids, based on scenario GRID.4, to study the effect of sample size on statistical inference. In a reference case ($n=400$), we filled a 20x20 squared grid with simulated values as in scenario GRID.4. In the next cases ($n=200$, $n=100$), we chose 200 and 100 random locations on the grid, so that respectively half and three-quarters of the observations were considered as missing values. We chose five representative methods (GLM, GLMquasi, INLAiid, INLA, MCMCLH) to illustrate the effect of sample size on inference in terms of Type I errors.

Specification of neighbourhoods

Neighbourhood-based methods require the a priori definition of binary neighbourhoods over which spatial dependencies are assessed. For the regular grids, we excluded diagonal neighbours and considered that two cells were neighbours if they shared a common border. For the irregularly-spaced scenarios, we chose the limit distance criterion (standard approaches reviewed by Fortin and Dale (2005)): two plots were considered neighbours if the distance between them was inferior to our chosen limit distances of 1.5 km and 5 km. The two limit distances generated two different neighbourhood-based methods which we

called INLA1 (with narrow neighbourhoods) and INLA2 (with wider neighbourhoods). These limit distances reflect the 0.2-km mean minimal distance and 5-km mean maximal distance between study plots in the actual forest sites. Global mean inter-plot distance was 3 km for all the forest sites.

Model comparison

Criteria of intrinsic performance

We assessed the intrinsic inferential performance of our methods with two statistical standard tools: Type I error as a measure of the overall inference adequacy and Root Mean Square Error (RMSE) as a measure of the accuracy of the estimation. Type I error is a measure of global inference quality in terms of frequentist adequacy of the standard error estimate relative to the true parameter value. For each regression parameter, we calculated Type I error at the 5% level, based on an empirical frequency defined by the proportion of simulations in which the 95% confidence interval included the true value of the parameter. For the frequentist methods, we used conventional confidence intervals based upon an assumption of asymptotic normality. For the Bayesian methods, we preferred Bayesian confidence intervals derived from the quantiles of the posterior parameter values (Gelman et al. 2004). Root Mean Square Error (RMSE) is the square root of the mean squared difference between the mean estimates and the corresponding true values. It is an inverse measure of accuracy: RMSE makes it possible to quantify the overall deviation of mean estimates from true values for multiple simulations in any given scenario. Since regression coefficients are not biased for either spatial or non-spatial regression methods (see Beale et al. (2010) for example), RMSE can be viewed as an estimator of the standard error over all simulations. Rather than the under-estimated standard error given by non-spatial methods, RMSE estimates the true global variability of fixed-effects estimators to which one has access only through simulations. We calculated Type I error and RMSE for each fixed-effect parameter, then considered the mean of each of these values over all the parameters (excluding the intercept). On the results graphs, for each method in each scenario, we provided the mean estimates (excluding for the intercept) as well as a summary over parameters (mean, minimum and maximum values) of Type I error, RMSE and standard error. The intercept was treated separately because of specific problems (see Supplementary material Appendix 6).

Coefficient shifts among methods

We not only wanted to assess the intrinsic performance of our regression methods in all the simulations, we also wished to compare their relative behaviour for single datasets through the study of coefficient shifts, i.e. differences in mean estimates among methods for single

datasets. We studied coefficient shifts among methods graphically, by plotting the mean estimates for one statistical method on the x-axis against the mean estimates for another method on the y-axis. We were thus able to compare the following coefficient shifts:

- 1) Shifts between spatially-correlated and non-spatial methods, respectively illustrated with MCMCLH and GLM
- 2) Shifts between spatially-correlated and spatially-independent methods, respectively illustrated with MCMCLH and INLAiid
- 3) Shifts between spatially-independent and non-spatial methods, respectively illustrated with INLAiid and GLM
- 4) Shifts among spatially-correlated methods, respectively illustrated with MCMCLH and INLA on gridded simulation and MCMCLH and INLA1 on ungridded simulations.

SAC in model residuals

Finally, we compared the regression methods on the basis of the presence/absence of SAC in model residuals. Hoping to highlight potential rules or overall trends, we tried to correlate SAC in the residuals with the intrinsic statistical performance of the methods. We quantified the overall degree of SAC in residuals according to Moran's I index (Moran 1950), then plotted Moran correlograms to provide a virtual representation of SAC (Legendre and Legendre 1998). Moran's I index is a measure of spatial similarity between observations: values close to 1 indicate the presence of a significant level of SAC, while values close to 0 indicate no SAC (random pattern). We applied Moran's I index to one dataset in two spatial scenarios (GRID.4, UNGRID.4) and plotted correlograms for our methods with the 'spdep' R-package (Bivand et al. 2012). We also assessed the significance of the overall degree of SAC with a statistical test (Fortin and Dale 2005). Because both Pearson and deviance residuals detract from normality and homoscedasticity in non-Gaussian contexts, we used a more reliable type of residual - randomized quantile residuals - to test residuals for SAC (see Dunn and Smyth (1996) for further details and references).

Results

The graphs presented in Fig. 2 show results for one representative scenario (UNGRID.4) on irregularly-spaced locations. Consistent results were found among all scenarios both for gridded and irregularly-spaced data. In particular, we found no systematic difference in the statistical performance of the methods when SAC strength varied. Complete results for all scenarios can be found in Supplementary material Appendices 10-11.

Baseline results

As expected, all the regression methods provided nearly identical estimates and performed equally well on both non-spatial scenarios (GRID.1, UNGRID.1). Also, the overall bias of all the methods was close to zero - with the notable exception of the intercept (see Supplementary material Appendix 6). The non-spatial Poisson regression (GLM) consistently performed the worst in all the types of spatial scenarios even when SAC was low: Type I errors were uniformly high (between 40% and 50%), RMSE was the highest and standard error estimates the lowest. The spatially-independent methods (GLMMPQLiid, GAMMiid, INLAiid) and the Quasi-Poisson non-spatial GLM (GLMquasi) performed more or less equally and showed a considerable improvement in fit compared to the conventional GLM: Type I errors were between 10% and 30% and RMSE was intermediate (on average 20% lower than GLM). Standard errors increased significantly (they were approximately twice as high as in GLM). Globally speaking, the spatially-correlated methods (GLMMPQL, GAMM, INLA, MCMCLH) performed best, with Type I errors close to the 5% level and the lowest RMSE. Standard error model estimates were of the same order of magnitude as those found with spatially-independent methods. However, strong discrepancies appeared among the spatially-correlated methods: 1) The frequentist methods (GLMMPQL, GAMM) performed relatively poorly compared to the Bayesian methods (MCMCLH, INLA). For example, in the case of the distance-based model, the frequentist methods (GLMMPQL, GAMM) suffered from inflated Type I errors (approximately 10% to 20%) and intermediate RMSE. It should also be noted that the frequentist methods failed to converge in 10% to 30% of the simulated datasets though this was only true for gridded data. The Bayesian method (MCMCLH) showed optimal results in all scenarios with Type I errors close to the 5% target and minimal RMSE. 2) The Bayesian distance-based method (MCMCLH) and the Bayesian neighbourhood-based methods (INLA1, INLA2) displayed dissimilar performances in ungridded simulations. While MCMCLH maintained its optimal performance, INLA1 and INLA2 had higher RMSE and poorer Type I errors 354 (with an average close to 10% for INLA1 and 15% for INLA2). This is in contrast to the optimal performance INLA had on gridded data.

Robustness results

The above-mentioned contrasts we found among methods remained obvious on non-stationary scenarios where the spatially-correlated Bayesian methods continued to outperform the other methods. For the various non-stationary characteristics we included, MCMCLH and INLA showed optimal results on gridded data and the same was true for MCMCLH for irregularly-spaced locations. The GLM-based spatially-independent methods (GLMMPQLiid, INLAiid) had particularly high Type I errors (30% to 40%) on gridded scenarios with non-stationary patterns in the simulated covariates (GRID.8, GRID.10). It was

the opposite for the GAM-based methods (GAMMiid, GAMM): they showed better results with quasi-minimal RMSE. We found no difference in terms of Type I error in any of the methods when we increased the degree of over-dispersion (Fig 3a), with the exception of GLM where Type I error increased from 52% in the non over-dispersed case to 63% with maximum over-dispersion. MCMCLH Type I errors remained at 5% for all the degrees of over-dispersion. Yet, several inferential problems appeared with over-dispersed count data: the intercept and the covariance parameters (spatial scale and variance) revealed a bias that increased with the degree of over-dispersion. For example, for MCMCLH in the case of maximum over-dispersion, the estimated intercept and spatial scale were approximately half of their true value, and the variance was almost double its true value (see Supplementary material Appendix 7). Analogous results were encountered with under-dispersed count data: all the methods had stable Type I errors, but they showed a bias opposite to the one in the over-dispersed case for the estimation of the intercept and the covariance parameters. Concerning the misspecification of the spatial correlation function for MCMCLH, we observed in all cases that the misspecified spherical model provided approximately the same estimates for means and standard errors as the correct exponential model. Statistical error rates were therefore approximately the same (Fig. 3b). Concerning the effect of sample size on statistical inference (see Supplementary material Appendix 9), the non-spatial methods (GLM, GLMquasi) and the spatially-independent method (INLAiid) had Type I errors that decreased with sample size. However, in terms of Type I error, the two spatial methods INLA and MCMCLH did not appear to be affected by the sample size.

Coefficient shifts among methods

We observed enormous shifts between the spatially-correlated method MCMCLH and the non-spatial method GLM (Fig. 4). These shifts tended to increase as SAC in the error term or in the covariates increased. Shifts of a similar order of magnitude also appeared between MCMCLH and the spatially-independent method INLAiid. On the other hand, as expected, we observed only small shifts between INLAiid and GLM. Among the spatially-correlated methods, there were some slight shifts between MCMCLH and INLA for gridded data and between MCMCLH and INLA1 for irregularly-spaced data. Among the regression methods that provided minimal or quasi-minimal RMSE (MCMCLH, INLA, GAMMiid, GAMM for gridded data and MCMCLH, INLA1, GAMM, GLMMPQL for irregularly-spaced data), we observed low-amplitude shifts (see Supplementary material Appendix 8). Medium-sized shifts, less important than the ones between spatial and non-spatial methods, were noticed between the two neighbourhood-based methods INLA1 and INLA2 for irregularly-spaced locations.

SAC in model residuals

Regarding the presence/absence of a spatial signature in model residuals on one dataset (Fig. 5), the non-spatial and spatially-independent methods had a significant level of SAC in the residuals in both gridded and ungridded simulations. Only GAMMiid in gridded simulations did not follow this trend. Among the spatially-correlated methods, the Bayesian distance-based method (MCMCLH) managed to fully eliminate SAC from residuals in both spatial contexts. The Bayesian neighbourhood-based method (INLA) never showed SAC in model residuals on gridded locations, though this was not necessarily the case for irregularly-spaced locations: INLA1 presented no residual SAC, but INLA2 conserved a significant degree of SAC, although the level remained lower than for non-spatial or spatially-independent methods. Globally speaking, residual SAC was high for the frequentist methods for both gridded and ungridded simulations, except for GAM-based methods (GAMMiid, GAMM) where a small, non-significant level of residual SAC was present for gridded data only.

Discussion

Baseline results

Adapting normal-based methods to fit spatially-autocorrelated count data on irregularly-spaced locations did not reveal serious shortcomings compared to gridded Gaussian data. In agreement with previous simulation-based studies (Dormann et al. 2007, Beale et al. 2007, 2010), our results showed that spatially-correlated methods clearly outperform non-spatial methods, with intermediate performance for spatially-independent methods. We found that the conventional non-spatial method (GLM) badly fit even small-scale and/or spatially-autocorrelated data. Its poor inferential performance (high statistical Type I error rates and low accuracy) makes this method unsuitable in all types of spatial scenarios. SAC impacted not only the standard errors which were strongly under-estimated, but also the mean estimates which became inaccurate. The spatially-independent methods and the non-spatial Quasi-Poisson method provided a consistent and marked improvement in statistical inference. Indeed, they were able to model the patterns of over-dispersion that were intrinsically present in the simulated data containing residual SAC. Their improved error rates were mainly due to increasing values for standard error model estimates. However, the core mechanism of estimation did not significantly improve since mean estimates were globally the same for the spatially-independent methods and non-spatial GLM. There was only a slight improvement in accuracy (see the results for RMSE). The spatially-correlated 427 methods were the only methods that were likely to correctly model residual SAC, and indeed, they generally proved to be better. As their standard error estimates were approximately of

the same order of magnitude as the spatially-independent methods, their better error rates can be attributed to their higher accuracy in mean estimates. The shifts in mean estimates from spatially-correlated methods to non-spatial and spatially-independent methods makes this clear (see Fig. 4). Nevertheless, not all the spatially-correlated methods performed equally: our results showed strong discrepancies among them, 433 depending on the type of numerical inference or the nature of the underlying spatial modelling. Firstly, Bayesian methods outperformed frequentist PQL methods. PQL methods did not always converge, even on elementary spatial scenarios. These methods are known to present inferential problems particularly when the number of random effects is high or when non-normal data are involved (McCulloch 1997), as was the case in our simulations. The Bayesian spatial methods, on the contrary, showed the best overall performance. Our investigations reveal that the INLA method (Rue et al. 2009) and the MCMC algorithm with Langevin-Hastings updates (Christensen and Waagepetersen 2002) are reliable inferential approaches for spatial count data. Secondly, the distance-based methods outperformed the neighbourhood-based methods, at least for irregularly-spaced locations. In this last case, defining the neighbourhoods becomes a critical step in the modelling process: an incorrect specification of neighbourhoods may negatively impact inference, as Moilanen and Nieminen (2002) and Dormann et al. (2007) have already noted. Therefore, great care should be taken not to introduce artificial neighbourhood relationships or, conversely, to overlook existing ones (see Nelson and Robertson (2012) for a discussion on choosing neighbourhoods to ensure robust results and better take into account underlying ecological processes). Distance-based modelling is a more flexible approach in general spatial contexts because it does not draw on subjective modelling choices for the range of spatial dependencies, but instead estimates it from the data. 450 Our results also show that GAM-based methods, which incorporate spatial coordinates as covariates, in most cases did not improve the inference compared to GLM-based methods. On gridded data, GAMs performed slightly better than GLMs; this is because the spatial coordinates on grids are homogeneous and therefore can more easily capture SAC. GAMs also showed logically improved performance when continuous spatial trends were involved in data simulation. Our results for the estimation of the intercept (see Supplementary material Appendix 6) were somewhat surprising and contrasted with the previous results. Indeed, we observed rather strong biases as well as very poor Type I errors, except for the spatial methods that properly modelled SAC (INLA on grids and MCMCLH on grids and irregularly-spaced locations). This might result from the inaccurate specification of the variance-covariance matrix in a non-linear setting.

Robustness results

We tested the robustness of our best-performing methods to the violation of some key assumptions. Regarding spatial non-stationarity, our best-performing spatial methods did adapt well when the homogeneity assumption was violated, in opposition to what Beale et al. (2010) found for normal-based spatial methods. The Bayesian distance-based spatial method (MCMCLH) was able to control for various types of non-stationarity, including SAC at different scales. These differences with Beale et al. (2010)'s results could be due to (i) intrinsically different sensitivities to non-stationarity between count data models and Gaussian models, (ii) a different simulation setting (in our setting, there was no cross correlation of covariates nor were there inactive variables included in the models) or (iii) less variation in both spatial random effects (variance of 0.49 instead of 1) and SAC scales across the grid (from 0.7 to 5 in our study and from 0.3 to 7 in Beale et al. (2010)). Our results need to be confirmed through other simulations and/or analyses of real datasets. We found no performance difference in any of the methods (except the non-spatial GLM) when we increased the degree of over- or under-dispersion. Yet, for the spatially-correlated methods, the 474 estimates of the covariance parameters (variance and spatial scale) as well as the intercept became biased. For example, in the over-dispersed case, the variance of the random effects increased to model the extra over-dispersion, which mechanically yielded an under-estimation of the spatial scale and the intercept. However, these inferential issues are not so problematic since ecologists are generally more interested in the fixed-effects. Yet, in certain contexts, one may need to interpret the covariance parameters and the intercept. Some potential solutions include modelling the spatial and the non-spatial variability separately. Diggle et al. (1998) proposed, for example, to add i.i.d. random effects to account for unexplained non-spatial variation. Unfortunately, we could not verify this strategy because the R package we used to implement our Bayesian distance-based method (MCMCLH) did not allow us to add non-spatial random effects. Replacing the Poisson distribution with another type of distribution might also make it possible to account for additional independent variability. We attempted this by implementing the neighbourhood-based model with a one-parameter Generalized-Poisson distribution (Consul and Jain 1973). The results were discouraging: the model was flawed because both spatial and non-spatial heterogeneities were captured by the dispersion parameter and the spatial random effects were estimated to zero. Gschlössl and Czado (2008) obtained similar results for an identical CAR model. In agreement with these authors, we confirm that a Poisson model should be preferred to a Generalized-Poisson model when over-dispersed spatial count data are involved. Finally, contrary to what Beale et al. (2010) suggest, the Bayesian distance-based method (MCMCLH) appeared to be robust in the case of a misspecification of the correlation function used to generate SAC in the simulated datasets. This is reassuring because in real-world surveys, one can never be sure to have chosen the most appropriate correlation

function. However, our result should be confirmed by running other simulations on other misspecified correlation functions. The Bayesian methods (MCMCLH, INLA) also appear to handle the presence of missing values well (see Supplementary material Appendix 9).

SAC in model residuals and model performance

The underlying causes that affect non-spatial methods in the presence of SAC are still being debated in the ecological literature. SAC remaining in model residuals is one of the causes commonly cited (Zhang et al. 2005, Hawkins et al. 2007, Dormann et al. 2007), but other modelling mechanisms may be at play. Our results somewhat contradict those of Zhang et al. (2005), Hawkins et al. (2007) and Dormann et al. (2007) who make a direct, reciprocal link between the absence of residual SAC and the reliability of the statistical inference. We were not able to highlight such a clear link; instead, we found more global tendencies. We found that none of the methods that provided optimal inferential performance (INLA and MCMCLH on grids, MCMCLH on irregularly-spaced locations) had a spatial signature in their residuals. Yet, the GAM-based methods (GAMMiid, GAMM), even though they removed SAC from residuals, still exhibited inflated Type I errors on grids. Beale et al. (2010) also mentioned a badly performing method with no residual SAC (the Wavelet Revised method (WRM) developed by Carl and Kuhn (2008)). Without fail, for spatial count regression methods, the presence of significant residual SAC is associated with reduced performance. Therefore, the absence of significant residual SAC seems to be a necessary, though insufficient condition to obtain reliable inference. Further studies are welcome on this point. Ideally, such studies would be based on a frequentist analysis of numerous simulated datasets and would use different metrics to analyse SAC.

The debate concerning coefficient shifts among statistical methods

In a recent review, Bini et al. (2009) analysed a wide variety of ecological datasets and observed 'unpredictable' coefficient shifts between spatial and non-spatial methods and among spatial methods. The authors were unable to convincingly link the causes of these shifts to data features or methodology. They suggested that such shifts cast doubt on spatial methods and therefore recommended avoiding their use in general. Yet, some problems occur in Bini et al. (2009)'s study, which we discuss below in the light of our results. Firstly, Bini et al. (2009) did not adapt their models carefully enough to the type of data they analysed. They applied conventional linear models - Ordinary Least Squares - to situations that mainly included species richness data as response variables. In such cases, Poisson or Quasi-Poisson Generalized Linear Models would be preferable, especially when spatial parameters are included in the models (this was our approach in the present paper). Secondly, Bini et al. (2009) only considered neighbourhood-based correlation matrices.

However, our results clearly show that if the true underlying SAC model is distance-based, neighbourhood-based models may have discrepancies in terms of Type I errors and, occasionally, accuracy. Thirdly, in agreement with Hawkins et al. (2007), Bini et al. (2009) stated that the presence of SAC does not affect the mean estimates provided by non-spatial methods. Both studies mistakenly considered that, because non-spatial mean estimates are unbiased (which is technically true, except for the intercept) and the standard error model estimates are low, the mean estimates are statistically reliable. This interpretation is flawed because the mean 533 estimates provided by non-spatial methods are inaccurate. The misconception stems from a dangerous confusion between bias and accuracy. Beale et al. (2010) had already decried the fact that non-spatial methods, though inaccurate, were used by Bini et al. (2009) as a gold-standard reference against which other regression methods were judged. In such a context, finding 'unpredictable' coefficient shifts among methods that intrinsically differ in their level of accuracy comes as no surprise. In a word, we feel that Bini et al. (2009)'s insistence on coefficient shifts between spatial and non-spatial methods misses the point. They should have focused more on accuracy and distinguished coefficient shifts associated to different levels of accuracy from coefficient shifts associated to 'equally good' methods.

Conclusions and limitations

In the context of real-world studies, guidelines for the a priori choice of spatial methods are still lacking 543 (Dormann et al. 2007). Our choices should be based upon experience and common sense, but above all upon the intrinsic quality of the methods as revealed by performance analyses. For both gridded and irregularly-spaced data, we recommend a distance-based modelling approach for its flexibility 546 compared to neighbourhood-based modelling. We recommend in particular a Bayesian implementation of the distance-based GLMM, incorporating MCMC adaptive techniques, for example, the MCMC method with Langevin-Hastings update (MCMCLH) (Christensen and Waagepetersen 2002). MCMCLH appeared to perform well even in cases with spatial and non-spatial complexities that are common with species distributional data. We suspect that other distance-based and numerically intensive Bayesian tools such as the geoBugs model of Winbugs (Lunn et al. 2000) will also perform well. MCMCLH is not that difficult to implement with the statistical R software and is adapted to large datasets; furthermore, computing is much faster (and actually better) than with conventional MCMC algorithms. However, currently some limitations with MCMCLH remain in the R software, mainly because non-spatial random effects and count data distributions other than Poisson distribution cannot be included. Our simulation-based study also has some limitations: no analysis of model selection was carried out, nor did our simulations cover all the possible complexities of real datasets, for example

collinearity between covariates (cross-correlations). Beale et al. (2010) previously explored both model selection and cross-correlations for normal-based spatial models with encouraging results. In addition, the results for residual SAC are likely to depend on the specific tools that are used to quantify SAC. We chose to use Moran's index, but other solutions exist (for example variograms, see Cressie 1993). What is more, we used only graphics to analyse shifts among methods. Further studies could carry out a quantitative analysis of these shifts - with metrics more related to the notion of accuracy than bias - to try to correlate these shifts among methods with the level of RMSE or the degree of residual SAC. Even though simulations are obvious caricatures of reality (Bini et al. 2009, Hawkins et al. 2007, Hawkins 2012), they are a valid first step: passing simulation tests is a necessary condition for method validity (Kühn and Dormann 2012). The clever coupling of both simulation studies and analysis of real datasets could be promising. In conclusion, we would like to restate that spatial methods are rigorous generalisations of non-spatial methods (Cressie 1993). Therefore, spatial methods should be preferred for ecological data analyses, in keeping with the precautionary principle.

Acknowledgements

We are grateful to Victoria Moore for polishing the English. We thank Frédéric Archaux and Yoan Paillet for their helpful comments on earlier drafts of this manuscript. We also wish to thank Pedro R. Peres-Neto and an anonymous reviewer for their pertinent remarks on our manuscript. This research was funded by the French ministry in charge of Ecology through the 'Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques' (BGF) program (convention GNB 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, no CHORUS 2100 214 651).

References

- Beale, C. M. et al. 2007. Red herrings remain in geographical ecology: a reply to hawkins et al. (2007). – *Ecography* 30: 845–847.
- Beale, C. M. et al. 2010. Regression analysis of spatial data. – *Ecol. Lett.* 13: 246–264.
- Besag, J. 1974. Spatial interaction and the statistical analysis of lattice systems. – *J.R. Stat. Soc. B* 36: 192–236.
- Besag, J. and Green, P. 1993. Spatial statistics and bayesian computation (with discussion). – *J.R. Stat. Soc. B* 55: 25–37.
- Bini, L. M. et al. 2009. Coefficients shifts in geographical ecology: an empirical evaluation of spatial and non-spatial regression. – *Ecography* 32: 193–204.
- Bivand, R. et al. 2012. spdep: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models.
- Bolker, B. M. et al. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. – *Trends. Ecol. Evol.* 24: 127–135.
- Breslow, N. E. and Clayton, D. G. 1993. Approximate inference in generalized linear mixed models. – *J. Amer. Statist. Assoc.* 88: 9–25.
- Carl, G. and Kuhn, I. 2008. Analyzing spatial ecological data using linear regression and wavelet analysis. – *Stoch. Env. Res. Risk.* 22: 315–324.
- Christensen, O. F. and Ribeiro, P. J. 2002. georglm: A package for generalised linear spatial models. – *R-NEWS* 2: 26–28.
- Christensen, O. F. and Waagepetersen, R. 2002. Bayesian prediction of spatial count data using generalized linear mixed models. – *Biometrics* 58: 208–286.
- Christensen, O. F. et al. 2001. Geometric ergodicity of metropolis hastings algorithms for conditional simulation in generalized linear mixed models. – *Meth. Comput. Appl. Probab.* 3: 309–327.
- Consul, P. C. and Jain, G. C. 1973. A generalization of the poisson distribution. – *Technometrics* 15: 791–799.
- Cressie, N. A. C. 1993. *Statistics for spatial data.* – Wiley.
- Diggle, P. J. et al. 1998. Model based geostatistics. – *Ann. Appl. Stat.* 47: 299–350.
- Dormann, C. F. et al. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distribution data. – *Ecography* 30: 609–628.
- Dunn, P. K. and Smyth, G. K. 1996. Randomized quantile residuals. – *J. Comput. Graph. Stat.* 5: 236–244.
- Fortin, M.-J. and Dale, M. R. T. 2005. *Spatial analysis - a guide for ecologists.* – Cambridge Univ. Press.
- Gelman, A. et al. 2004. *Bayesian Data Analysis.* – Chapman and Hall/CRC.
- Gschlössl, S. and Czado, C. 2008. Modelling count data with overdispersion and spatial effects. – *Stat. Pap.* 49: 531–552.
- Hastie, T. and Tibshirani, R. 1986. Generalized additive models. – *Stat. Sci.* 1: 297–318.
- Hawkins, B. A. 2012. Eight (and a half) deadly sins of spatial analysis. – *J. Biogeogr.* 39: 1–9.
- Hawkins, B. A. et al. 2007. Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. – *Ecography* 30: 375–384.

- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological experiments. – *Ecol. Monog.* 54: 187–211.
- Kühn, I. and Dormann, C. F. 2012. Less than eight (and a half) misconceptions of spatial analysis. – *J. Biogeogr.* 39: 995–1003.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation - trouble or new paradigm? – *Ecology* 74: 1659–1673.
- Legendre, P. and Fortin, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. – *Vegetatio* 80: 107–138.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. – Elsevier.
- Legendre, P. et al. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. – *Ecography* 23: 101–113.
- Lennon, J. J. 2000. Red-shifts and red herrings in geographical ecology. – *Ecography* 23: 101–113.
- Lunn, D. et al. 2000. Winbugs - a bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility.
- McCulloch, C. E. 1997. Maximum likelihood algorithms for generalized linear mixed models. – *J. Amer. Statist. Assoc.* 92: 162–170.
- Moilanen, A. and Nieminen, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. – *Ecology* 83: 1131–1145.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. – *Biometrika* 37: 17–23.
- Nelson, T. A. and Robertson, C. 2012. Refining spatial neighbourhoods to capture terrain effects. – *Ecol. Proc.* 1: 1–11.
- Pettitt, A. et al. 2002. A conditional autoregressive gaussian process for irregularly spaced multivariate data with application to modelling large sets of binary data. – *Stat. Comput.* 12: 353–367.
- R Development Core Team 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rue, H. et al. 2009. Approximate bayesian inference for latent gaussian models using integrated nested laplace approximations (with discussion). – *J.R. Stat. Soc. B* 71: 309–392.
- Tobler, W. R. 1970. A computer movie simulating urban growth in the detroit region. – *Econ. Geogr.* 46: 234–240.
- Toigo, M. et al. 2013. Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? – *Biol. Conserv.* 157: 215–224.
- Venables, W. N. and Ripley, B. D. 2002. *Modern applied statistics with S*. – Springer.
- Wood, S. N. 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. – Chapman and Hall/CRC.
- Zhang, L. J. et al. 2005. Spatial residual analysis of six modeling techniques. – *Ecol. Model.* 186: 154–177.

Tables

TABLE 1. Spatial and non-spatial count regression methods applied to each simulated dataset.

Abbreviation	Description	Inference	Classification	R-package
GLM	Generalized Linear Model (GLM) with Poisson distribution	Frequentist Newton-Raphson	Non-spatial	stats
GLMquasi	GLM with Quasi-Poisson method	Frequentist Quasi-Maximum Likelihood (QML)	Non-spatial	stats
GLMMPQLiid	Mixed Poisson GLM with independent random effects	Frequentist Penalized quasi-likelihood (PQL)	Spatially-independent	MASS
GAMMiid	Generalized Additive Mixed Model (GAMM) with Poisson distribution, independent random effects and smooth spatial covariates	Frequentist PQL	Spatially-independent	mgcv
INLAIid	Mixed Poisson GLM with independent random effects	Approximate Bayesian MCMC	Spatially-independent	INLA
GLMMPQL	Mixed Poisson GLM with correlated distance-based random effects	Frequentist PQL	Spatially-correlated	MASS
GAMM	Mixed Poisson GLM with correlated distance-based random effects and smooth spatial covariates	Frequentist PQL	Spatially-correlated	mgcv
INLA	Mixed Poisson GLM with correlated neighbourhood-based random effects	Approximate Bayesian MCMC	Spatially-correlated	INLA
MCMCLH	Mixed Poisson GLM with correlated distance-based random effects	Bayesian MCMC with Langevin-Hastings updates	Spatially-correlated	geoRglm

TABLE 2. Scenarios designed to assess the relative performance of the implemented regression methods applied to multiple simulated datasets. Ten scenarios (GRID.1-GRID.10) were built for 20x20 rectangular grids, and six scenarios (UNGRID.1-UNGRID.6) for irregularly-spaced locations. One thousand datasets were simulated for each scenario. In all spatial scenarios, both covariates and error terms were spatially-structured using decaying exponential correlation functions. Some scenarios display spatial non-stationarity patterns. The levels of scale and strength of the spatial fields are defined in section 'Simulated datasets'.

Scenario	Covariates	Error term	Non-stationarity
GRID.1	Four independent but autocorrelated covariates with both varying scales and strengths of autocorrelation	No error term	No
GRID.2	Like GRID.1	Strong, small-scale	No
GRID.3	Like GRID.1	Strong, medium-scale	No
GRID.4	Like GRID.1	Strong, large-scale	No
GRID.5	Like GRID.1	Weak, small-scale	No
GRID.6	Like GRID.1	Weak, medium-scale	No
GRID.7	Like GRID.1	Weak, large-scale	No
GRID.8	Two independent but autocorrelated covariates with varying scales of autocorrelation, plus two additional independent covariates with linear spatial trends in the regression coefficients corresponding to a spatial field with linearly increasing mean values from the left to the right border of the grid for one covariate and from the lower to the upper border for the other covariate.	Strong, large-scale	In spatial covariates
GRID.9	Like GRID.1	Strong, large-scale non-stationarity in the scale of autocorrelation varying from small to large scale across space	In error term
GRID.10	Like GRID.8	Like GRID.9	In both spatial covariates and error term
UNGRID.1	Real-based 'Management' variable and three independent but autocorrelated covariates with varying scales and strengths of autocorrelation	No error term	No
UNGRID.2	Like UNGRID.1	Strong, small-scale	No
UNGRID.3	Like UNGRID.1	Strong, medium-scale	No
UNGRID.4	Like UNGRID.1	Strong, large-scale	No
UNGRID.5	Like UNGRID.1	Different scales of autocorrelation between sites varying from small to large scale	In error term
UNGRID.6	Like UNGRID.1	Different nested scales of autocorrelation within sites	In error term

Figures

FIG. 1. (a) Type I error rates assessing the performance of global statistical inference for the non-spatial Poisson Generalized Linear Model (GLM, in grey) and the spatial Bayesian method MCMC with Langevin-Hastings updates (MCMCLH, in black), with increasing scale of autocorrelation in the error term. One thousand simulations on a 20x20 square grid were run. We generated two independent but spatially-autocorrelated covariates, as well as a Poisson response variable with a log link function incorporating a normally distributed error term which decayed exponentially with the distance between observations. Whilst the GLM error rate increased dramatically with increased autocorrelation, MCMCLH performed optimally with an error rate that remained stable at 5%. (b)-(c)-(d) Comparison of GLM and MCMCLH mean estimates in the same simulation context as (a), with increasing scale of autocorrelation from (b) to (d). GLM estimates become more and more scattered around the nominal true value 0.2 as autocorrelation increases. MCMCLH produces more precise estimates, thus illustrating the greater accuracy of spatial methods over non-spatial methods.

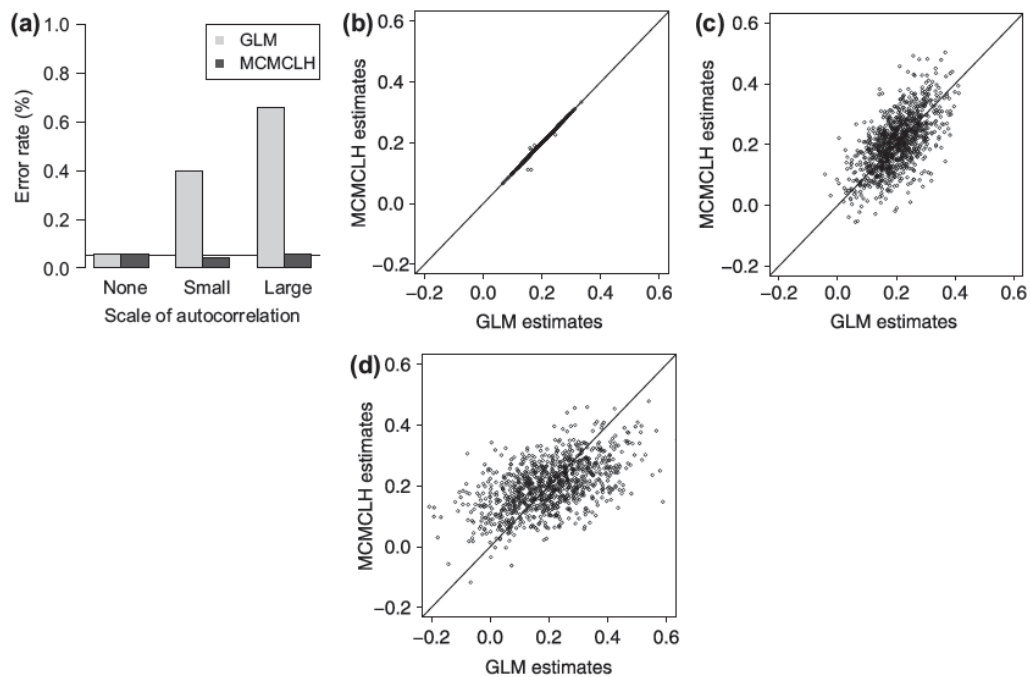


FIG. 2. Statistical inference results for the regression methods described in Table 1 fitted to 1000 simulated datasets from the irregularly-spaced scenario UNGRID.4 (see Table 2). Plots (a),(b),(d) and (e) are box-plots for each covariate of the 1000 mean estimates for the different regression methods. True regression parameters are indicated by the vertical lines. Plots (c),(f) and (g) respectively illustrate the summarized indicators over all parameters (excluding the intercept) of the standard error model estimates, the Root Mean Squared Error (RMSE) and the Type I error rates. The minimum and maximum value for all parameters of the three indicators are enclosed in square brackets. In each plot, non-spatial methods are pale grey, spatially-independent methods are intermediate grey and spatially-correlated methods are dark grey. Complete results for all scenarios on both grids and irregularly-spaced plots (as described in Table 2) are provided in Supplementary material Appendices 10-11.

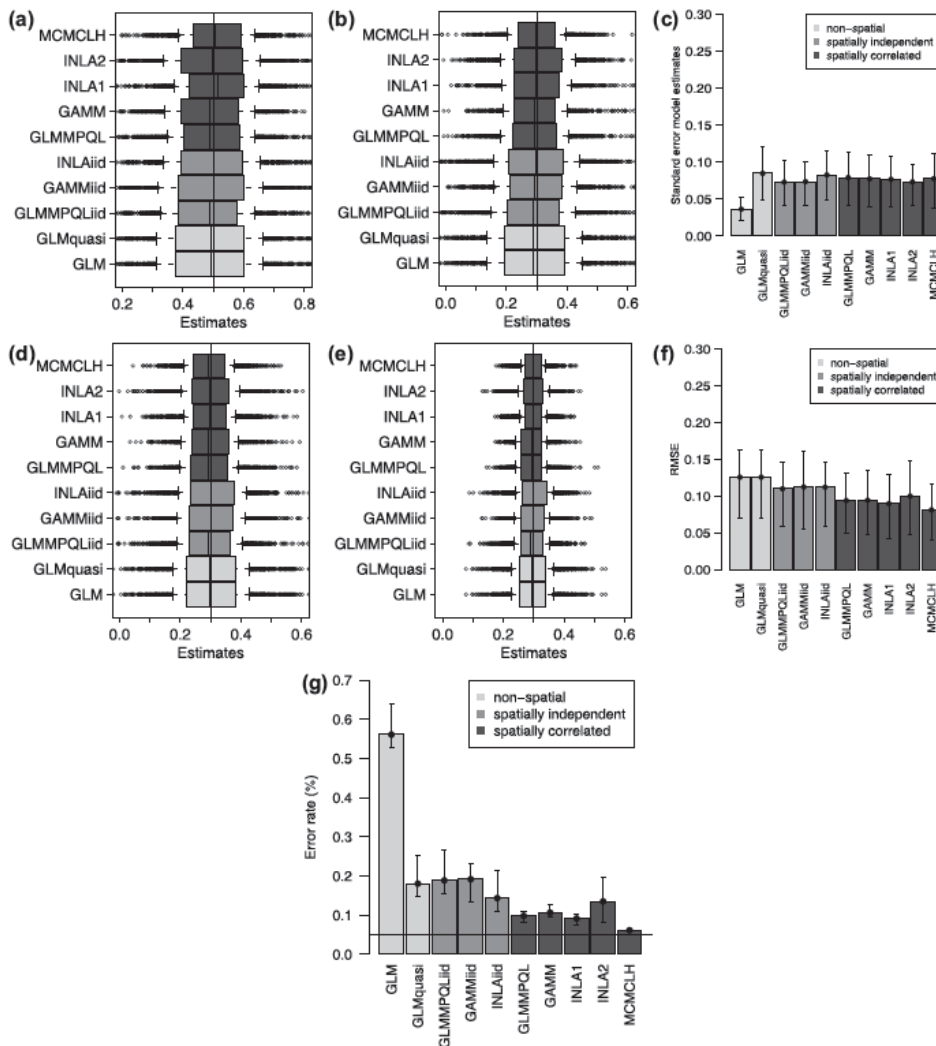


FIG. 3. (a) Type I error rates of some representative regression methods (see Table 1) fitted on over-dispersed count data. Three increasing degrees of extra-spatial over-dispersion were generated as well as one non over-dispersed case. One thousand datasets based on the irregularly-spaced scenario UNGRID.4 (see Table 2) were generated for each case. See Table 1 for abbreviations and Supplementary material Appendix 7 for additional results concerning the estimation of fixed-effects and covariance parameters in over- and under-dispersed cases. (b) Type I error rates of the two Bayesian distance-based methods built upon MCMCLH (see Table 1): MCMCLHexp with the correct exponential correlation function used to generate space dependence in the data, and MCMCLHspher with a misspecified (spherical) correlation structure.

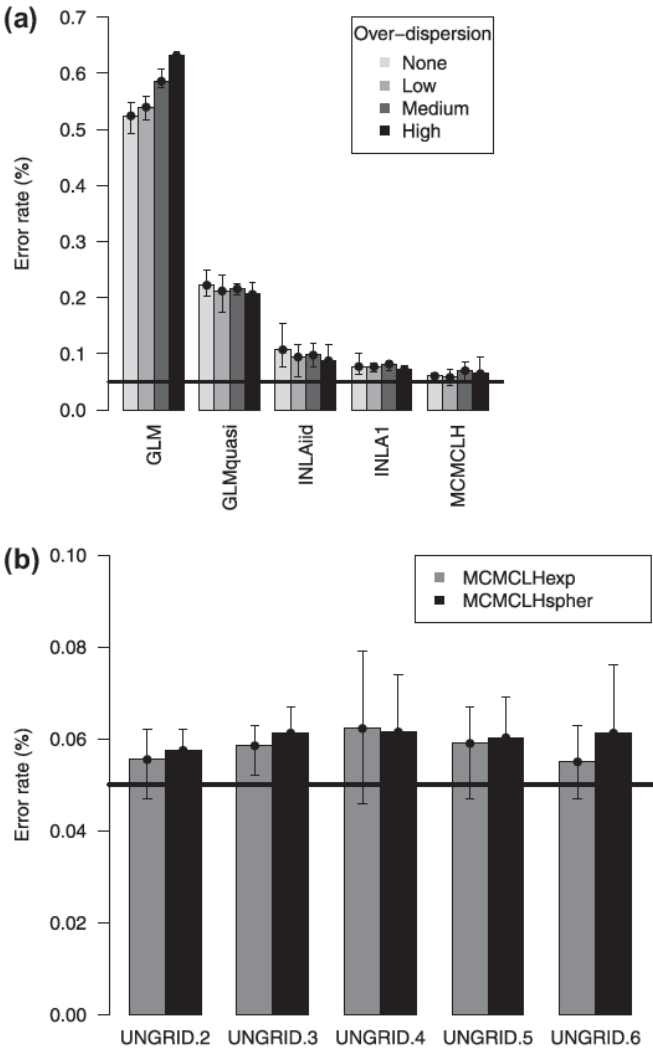


FIG. 4. Differences in mean estimates (shifts) among the representative regression methods of each type (see 1) applied to a single dataset from the representative scenarios GRID.4 and UNGRID.4 (see Table 2) for one quantitative spatial covariate.

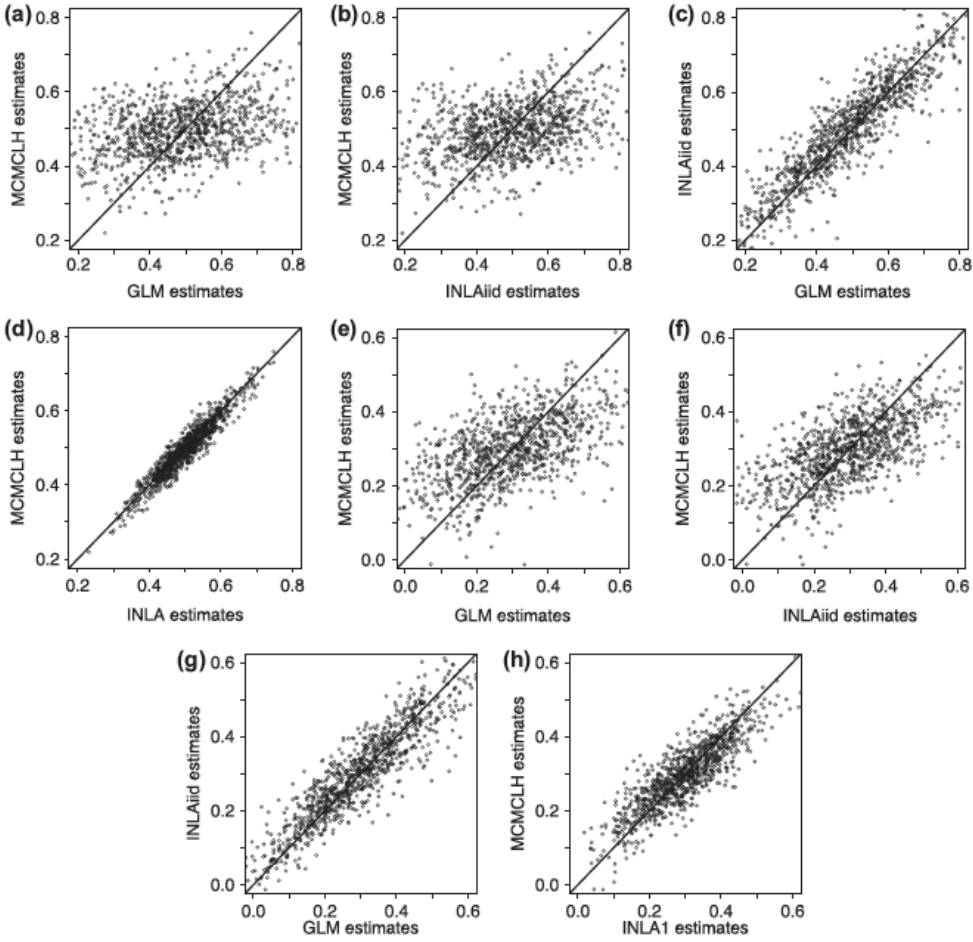
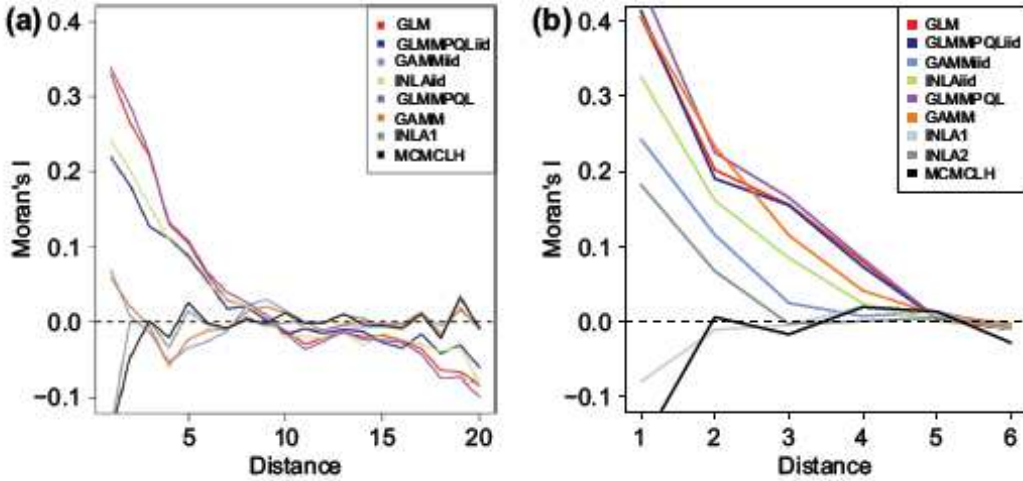


FIG. 5. Moran's I correlograms of the residuals of the fitted methods for (a) a spatial dataset on gridded simulations (GRID.4) and (b) a spatial dataset on irregularly-spaced locations (UNGRID.4). See Table 1 for abbreviations.



Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? - M. Toïgo, Y. Paillet, T. Noblecourt, F. Soldati, F. Gosselin., E. Dauffy-Richard (2013), *Biological Conservation* (2013), 157, 215-224*

Article publié dans *Biological Conservation* (2013), 157, 215-224

Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles?

Authors: Maude Toïgo¹, Yoan Paillet¹, Thierry Noblecourt², Fabien Soldati², Frédéric Gosselin¹, Emmanuelle Dauffy-Richard^{1,*}

1: Irstea, UR EFNO Ecosystèmes forestiers, Domaine des Barres Nogent-sur-Vernisson, F-45290, France

yoan.paillet@irstea.fr, maude.toigo@irstea.fr, frederic.gosselin@irstea.fr,
emmanuelle.dauffy-richard@irstea.fr

2: Office National des Forêts, Laboratoire National d'Entomologie Forestière, 2 rue Charles Péguy Quillan, F-11500, France

thierry.noblecourt@onf.fr, fabien.soldati@onf.fr

*corresponding author:

Emmanuelle Dauffy Richard

Irstea, UR EFNO Ecosystèmes forestiers, Domaine des Barres Nogent-sur-Vernisson, F-45290, France. Tel: 33 2 38 95 03 27. Fax: 33 2 38 95 03 59

emmanuelle.dauffy-richard@irstea.fr

Abstract

Unmanaged forest reserves are designed to preserve or restore typical forest biodiversity, such as forest specialist or dispersal limited forest species. Yet some species groups might be more dependent on specific habitat features than on forest management per se. We therefore investigated the respective influence of forest management abandonment and habitat characteristics on ground beetles in six French forests comprising both managed and unmanaged areas (85 plots). We hypothesized contrasted responses of carabid species richness depending on ecological and life-history traits (habitat affinity, dispersal ability, diet and moisture affinity). Management abandonment favoured only two ecological groups: forest specialists and openland species. For the other groups, management abandonment was not the main driver. Basal area and humus activity – respectively proxies for canopy closure and food supply – increased total species richness and richness of four ecological groups (forest, wingless, moisture indifferent and carnivorous species). Small scale variables, such as ground vegetation structure, most influenced habitat generalists, winged, hygrophilous and xerophilous species. The effect of forest management abandonment may have been limited either because the reserves we studied have been set aside too recently (15 to 45 years ago), or because harvesting in the managed forests was relatively extensive (no clearcutting or slash harvesting). We emphasize the importance of taking stand structure into account to plan for biodiversity conservation in managed forests.

Keywords: forest management; forest reserve; habitat structure; ecological trait; Coleoptera; Carabidae

1. Introduction

Reconciling wood production and biodiversity conservation is one of the main objectives of sustainable forest management. Restoration measures, integrated management, and especially management abandonment in strict forest reserves are among the recommendations to prevent biodiversity loss in sustainably-managed forests (Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2009). By restoring natural dynamics, management abandonment aims to ensure the persistence of forest specialist species, which generally have low dispersal ability and high vulnerability towards human-induced environmental changes (Rainio and Niemelä 2003). In their meta-analysis of European studies, Paillet et al. (2010) showed that forest management has a slightly negative effect on total species richness for different taxa. However, this response varied widely with the taxa considered, and exactly how reserves can fulfil their conservation role remains a challenging issue. Moreover, the persistence of a species within a reserve depends not only on the suitability of the habitat but also on the quality of the surrounding forest matrix (Hunter 1999). For both the reserve and the surrounding matrix, understanding which habitat variables matter, and at which scale, is an important issue for conservation.

Although ground beetles have been widely used to assess the impact of habitat change in various environments (Rainio and Niemelä 2003), most studies analysing the effects of forest management on carabids have shown contrasted results. Depending on the context, forest management can either (i) increase (e.g. Niemela et al. 1993), (ii) decrease (e.g. Magura et al. 2003), (iii) or have no effect on (Magura et al. 2000) the species richness of carabids.

Such results may first indicate that forest management is not the only driver of carabid species richness (du Bus de Warnaffe and Dufrene 2004). Other multiscale processes may influence carabid species richness patterns in managed and unmanaged stands (Barton et al. 2009; Werner and Raffa 2000). At a small scale, microclimatic parameters impact carabid communities (Niemela et al. 2007). For example, soil moisture and light intensity usually positively influence biodiversity (Antvogel and Bonn 2001; Sroka and Finch 2006), which is also dependent on structural elements such as leaf litter and deadwood (Pearce et al. 2003; Sroka and Finch 2006). At the stand scale, in addition to soil conditions (Antvogel and Bonn 2001), stand characteristics such as dominant tree species, compositional or structural heterogeneity, influence carabid assemblages and diversity (du Bus de Warnaffe and Dufrene 2004; Janssen et al. 2009; Taboada et al. 2010). In particular, canopy closure seems to be an important structuring factor with higher levels of richness in open- than in closed-canopy stands (Jukes et al. 2001; Vanbergen et al. 2005). As a consequence, confounding effects may appear when comparing managed and unmanaged forests in uncontrolled conditions with respect to stand development stage, exotic tree species or abiotic conditions (Paillet et al. 2010).

Secondly, the type of biodiversity descriptor used in many studies may constrain the revealed patterns. Species richness, the simplest and most intuitive biodiversity index, does not take into account species characteristics (Bengtsson 1998) such as ecological traits. Yet, these species attributes may determine species responses to environmental variations (Kotze and O'Hara 2003). For example, forest management can be detrimental to forest specialists and species unable to fly (Skłodowski 2006) whereas it favours omnivorous species (Latty et al. 2006).

In this context, our paper aims to assess the relative effects of forest management abandonment and habitat characteristics on ground beetles by comparing carabid richness between mature managed and unmanaged forests. (i) We assessed total species richness and species richness for several ecological groups; (ii) we worked on replicated forest sites at a national scale; and (iii) we controlled for site conditions. We sought to answer the following questions: Does management abandonment (between 15 and 45 years) benefit carabid species richness in mature forests? At the plot and trap scales, which habitat characteristics drive carabid species richness, with a particular attention to basal area? Do habitat characteristics explain the observed patterns of carabid species richness better than management abandonment? Are there contrasted responses to the studied variables among species groups?

We expected that unmanaged forests would support more forest specialist, poorly-dispersing, carnivorous and hygrophilous species than managed forests do. Conversely, managed forests would favour more generalist, openland, easily-dispersing, omnivorous and xerophilous species (see den Boer 1977; Niemela et al. 2007; Purtauf et al. 2005).

2. Materials and methods

2.1 Study sites

Our study was carried out in six French forests (Fig. 1; Table 1), comprising both unmanaged strict reserves and managed areas. No trees in the unmanaged areas had been harvested for at least 15 years (Table 1), whereas the managed areas had been submitted to regular thinning and selective cutting operations. Four of the study sites were located in lowland forests (Auberive; Combe Lavaux; Chizé; Citeaux) and two in mountain forests (Ballons Comtois; Ventron). Within each forest site, plots were selected at random both in reserves and managed areas; this resulted in a 85-plot stratified sampling design (Table 1). The managed plots were selected within a radius of 5km around the forest reserve boundaries, on similar soil types to those observed in the reserves, and in mature stands composed exclusively of native tree species.

2.2 Beetle sampling

Ground beetles were sampled with pitfall traps in the 85 plots. In each plot, three traps were set 10m from the centre point along lines radiating out in three different directions (0, 120 and 240 degrees) to ensure the independence of the traps. Pitfall traps consisted of plastic cups 11cm deep with an opening of 8.5cm in diameter. They were set into the ground so that the top of the cup was levelled with the surface. In order to avoid trap flooding, a roof was set up 5cm above each pitfall trap. Cups were filled with 4cm of a preservative solution (50% propylene glycol saturated with salt and with a few drops of odourless detergent added). Sampling was carried out monthly over a three-month period (Table 1). The carabid beetles were identified to species level based on Hurka (1996), Jeannel (1941) and Coulon et al. (2000) and a reference collection. Specimens were stored either in a 70% alcohol solution or in dry collections.

2.3 Species traits

We clustered inventoried species with respect to their habitat affinity, dispersal ability, diet and moisture affinity:

- four categories of habitat affinity were defined based on Desender et al. (2008) and Coulon et al. (2000): openland species, habitat generalists, forest species comprising forest generalists and forest specialists;
- two categories of dispersal abilities were defined based on flight ability. This can be partially inferred from wing type (Kotze et al. 2011). Based on Desender et al. (2008) and Hurka (1996), we distinguished between wingless (poor dispersers) species and species with at least a few winged individuals (including long-winged and di-polymorphic species, easy dispersers);
- three categories of diet were defined based on Ribera et al. (1999), Turin (2000) and Purtauf et al. (2005): carnivorous, mostly phytophagous and omnivorous species;
- three categories of moisture affinity were defined based on Desender et al. (2008) and Coulon et al. (2000): hygrophilous, xerophilous and moisture-indifferent species.

2.4 Environmental variables

2.4.1 Stand variables

Basal area is a simple measurement of stand structure used by foresters. It indicates the amount of woody material and competition among trees. Here, we used basal area as a proxy for canopy closure and light intensity at ground level (Sonohat et al. 2004). At the plot level, total basal area per hectare was quantified in two steps. The diameter of living trees with a Diameter at Breast Height (DBH) of more than 20cm in lowland forests (resp. DBH > 30cm in mountain forests) was measured whenever the tree was comprised within a fixed relascope angle of 2% (resp. 3%). Practically, this means that, in lowlands, any tree with a

DBH of 60cm was sampled at a maximum distance of 30m from the centre of the plot (resp. 20m in mountains) and accounted for a basal area of 1m²/ha (resp. 2.25m²/ha in mountains). The methods differed between mountain and lowland forests for practical reasons. The diameter of living trees with 7.5<DBH<20cm (resp. 30cm) was measured within a fixed radius of 10m (314m²). In addition, volume of downed deadwood (logs) and standing dead trees (snags) with a diameter > 30cm was measured within a 20m radius. Snags with a diameter < 30cm were measured within a 10m radius, and logs with a diameter < 30cm were measured using Line Intersect Sampling (LIS, Woodall and Williams 2005) on a total length of 60m.

2.4.2 Soil variables

Humus forms were characterised at the plot scale, based on observations at several random locations. Soil organic matter decomposition in the humus layer results from both abiotic and biotic conditions, including stand dynamics (Ponge et al. 2002). Indeed, humus forms (mull, moder, mor) strongly depend on plot topography, vegetation structure and soil biological activities. We adapted the humus index provided by Ponge et al. (2002) to give semi-quantitative values to organic matter accumulation and topsoil biological activity ordered on a scale ranging from 1 to 9 with: 1 (Eumull), 2 (Mesomull), 3 (Oligomull), 4 (Dysmull), 5 (Amphimull), 6 (Hemimoder), 7 (Eumoder), 8 (Dysmorder) and 9 (Mor). A value of 1 indicates low acidification and high biological activity and a value of 9, high acidification and low biological activity. In addition, to characterise differences in abiotic conditions, a pH value was derived from the ground flora community for each plot, using the EcoPlant database (Gégout et al. 2005).

2.4.3 Trap-scale variables

For each ligneous species, saplings (height > 0.5m and DBH < 7.5cm) were counted and seedling cover (height < 0.5m) was estimated within a 1.5m radius around each pitfall trap. We recorded the presence of a herbaceous layer (cover>10%) during the trapping season within a radius of 2m around each pitfall trap. We noted the presence of large living trees (with a DBH larger than 60cm) within a radius of 10m around each pitfall trap and coded it as a binary variable in the analyses.

2.5 Statistical analyses

All the analyses were processed with the R software v. 2.5.1 (R Development Core Team 2007). We compared environmental variables between managed and unmanaged traps with chi-square tests for binary variables and Wilcoxon tests for quantitative variables. We

checked the correlations among environmental variables and dropped collinear variables (e.g. altitude was correlated with pH).

Then, we analysed the response of 12 carabid species groups, defined by ecological and life-history traits, to forest management type (managed vs. unmanaged forests) and habitat characteristics. We worked at the trap level in order to assess the respective influence of trap-scale and plot-scale environmental variables on species richness. We therefore used mixed-effect models (i) to take into account potential spatial correlation among traps within a plot and among plots within a site; (ii) to correct for the overestimation of the degrees of freedom induced by pseudoreplication at the trap level (Pinheiro and Bates 2000) .

Two types of response variables were taken into account. First, total species richness: the number of different species observed per trap cumulated over the whole sampling campaign. Second, for each species trait (habitat affinity, dispersal ability, diet and moisture affinity), partial species richness was calculated as the number of species observed for each modality of the trait (observed per trap over the whole trapping campaign). Each response variable was described for 248 observations corresponding to the total number of studied traps (7 pitfall traps were totally destroyed during the sampling campaign).

We considered different types of explanatory variables for species richness: (i) plot-scale variables: management type, basal area – used as a canopy closure proxy, deadwood volume, humus index, soil pH; (ii) trap-scale variables: density of saplings, seedling cover, presence of herbaceous layer and presence of large trees around each trap. As a consequence, for each response variable (total species richness and species richness of ecological groups based on species trait), we compared the effect of management type and habitat variables, by seeking the best explanatory variables among four sets of models built as follows (31 models): (i) simple main environmental effect: one-term model for each potential explanatory variable; (ii) additional effect of basal area or (iii) management type: two-term models systematically including basal area or management type and one other variable; (iv) additional effect of management and basal area: three-term models including management type, basal area and another variable (Table 2). As species richness strongly depends on sampling effort, and to take into account occasional destruction of traps during the sampling campaign, a correction factor was included as a fixed effect in each model (i.e. the logarithm of the number of trapping periods pooled for a given trap).

We used generalized linear mixed models (GLMM) with quasi-Poisson method to account both for over- and under-dispersion. We used the lmer function in the lme4 R package (with the default Laplace approximation for the log-likelihood). By modelling forest site and plot as nested random effects, we introduced hierarchical random effects to take into account the geographical structure of the sampling design. Indeed, we expected plots located within the same forest site (resp. traps within the same plot) to be more similar than plots taken from

different forest sites (resp. traps in different plots). We ran models only for response variables with at least 40 non-null values (this meant that phytophagous species richness was not analysed). Following Harrell (2001), we ran multiple regression models only for response variables with a minimum of 100 non-null values to avoid over-parameterisation. For response variables showing between 40 and 100 non-null values, we ran simple regression models. Model selection was based on quasi-Akaike information criterion corrected for small samples (QAICc, Akaike 1974) and Akaike weights (interpreted as an indication of the relative goodness of fit of the different models Bolker 2008, p. 284). The model with the lowest QAICc and highest weight was systematically chosen as the best model.

3. Results

3.1 Structure of environmental variables and beetle samples

None of the studied environmental variables differed between managed and unmanaged plots (Table 3). Only seedling cover, pH and deadwood tended to be higher in unmanaged than in managed forests ($p < 0.1$).

Over the three sampling periods, a total of 7916 individuals distributed into 45 carabid species were collected (Appendix 1). Forest species (without distinction between generalists and specialists) showed the highest species richness with 25 species (56% of the total species richness), we observed 22 winged species (49% of the total species richness), 24 moisture indifferent species (53% of the total species richness) and 35 carnivorous species (78% of the total species richness, Appendix 2).

3.2 Response of carabid beetles

Total species richness best responded to the two-term model including basal area and humus (weight=25%; Table 4). Total species richness increased with basal area and decreased with humus index (Fig. 2, Table 5).

Habitat generalist species were negatively influenced by seedling cover (weight=28%; Table 4 and Table 5). Openland species richness was higher in unmanaged than in managed forests (weight=41%). Forest species richness increased with basal area and humus activity (weights=17%). Active humus forms supported more forest generalist species than less active ones (weight=19%). Forest specialist species were positively influenced by management abandonment type, but the weight of this model was rather low (weight=8%). Wingless species richness increased with basal area and decreased with humus index (weight=20%; Tables 4 and 5). The presence of a herbaceous layer had a positive effect on winged species richness (weight=31%).

Omnivorous species richness increased with pH (weight=26%, Tables 4 and 5). Carnivorous species richness increased with basal area and decreased with humus index (weight=13%). Xerophilous species richness was negatively influenced by seedling cover (weight=55%; Tables 4 and 5). Hygrophilous species richness increased with sapling cover (weight=19%). Moisture-indifferent species richness increased with basal area and decreased with humus index (weight=13%).

4. Discussion

4.1 Forest management abandonment favours forest specialists and openland species

Forest management abandonment in mature stands benefitted forest specialists as expected from the literature (Niemela et al. 2007). Indeed, wood harvesting negatively affects some forest specialist species unable to recover from clearcutting during a rotation (Niemela et al. 2007; Sklodowski 2006; Spence et al. 1996). Either habitat preferences or dispersal limitations may prevent these species from recolonising harvested stands in managed forests (Niemela et al. 1993; Spence et al. 1996). To date, the positive role of management abandonment on forest specialist species has typically been described by comparing unmanaged forests with much younger managed stands or with plantations of exotic tree species (e.g. Magura et al. 2003; Spence et al. 1996). This apparently positive effect may actually result from differences in stand development stages (Koivula et al. 2002) or in tree species composition (Fuller et al. 2008), rather than from management per se. Indeed, when comparing mature managed and unmanaged forests, other studies have not detected any difference in the total species richness or in the abundance of specialist species (Latty et al. 2006; Niemela et al. 1988; Niemela et al. 1993; Spence et al. 1996; Werner and Raffa 2000). Conversely, we showed that forest management may also impact carabid diversity in equivalent mature stages and did benefit forest specialists. This result supports the fact that the loss of specialist species may be due to human influence (Kotze and O'Hara 2003).

Surprisingly, forest management abandonment also benefitted the richness of openland species. Indeed, we expected openland species to be more numerous in managed than in unmanaged forests since timber harvesting creates open areas (Niemela et al. 1993). Yet, in mature managed forests, thinning or selective cutting probably does not create enough openings in the canopy to enable colonisation by open-habitat species (Atlegrim et al. 1997; Koivula 2002; Niemela et al. 2007). This may also imply that the unmanaged forests have a more open – or at least a more heterogeneous – horizontal structure than the mature managed forests (Vanbergen et al. 2005). In turn, species with different ecological requirements, such as openland and forest specialist species may be favoured by heterogeneous light conditions. However, our results should be interpreted cautiously since the openland group only relies on a few species distributed unequally among our study sites.

For instance, only one species (*Carabus monilis*) represented most of the occurrences in the openland species group (see Appendix 1). Indeed, this species is sometimes classified as habitat generalist (Coulon et al. 2000; Koch 1989). In this sense, further analyses aiming at specifying species ecological traits appear necessary.

More generally, forest management had no effect on habitat generalist, winged, wingless, omnivorous and carnivorous species in our study. This could be linked to the extensive harvesting methods (i.e. thinning or selective cutting) currently being applied in the managed forests, especially if we compare with more intensive methods such as clearcutting or slash harvesting. Indeed, studies in Fennoscandia have shown that thinning and selective cutting do not particularly affect ground beetle assemblages (Atlegrim et al. 1997; Koivula 2002). The limited differences we found between managed and unmanaged forests may also stem from the fact that management abandonment was too recent in the reserves we studied (i.e. 15 to 40 years) to generate distinctive habitat features beneficial to carabids.

4.2 Stand characteristics and soil conditions shape carabid species richness of several ecological groups

4.2.1 Plot- and trap-scale characteristics

At the plot scale, basal area positively influenced total, forest, wingless, moisture-indifferent and carnivorous species richness. Stand basal area is usually interpreted as a canopy-closure gradient (Sonohat et al. 2004). As observed in our results for forest species richness, high basal area usually promotes shade-dependant species (Jukes et al. 2001). However, canopy closure can have opposite effects on carabid species richness depending on the tree species involved, the developmental stage or the stand structure. For example, in Canada, the number of ground-dwelling beetle species increases with the basal area of balsam fir and medium-size trees while it tends to decrease with that of black spruce (Janssen et al. 2009). Furthermore, in the mature-stand context of our study, stands with high basal areas and large trees may provide a relatively stable environment suitable for low-dispersal species sensitive to disturbance. High levels of basal area indeed favoured wingless species richness, in accordance with the hypothesis that species with low dispersal power are generally more sensitive to habitat change than well-dispersing species, due to their inability to disperse between suitable habitats (den Boer 1977).

At the trap-scale, micro-environmental characteristics also influenced carabid assemblages. Vegetation structure is often interpreted in terms of microclimatic conditions (Antvogel and Bonn 2001; Barton et al. 2009). For example, places where seedlings and saplings develop could correspond to moister situations favourable to hygrophilous species and detrimental to habitat generalists and xerophilous species. Additionally, winged species are positively influenced by herbaceous layer possibly resulting from canopy gaps. The positive effect of

herb cover and the negative effect of shrub cover on total species richness have already been documented (Jukes et al. 2001; Taboada et al. 2010). According to our results, these effects seem to depend on species traits.

4.2.2. Soil pH and humus forms

The composition and diversity of carabid assemblages depend on soil organic matter (Jukes et al. 2001; Taboada et al. 2006) and soil pH (Antvogel and Bonn 2001), especially on leaf litter cover, depth and quality (Antvogel and Bonn 2001; Guillemain et al. 1997; Sroka and Finch 2006). Accordingly, our results are consistent with the previously observed increase of carabid species richness with the decrease of litter thickness (Guillemain et al. 1997), soil organic content (Jukes et al. 2001) and the increase in soil pH (Magura et al. 2003). These relationships are often interpreted in terms of prey availability (Baguette 1993; Guillemain et al. 1997). Indeed, earthworms, collembola and dipteran larvae, which constitute a diverse potential food resource for carabids, are more abundant in mull humus forms where they play an active role in litter alteration (Ponge et al. 2002; Salmon et al. 2006). On another hand, a higher soil pH can induce a more diverse floristic community (Chytry et al. 2010) and improves the vegetal food supply for omnivorous species, which could explain the observed patterns for this group.

4.3 Convergences in the responses of ecological groups

Total species richness does not take into account the identity and ecological affinity of species nor their response to the studied gradients (Noss 1990). Therefore, analysing species richness of ecological groups based on habitat affinities (habitat and moisture affinities), life history traits (dispersal power) or functional traits (diet) may prove to be more relevant in determining biodiversity patterns, drivers and potential mechanisms, and consequently may better allow researchers to derive sound conservation orientations (Kotze and O'Hara 2003). For these reasons, we based our approach on this pluralistic and more mechanistic view of biodiversity response to environmental change. Yet surprisingly, our results indicate rather convergent responses of carabids to environmental change. Four and five out of twelve species groups responded positively to stand basal area and active humus forms, respectively. Moreover, the response of these groups was similar to that of total species richness. This result may be due to the fact that our species pool, restricted to mature forest stands, was mainly composed of forest species (26 out of 45 species) and that the groups considered were partially nested: 17 out of 25 forest species and 18 out of 35 carnivorous species were wingless; 21 out of 25 forest species were moisture-indifferent. Despite these limitations, we still support the use of species ecological attributes in addition to total species richness to better separate convergent from divergent biodiversity responses

to environmental changes. In addition, in large-scale bio-geographical studies, using ecological species attributes may help to highlight general patterns that cannot be detected at the species level, since the species pools might be too different among sites to analyse species responses with a sufficient number of occurrences. However, analysing species responses would be a useful complementary approach (Niemela et al. 2007).

5. Conclusions

Forest management abandonment benefited specialist species with contrasted ecological requirements: forest specialist and openland species. The richness of forest, wingless and carnivorous species was mostly affected by specific habitat features and especially increased by basal area and active humus forms. Consequently, the most forest-specific and dispersal-limited component of carabids (i.e. forest-specialists and wingless species) require either unmanaged or mature stands with a closed canopy. In terms of conservation, such stands may therefore play an important role both in managed and unmanaged forests. Based on these results, we cannot exclude that a more intensive silviculture which reduces total basal area might erode forest carabid biodiversity. Nevertheless, the relatively low magnitude of these results may be attributed either to the rather extensive style of forest management in our study sites (thinning, selective cutting) or to the relatively recent abandonment of forest management in the reserves (15 to 45 years).

6. Acknowledgments

We are grateful to S. Bailey, J. Fleury, G. Goujon, C. Moliard, B. Nusillard, C. Ricou (Irstea) for field and laboratory work. We are indebted to T. Barnouin (Office National des Forêts), N. Debaive (Réserves Naturelles de France) and all local forest managers for field work during the sampling campaigns. Thanks to R. Chevalier (Irstea) for providing pH and humus data. V. Moore strongly improved language of this manuscript. Three anonymous reviewers' comments strongly improved the quality of this paper. This research was granted by the French ministry in charge of Ecology (convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB) and the "Biodiversité et Gestion Forestière" program (convention GNB n°2100214651) and the National Forestry Board ("Office National des Forêts", convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008).

References

- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transaction on Automatic Control* 19, 716-723.
- Antvogel, H., Bonn, A., 2001. Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography* 24, 470-482.
- Atlegrim, O., Sjöberg, K., Ball, J.P., 1997. Forestry effects on a boreal ground beetle community in spring: Selective logging and clear-cutting compared. *Entomologica Fennica* 8, 19-26.
- Baguette, M., 1993. Habitat selection of carabid beetle in deciduous woodlands of southern Belgium. *Pedobiologia* 37, 365-378.
- Barton, P.S., Manning, A.D., Gibb, H., Lindenmayer, D.B., Cunningham, S.A., 2009. Conserving ground-dwelling beetles in an endangered woodland community: Multi-scale habitat effects on assemblage diversity. *Biological Conservation* 142, 1701-1709.
- Bengtsson, J., 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10, 191-199.
- Bolker, B.M., 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton University Press, Princeton, N. J., USA.
- Chytrý, M., Danihelka, J., Axmanová, I., Božková, J., Hettenbergerová, E., Li, C.F., Rozbrojová, Z., Sekulová, L., Tichý, L., Vymazalová, M., Zelený, D., 2010. Floristic diversity of an eastern Mediterranean dwarf shrubland: The importance of soil pH. *Journal of Vegetation Science* 21, 1125-1137.
- Coulon, J., Marchal, P., Pupier, R., Richoux, P., Allemand, R., Genest, L.C., Clary, J., 2000. *Coléoptères de Rhône-Alpes : Carabiques et Cicindèles*. Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon et Société Linnéenne de Lyon, Lyon.
- den Boer, P.J., 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Vennman & Zonen*, Wageningen.
- Desender, K., Dekoninck, W., Maes, D., Crevecoeur, m.m.v.L., Dufrière, M., Jacobs, M., Lambrechts, K., Pollet, M., Stassen, E., Thys, N., 2008. Een nieuwe verspreidingsatlas van de loopkevers en zandloopkevers (Carabidae) in België, pp. 184-. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- du Bus de Warnaffe, G., Dufrene, M., 2004. To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. *Ecography* 27, 701-714.
- Fuller, R.J., Oliver, T.H., Leather, S.R., 2008. Forest management effects on carabid beetle communities in coniferous and broadleaved forests: implications for conservation. *Insect Conservation and Diversity* 1, 242-252.
- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16, 257-260.
- Guillemain, M., Loreau, M., Daufresne, T., 1997. Relationships between the regional distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and the abundance of their potential prey. *Acta Oecologica* 18, 465-483.

- Harrell, F.E., 2001. Regression modeling strategies, with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis. Springer, New York, USA.
- Hunter, M.L.J. ed., 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hurka, K., 1996. Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlin.
- Janssen, P., Fortin, D., Hebert, C., 2009. Beetle diversity in a matrix of old-growth boreal forest: influence of habitat heterogeneity at multiple scales. *Ecography* 32, 423-432.
- Jeannel, R., 1941. Faune de France. Coléoptères carabiques, Lechevallier edn. Office central de Faunistique, Paris.
- Jukes, M.R., Peace, A.J., Ferris, R., 2001. Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *Forest Ecology and Management* 148, 271-286.
- Koch, K., 1989. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Band E1 : Carabidae-Micropeplidae. Goecke & Evers, Krefeld.
- Koivula, M., 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce stands. *Annales Zoologici Fennici* 39, 131-149.
- Koivula, M., Kukkonen, J., Niemela, J., 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11, 1269-1288.
- Kotze, D.J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M., Lövei, G.L., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzolotto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada, A., Turin, H., Zetto, T., 2011. Forty years of carabid beetle research in Europe - from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *Zookeys* 100, 55-148.
- Kotze, D.J., O'Hara, R.B., 2003. Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia* 135, 138-148.
- Latty, E.F., Werner, S.M., Mladenoff, D.J., Raffa, K.F., Sickley, T.A., 2006. Response of ground beetle (Carabidae) assemblages to logging history in northern hardwood-hemlock forests. *Forest Ecology and Management* 222, 335-347.
- Magura, T., Tothmeresz, B., Bordan, Z., 2000. Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera : Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93, 95-102.
- Magura, T., Tothmeresz, B., Elek, Z., 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity and Conservation* 12, 73-85.
- Niemela, J., Haila, Y., Halme, E., Lahti, T., Pajunen, T., Puntila, P., 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Annales Zoologici Fennici* 25, 107-119.
- Niemela, J., Koivula, M., Kotze, D.J., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation* 11, 5-18.

- Niemela, J., Spence, J.R., Langor, D., Haila, Y., Tukia, H., 1993. Logging and boreal ground-beetle assemblages on two continents: implications for conservation, In Perspectives on insect conservation. eds K.J. Gaston, T.R. New, M.J. Samways, pp. 29-50. Intercept Limited, Andover (United Kingdom).
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity - A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355-364.
- Paillet, Y., Berges, L., Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Romermann, M., Bijlsma, R.J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Meszaros, I., Sebastia, M.T., Schmidt, W., Standovar, T., Tothmeresz, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101-112.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., McKee, J., Pedlar, J., McKenney, D., 2003. Influence of habitat and microhabitat on carabid (Coleoptera : Carabidae) assemblages in four stand types. *Canadian Entomologist* 135, 337-357.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer, New-York, USA.
- Ponge, J.F., Chevalier, R., Loussot, P., 2002. Humus index: An integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1996-2001.
- Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V., 2005. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142, 458-464.
- R Development Core Team, 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12, 487-506.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I., Abernethy, V.J., 1999. A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici* 36, 21-37.
- Salmon, S., Mantel, J., Frizzera, L., Zanella, A., 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *Forest Ecology and Management* 237, 47-56.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2009. Sustainable Forest Management, Biodiversity and Livelihoods: A Good Practice Guide, p. 47 + iii pages., Montréal.
- Sklodowski, J.J., 2006. Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera : Carabidae) in Bialowieza Forest, Poland: from primeval forests to managed woodlands of various ages. *Entomologica Fennica* 17, 296-314.
- Sonohat, G., Balandier, P., Ruchaud, F., 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* 61, 629-641.
- Spence, J.R., Langor, D.W., Niemela, J., Carcamo, H.A., Currie, C.R., 1996. Northern forestry and carabids: The case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici* 33, 173-184.
- Sroka, K., Finch, O.D., 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Insect Conservation* 10, 335-350.

- Taboada, A., Kotze, D.J., Tarrega, R., Salgado, J.M., 2006. Traditional forest management: Do carabid beetles respond to human-created vegetation structures in an oak mosaic landscape? *Forest Ecology and Management* 237, 436-449.
- Taboada, A., Tarrega, R., Calvo, L., Marcos, E., Marcos, J.A., Salgado, J.M., 2010. Plant and carabid beetle species diversity in relation to forest type and structural heterogeneity. *European Journal of Forest Research* 129, 31-45.
- Turin, H., 2000. *De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie (Coleoptera, Carabidae)*. KNNV Uitgeverij & EIS, Leiden.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Watt, A.D., Niemela, J., 2005. Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. *Ecography* 28, 3-16.
- Werner, S.M., Raffa, K.F., 2000. Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecology and Management* 139, 135-155.
- Woodall, C., Williams, M.S., 2005. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program, In *General Technical Report - North Central Research Station*. p. 47. USDA Forest Service.

Tables and figures

Fig. 1 Location of the six forests studied. Each site includes an unmanaged (strict reserve) and a managed forest area.

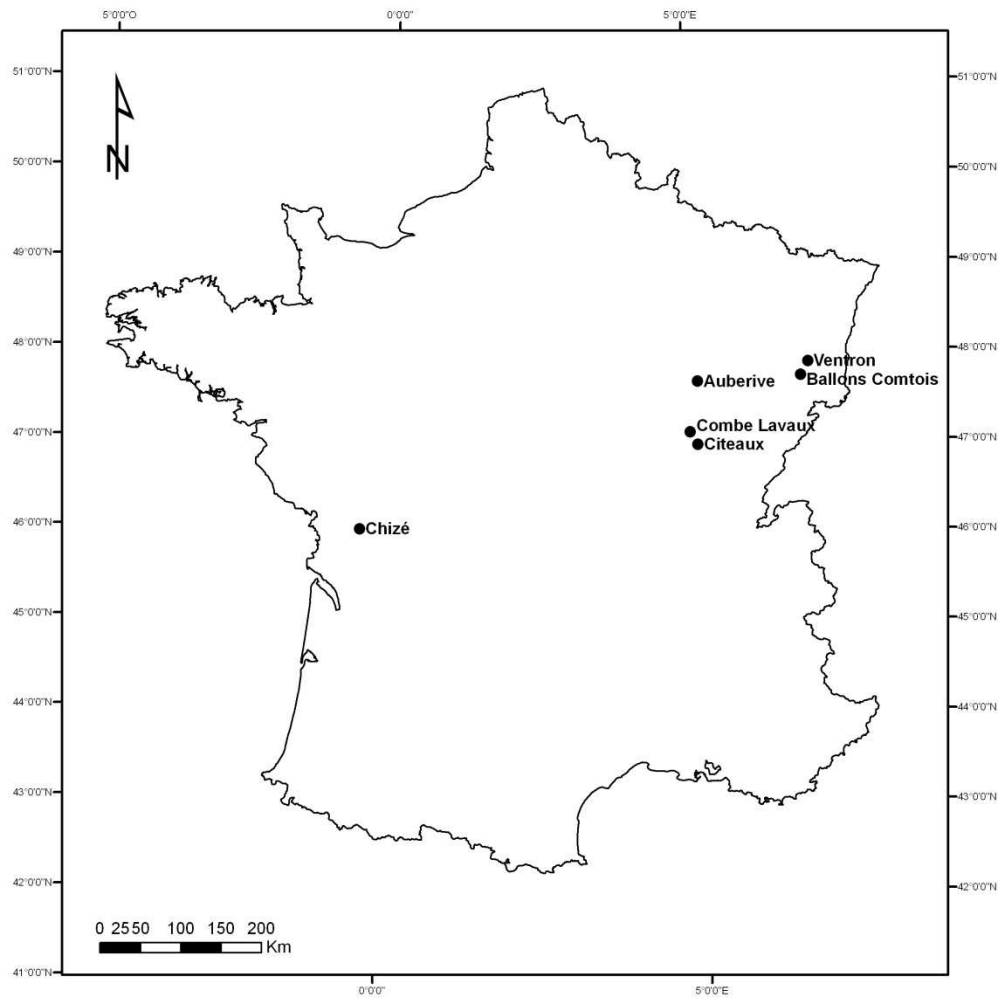
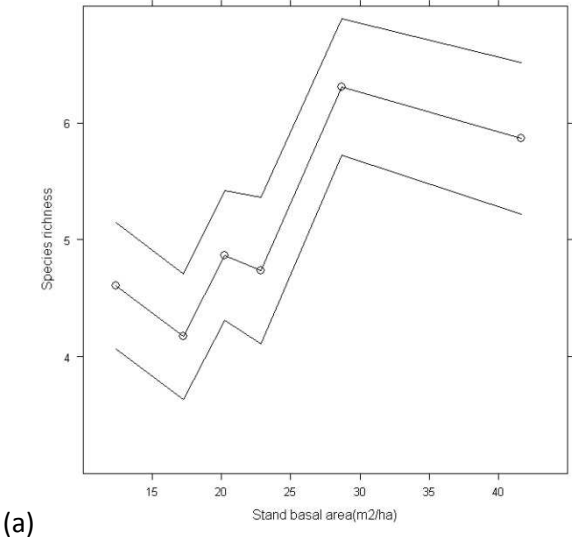
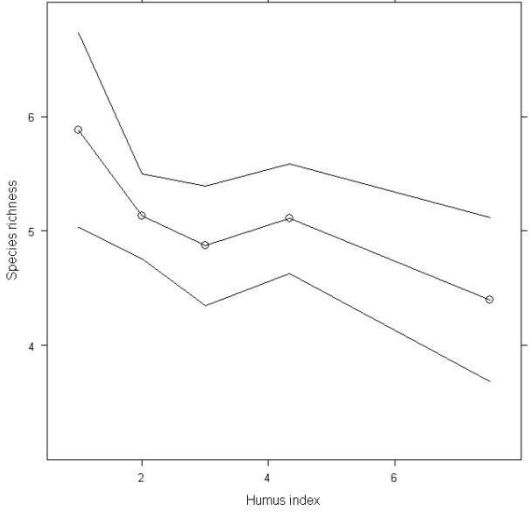


Fig. 2 Relationship between total species richness, and (a) stand basal area or (b) humus index based on raw data. Humus index varies from 1 (Eumull) to 9 (Mor, see text for further details). Each open dot represents the mean value for 40 observations (i.e. traps) for basal area (resp. 20 observations for humus index), grouped in ascending order of basal area (resp. humus index). Upper and lower lines represent the 95% confidence intervals (see Harrell 2001 for details on these types of graphical representations).



(a)



(b)

Table 1 Study sites characteristics and number of plots in each site.

Site characteristics	Auberive	Chizé	Citeaux	Combe Lavaux	Ventron	Ballons comtois
Mean elevation (m)	440	73	200	413	920	1030
Substrate type	Calcareous	Calcareous	Acidic	Calcareous	Acidic	Acidic
Time since abandonment (years)	40	15	45	30	20	>20
Surface area of unmanaged forest reserve (ha)	280	2579	29	300	300	270
Forest type	Mixed beech-oak lowland forest	Mixed beech-oak-hornbeam lowland forest	Oak lowland forest	Mixed beech-oak lowland forest	Mixed beech-fir mountain forest	Mixed beech-fir mountain forest
Management applied in the managed areas	Uneven-aged management	Even-aged management	Even-aged management	Even-aged management	Uneven-aged management	Uneven-aged management
Plot distribution						
Number of plots in managed and unmanaged forests	10 + 10	11 + 11	6 + 6	4 + 4	4 + 4	8 + 7
Sampling period	April-June	May-July	May-July	May-July	June-August	mid June-mid September
Year	2009	2010	2010	2010	2009	2010

Table 2 Model sets used to study the link between carabid species richness and management type, habitat structure, trap-scale and soil variables. M = management type (managed vs. unmanaged); BA = total Basal Area per plot.

Model set	Model number	Model composition
one factor model	[0]	Null
	[1]	M
	[2]	BA
	[3]	Sapling density
	[4]	Seedling cover
	[5]	Herbaceous layer
	[6]	Large tree
	[7]	Deadwood
	[8]	pH
	[9]	Humus
additive basal area	[10]	BA + Sapling density
	[11]	BA + Seedling cover
	[12]	BA + Herbaceous layer
	[13]	BA + Large tree
	[14]	BA + Deadwood
	[15]	BA + pH
	[16]	BA + Humus
additive management type	[17]	M + Sapling density
	[18]	M + Seedling cover
	[19]	M + Herbaceous layer
	[20]	M + Large tree
	[21]	M + Deadwood
	[22]	M + pH
	[23]	M + Humus
	[24]	M + BA
additive management type and basal area	[25]	M + BA + Sapling density
	[26]	M + BA + Seedling cover
	[27]	M + BA + Herbaceous layer
	[28]	M + BA + Large tree
	[29]	M + BA + Deadwood
	[30]	M + BA + pH
	[31]	M + BA + Humus

Table 3 Comparison of the explanatory variables between managed and unmanaged plots. MAN=managed plots; UNM= unmanaged plots. DBH = Diameter at Breast Height. Chi-square tests were used for proportions and Wilcoxon tests for quantitative variables. SD = Standard Deviation.

	MAN	UNM	p-value
Number of traps	127	121	
Trap scale variables			
Mean number of saplings per trap (SD)	1.9 (3.6)	2.0 (3.8)	0.84
Mean seedling cover (%) per trap (SD)	4.9 (6.3)	6.8 (13.0)	0.10
Proportion of traps with herbaceous layer	49.6	43.8	0.43
Proportion of traps with large tree (DBH > 60cm)	27.6	31.4	0.60
Plot scale variables			
		25.0	
Mean plot basal area (m ² /ha) (SD)	22.5 (6.8)	(11.7)	0.44
	20.9	34.3	
Mean deadwood volume (m ³) (SD)	(24.6)	(35.5)	0.09
Mean humus index (SD)	2.7 (1.5)	2.8 (1.8)	0.89
Mean pH (SD)	5.9 (0.9)	6.0 (0.9)	0.09

Table 4 Model selection (GLMM with quasi-Poisson method) based on quasi-Akaike Information Criteria corrected for small samples (QAICc) and Akaike weights (W) for total species richness and species richness per group (habitat affinity, dispersal ability, diet, moisture affinity). The model with the highest Akaike weight was systematically chosen. The weights of the selected models are in bold characters. We ran additive models only for response variables with more than 100 occurrences. Model [21] for total species richness did not converge. M = management type (managed vs. unmanaged); BA = total Basal Area per plot.

Model number		Total species richness		Habitat generalist		Openland		Forest		Forest generalists		Forest specialists		Wingless		Winged		Carnivorous		Omnivorous		Hygrophilous		Xerophilous		Moisture-Indifferent	
		QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W
[0]	Null	225.9	0.04	178.3	0.12	191.5	0.07	210.2	0.05	179.3	0.04	241.8	0.03	214.7	0.04	263.6	0.09	223.2	0.05	211.1	0.04	181.5	0.12	188.3	0.04	205.3	0.05
[1]	M	226.6	0.02	178.0	0.14	188.0	0.41	212.2	0.02	179.3	0.04	239.7	0.08	215.8	0.02	264.7	0.05	223.7	0.04	213.0	0.02	180.8	0.17	185.2	0.2	207.4	0.02
[2]	BA	225.2	0.05	180.1	0.05	193.2	0.03	210.0	0.06	181.3	0.02	241.1	0.04	213.7	0.07	265.6	0.03	223.0	0.05	212.6	0.02	183.5	0.04	188.9	0.03	205.0	0.06
[3]	Sapling density	227.9	0.01	180.3	0.04	192.7	0.04	212.2	0.02	180.1	0.02	243.1	0.01	216.7	0.02	264.7	0.05	225.0	0.02	212.0	0.03	180.5	0.19	190.2	0.02	207.3	0.02
[4]	Seedling cover	226.7	0.02	176.6	0.28	192.2	0.05	211.0	0.05	181.0	0.02	242.8	0.02	214.5	0.05	265.4	0.04	223.8	0.04	213.2	0.02	183.0	0.06	183.2	0.55	204.8	0.07
[5]	Herbaceous presence	227.0	0.02	177.9	0.15	189.7	0.18	212.2	0.02	181.1	0.02	243.9	0.01	216.7	0.02	261.2	0.31	224.1	0.03	213.1	0.02	182.2	0.09	187.6	0.06	207.2	0.02
[6]	Large tree	227.0	0.02	180.4	0.04	193.4	0.03	210.2	0.05	181.4	0.02	241.7	0.03	216.6	0.02	265.5	0.04	224.6	0.02	213.1	0.02	183.4	0.05	190.4	0.02	205.4	0.05
[7]	Deadwood	228.0	0.01	180.3	0.05	191.5	0.07	212.1	0.02	180.9	0.02	253.4	0.00	216.6	0.02	265.1	0.05	225.3	0.02	211.7	0.03	183.3	0.05	190.1	0.02	207.4	0.02
[8]	pH	228.0	0.01	179.4	0.07	191.8	0.06	211.1	0.03	181.4	0.02	243.5	0.02	216.3	0.02	261.6	0.26	224.7	0.02	207.6	0.26	181.7	0.11	188.0	0.05	206.2	0.03
[9]	Humus	224.4	0.08	179.7	0.06	191.9	0.06	209.4	0.08	176.4	0.19	243.1	0.01	214.1	0.06	264.1	0.07	222.9	0.06	213.1	0.02	181.4	0.12	190.4	0.02	205.0	0.06
[10]	BA + Sapling density	227.3	0.02					212.1	0.02	182.7	0.01	242.5	0.02	215.9	0.02			225.1	0.02	213.3	0.02					207.0	0.02
[11]	BA + Seedling cover	226.3	0.03					210.6	0.04	182.9	0.01	242.3	0.02	213.9	0.06			223.9	0.04	214.8	0.01					204.8	0.07
[12]	BA + Herbaceous presence	226.0	0.03					211.9	0.02	183.0	0.01	243.1	0.01	215.7	0.03			223.5	0.04	214.7	0.01					206.8	0.03
[13]	BA + large tree	227.0	0.02					210.8	0.04	183.3	0.01	241.9	0.03	215.9	0.02			224.8	0.02	214.5	0.01					205.9	0.04
[14]	BA + Deadwood	227.1	0.02					211.3	0.03	182.5	0.01	243.1	0.02	215.9	0.02			224.6	0.02	213.3	0.01					207.0	0.02
[15]	BA + pH	227.3	0.02					211.2	0.03	183.3	0.01	243.0	0.02	215.7	0.07			224.8	0.02	208.1	0.2					206.2	0.03
[16]	BA +	222.0	0.25					207.9	0.17	177.9	0.09	241.3	0.04	211.6	0.2			221.2	0.14	214.6	0.01					203.5	0.13

Model number	Total species richness		Habitat generalist		Openland		Forest		Forest generalists		Forest specialists		Wingless		Winged		Carnivorous		Omnivorous		Hygrophilous		Xerophilous		Moisture-Indifferent			
	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W	QAICc	W		
	Humus																											
[17]	M + Sapling density	228.7	0.01			214.2	0.01	181.0	0.02	241.0	0.04	217.9	0.01			225.8	0.01	213.9	0.01							209.3	0.01	
[18]	M + Seedling cover	227.7	0.01			212.6	0.02	180.8	0.02	241.0	0.04	215.9	0.02			224.6	0.03	215.1	0.01							207.0	0.02	
[19]	M + Herbaceous presence	227.6	0.02			214.1	0.01	181.2	0.02	241.7	0.03	217.8	0.01			224.4	0.03	215.0	0.01							209.3	0.01	
[20]	M + Large tree	227.9	0.01			212.2	0.02	181.4	0.02	239.9	0.08	217.7	0.01			225.3	0.02	215.0	0.01							207.5	0.02	
[21]	M + Deadwood	-	-			213.9	0.01	181.3	0.02	241.6	0.03	217.9	0.01			225.5	0.02	213.4	0.01							209.5	0.01	
[22]	M + pH	228.7	0.01			213.0	0.01	181.4	0.02	241.2	0.04	217.4	0.01			225.1	0.02	209.4	0.11							208.1	0.01	
[23]	M + Humus	224.9	0.06			211.3	0.03	176.6	0.18	240.7	0.05	215.1	0.04			223.2	0.05	215.0	0.01							207.0	0.02	
[24]	M + BA	226.7	0.02			212.1	0.02	180.9	0.02	240.4	0.06	215.5	0.03			224.3	0.03	214.6	0.01							207.1	0.02	
[25]	M + BA + Sapling density	228.7	0.01			214.2	0.01	182.4	0.01	241.8	0.03	217.6	0.01			226.4	0.01	215.3	0.01							209.2	0.01	
[26]	M + BA + Seedling cover	227.9	0.01			212.7	0.02	182.4	0.01	241.9	0.03	215.8	0.02			225.3	0.02	216.7	0.00							207.0	0.02	
[27]	M + BA + Herbaceous presence	227.4	0.02			214.0	0.01	182.7	0.01	242.3	0.02	217.4	0.01			224.8	0.02	216.7	0.00							208.9	0.01	
[28]	M + BA + Large tree	228.4	0.01			213.0	0.01	183.0	0.01	241.2	0.04	217.6	0.01			226.2	0.01	216.5	0.00							208.0	0.01	
[29]	M + BA + Deadwood	228.3	0.01			213.4	0.01	182.7	0.01	241.9	0.03	217.6	0.01			225.5	0.02	215.1	0.01							209.1	0.01	
[30]	M + BA + pH	228.8	0.01			213.4	0.01	182.9	0.01	242.1	0.02	217.4	0.01			226.0	0.01	209.9	0.08							208.3	0.01	
[31]	M + BA + Humus	223.5	0.12			210.0	0.06	177.4	0.11	240.6	0.05	213.4	0.08			222.5	0.07	216.6	0.01							205.7	0.05	

Table 5 Parameter estimations of the best model for each response variable derived from generalised mixed-effect models with quasi-Poisson method. Basal area and deadwood volume were site-centered for the analysis. SE = Standard error of the estimate.

Response variables	Model	Explanatory variables	Estimate	SE	t-value
Total richness	[16]	Intercept	1.192	0.091	13.069
		Stand basal area	0.007	0.003	2.557
		Humus index	-0.043	0.016	-2.767
Habitat generalist	[4]	Intercept	-3.002	0.584	-5.140
		Seedling cover	-0.034	0.019	-1.793
Openland	[1]	Intercept	-2.981	0.585	-5.092
		Management (unmanaged)	type 0.480	0.169	2.837
Forest	[16]	Intercept	1.078	0.083	13.053
		Stand basal area	0.007	0.003	2.356
		Humus index	-0.036	0.014	-2.496
Forest generalist	[9]	Intercept	0.553	0.082	6.742
		Humus index	-0.041	0.014	-2.891
Forest specialist	[1]	Intercept	0.055	0.155	0.356
		Management (unmanaged)	type 0.163	0.067	2.410
Wingless	[16]	Intercept	1.149	0.084	13.758
		Stand basal area	0.007	0.003	2.639
		Humus index	-0.038	0.015	-2.551
Winged	[5]	Intercept	-2.871	0.474	-6.064
		Herbaceous presence	0.514	0.223	2.300
Carnivorous	[16]	Intercept	1.099	0.103	10.683
		Stand basal area	0.007	0.003	2.366
		Humus index	-0.040	0.017	-2.395
Omnivorous	[8]	Intercept	-5.285	1.072	-4.929
		pH	0.575	0.172	3.339
Hygrophilous	[3]	Intercept	-2.529	0.509	-4.971
		Sapling density	0.054	0.026	2.111
Xerophilous	[4]	Intercept	-2.602	0.553	-4.706
		Seedling cover	-0.058	0.025	-2.290
Moisture-indifferent	[16]	Intercept	1.044	0.079	13.209
		Stand basal area	0.007	0.003	2.348
		Humus index	-0.031	0.014	-2.276

Appendices

Appendix 1 Species, abundance and characteristics. Winged species include long-winged and polymorphic species. NA= no information available.

Species	Habitat affinity	Dispersal ability	Diet	Moisture affinity	Abundance
<i>Abax ovalis</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	267
<i>Abax parallelepipedus</i>	forest generalist	wingless	carnivorous	indifferent	3895
<i>Abax parallelus</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	290
<i>Amara ovata</i>	openland	winged	mostly phytophagous	xerophilous	2
<i>Asaphidion sp.</i>	NA	NA	NA	NA	1
<i>Badister meridionalis</i>	habitat generalist	winged	carnivorous	hygrophilous	1
<i>Badister sp.</i>	NA	NA	NA	NA	1
<i>Calosoma inquisitor</i>	forest specialist	winged	carnivorous	indifferent	1
<i>Carabus auratus</i>	habitat generalist	wingless	carnivorous	xerophilous	122
<i>Carabus auronitens</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	247
<i>Carabus coriaceus</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	18
<i>Carabus granulatus</i>	habitat generalist	winged	carnivorous	hygrophilous	4
<i>Carabus monilis</i>	openland	wingless	carnivorous	hygrophilous	545
<i>Carabus nemoralis</i>	forest generalist	wingless	carnivorous	indifferent	483
<i>Carabus problematicus</i>	forest generalist	wingless	carnivorous	indifferent	26
<i>Carabus violaceus</i>	forest generalist	wingless	carnivorous	indifferent	161
<i>Cychrus attenuatus</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	138
<i>Cychrus caraboides</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	15
<i>Harpalus atratus</i>	openland	winged	mostly phytophagous	xerophilous	11
<i>Harpalus latus</i>	habitat generalist	winged	mostly phytophagous	xerophilous	2
<i>Leistus ferrugineus</i>	habitat generalist	winged	carnivorous	indifferent	1
<i>Leistus rufomarginatus</i>	forest generalist	winged	carnivorous	indifferent	9
<i>Limodromus assimilis</i>	forest generalist	winged	carnivorous	hygrophilous	26
<i>Molops piceus</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	33
<i>Nebria brevicollis</i>	habitat generalist	winged	carnivorous	xerophilous	4
<i>Nebria salina</i>	openland	winged	carnivorous	xerophilous	2
<i>Nebria sp.</i>	NA	NA	NA	NA	1
<i>Notiophilus biguttatus</i>	forest generalist	winged	carnivorous	indifferent	2
<i>Notiophilus rufipes</i>	forest generalist	winged	carnivorous	hygrophilous	4
<i>Notiophilus substriatus</i>	openland	winged	carnivorous	xerophilous	1
<i>Patrobus atrorufus</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	hygrophilous	8
<i>Poecilus cupreus</i>	habitat generalist	winged	omnivorous	indifferent	3
<i>Pterostichus aethiops</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	hygrophilous	1
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	forest generalist	wingless	carnivorous	indifferent	180
<i>Pterostichus cristatus</i>	forest specialist	wingless	carnivorous	indifferent	262
<i>Pterostichus madidus</i>	forest generalist	wingless	omnivorous	indifferent	964
<i>Pterostichus melanarius</i>	habitat generalist	winged	carnivorous	xerophilous	22
<i>Pterostichus niger</i>	forest generalist	winged	carnivorous	indifferent	96
<i>Pterostichus nigrita</i>	habitat generalist	winged	carnivorous	hygrophilous	2
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	forest generalist	winged	carnivorous	indifferent	25
<i>Pterostichus ovoideus</i>	openland	wingless	omnivorous	indifferent	3
<i>Pterostichus pumilio</i>	forest generalist	wingless	carnivorous	indifferent	32
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	openland	winged	carnivorous	xerophilous	1
<i>Trechus obtusus</i>	habitat generalist	winged	carnivorous	xerophilous	1
<i>Trichotichnus nitens</i>	forest specialist	winged	NA	indifferent	3

**Appendix 2 Number of individuals and number of species for each species trait.
MAN=managed plots; UNM= unmanaged plots. NA = no information available.**

		Species richness			Abundance		
		MAN	UNM	Total	MAN	UNM	Total
Habitat affinity	Habitat generalist	6	7	10	58	104	162
	Openland	3	5	7	246	319	565
	Forest	20	25	25	3529	3657	7186
	Forest generalists	11	13	13	2918	2985	5903
	Forest specialists	9	12	12	611	672	1283
	NA	2	1	3	2	1	3
Dispersal ability	Winged	12	17	22	84	139	223
	Wingless	17	20	20	3749	3941	7690
	NA	2	1	3	2	1	3
Diet	Carnivorous	25	31	35	3419	3506	6925
	Omnivorous	2	3	3	411	559	970
	Mostly phytophagous	1	2	3	2	13	15
	NA	3	2	4	3	3	6
Moisture affinity	Hygrophilous	4	6	8	261	330	591
	Xerophilous	5	7	10	53	115	168
	Indifferent	20	24	24	3519	3635	7154
	NA	2	1	3	2	1	3
Total		31	38	45	3835	4081	7916

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

Article en lien avec le projet GNB mais issu de la convention Cemagref-DEB (MEEDDAT) 2009-2011.

Article publié dans Biological Conservation (2011) 144, 441-450 en lien avec le projet GNB mais issu de la convention Cemagref-DEB (MEEDDAT) 2009-2011.

Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats

Running title: Tree microhabitats in managed and unmanaged forests

Aurélie Vuidot, Yoan Paillet*, Frédéric Archaux, Frédéric Gosselin

Cemagref, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson

Address: Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

*corresponding author: yoan.paillet@cemagref.fr

Abstract

Higher densities of tree microhabitats in unmanaged forests may explain biodiversity differences with managed forests. To better understand the determinants of this potential biodiversity indicator, we studied the influence of tree characteristics on a set of tree microhabitats (e.g. cavities, cracks, bark features) on 75 plots in managed and unmanaged French forests. We hypothesized that the number of different microhabitat types per tree and the occurrence of a given microhabitat type on a tree would be higher in unmanaged than in managed forests, and that this difference could be linked to individual tree characteristics: diameter, vitality and species. We show that unmanaged forests contained more trees likely to host microhabitats (i.e. large trees, snags) at the stand level. However, at the tree level, forest management did not influence microhabitats; only tree characteristics did: large trees and snags contained more microhabitats. The number and occurrence of microhabitats also varied with tree species: oaks and beech generally hosted more microhabitats, but occurrence of certain types of microhabitats was higher on fir and spruce. We conclude that, even though microhabitats are not equally distributed between managed and unmanaged forests, two trees with similar characteristics in similar site conditions have the same number and probability of occurrence of microhabitats, whatever the management type. In order to preserve biodiversity, foresters could reproduce unmanaged forest features in managed forests through the conservation of specific tree types (e.g. veteran trees, snags). Tree microhabitats could also be more often targeted in sustainable forest management monitoring.

Keywords: forest management; tree microhabitats; tree characteristics; biodiversity

Introduction

Since the Rio conference, integrating biodiversity concerns into management policies has been a priority (Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2006). However, management choices and political decisions related to biodiversity still tend to be based on "anecdote and myth" rather than scientific evidence (Sutherland et al. 2004). Forest management is no exception to the rule. Indeed, despite significant advances in the recent years (e.g. Lindenmayer et al. 2006; Smith et al. 2008), further research is still needed to provide well-documented and scientifically-based quantitative methods and indicators to assess sustainable forest management (Barbier et al. 2009). In addition, due to their key role in biodiversity conservation (Paillet et al. 2010), unmanaged forests may serve as references because they tend to have more complex tree composition and stratification, and more structures favorable to forest dwelling species (Hunter 1999; Peterken 1996).

The term "microhabitat" encompasses several forest features that differ among authors: microhabitat s.l. are small substrates used by certain species, or groups of species, to grow, nest or forage (e.g. numerous bryophytes preferentially grow on deadwood logs, Fenton and Bergeron 2008). Here we adopted a more restrictive definition and considered only tree microhabitats (hereafter referred to as "microhabitats"), which in our case encompass only microhabitats linked to living trees and snags (e.g. cavities, cracks, bark characteristics).

Lindenmayer et al. (2000) proposed using structure-based biodiversity indicators to assess forest management. In terms of indicator value, microhabitats have a complementary role compared to stand structure indicators such as deadwood volume: microhabitat indices could provide more precise information on taxa or ecological groups that use them for nesting, foraging or other functions (Michel and Winter 2009; Winter and Moller 2008), and could partly explain biodiversity variations between managed and unmanaged forests (Hansen et al. 1991; Norden and Appelqvist 2001). Indeed, microhabitats are generally thought to be more abundant in unmanaged than in managed forests since forest management tends to reduce the number of trees susceptible to host microhabitats. Yet, compared to other typical structural features of unmanaged forests (e.g. dead wood, standing dead trees [snags] and veteran trees), microhabitats per se have rarely been studied. More specifically, few studies have tackled the ecological and management determinants of the abundance and richness of a set of microhabitats. In the framework of sustainable forest management, a better knowledge of the factors influencing microhabitats would allow forest managers to adopt scientifically-based practices to preserve biodiversity. In particular, it is crucial to better understand to what degree microhabitats are indirectly related to certain management practices (e.g. tree species composition) and how the type of management can influence them (Barbier et al. 2009).

To our knowledge, only Winter and Moller (2008) and Michel and Winter (2009) have explored the link between microhabitats, management type and tree diameter. Following their work, we have hypothesized that the presence of microhabitats on a tree is influenced by either management or individual tree characteristics or a combination of both. We address this general hypothesis through quantitative analyses that include a larger set of tree characteristics than those studied by Winter and Moller (2008) and Michel and Winter (2009), including senescence and tree species. We analyzed the combined effects of management and tree characteristics on the number of different microhabitat types per tree and the occurrence of a given microhabitat type on a tree (hereafter referred to respectively as "number" and "occurrence" of microhabitats).

Materials and methods

Study site descriptions and plot selection

We studied five French forests, two of which are situated in lowlands (Fontainebleau and Auberive) and three in mountain regions (Chartreuse, Vercors and Ventron). In the lowland forests, forest type was voluntarily limited to dominant beech (*Fagus sylvatica* L.) and oaks (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* Liebl.), and in mountain forests to dominant beech, white fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). These forest types represent around 40% of the French forest cover (French Forestry Inventory data 2005-2008, www.ifn.fr). Each site contains a forest reserve where no management has occurred for a minimum of at least 10 years, and a maximum of more than 150 years (Table 1). Managed study plots were selected within a radius of 5 km around the forest reserve boundaries:

- in the two lowland forests, plots were drawn at random on a regular grid and paired, one within the managed zone, the other within the unmanaged zone so that each pair of plots shared the same soil conditions. Practically, this procedure of random plot selection ensured that plots located in managed forests were representative of a "mean" type of forest management of the forest;
- in the mountain forests, we chose plot pairs matched according to forest site and, to avoid elevation and aspect biases, we did not randomise.

A total of 75 plots were selected: most of the plots in unmanaged portions of the forest were matched with their equivalent in terms of forest site conditions in the managed portion of the same study site. However, due to field constraints, there were three more plots in managed forests than in unmanaged forests (without bias in terms of site conditions).

Environmental variables and stand structure

For practical reasons, the protocols used to describe the forest stand structure differed between lowland and mountain forests. We measured the diameter of living trees with a

Diameter at Breast Height (DBH) of more than 20 cm in lowland forests (resp. more than 30 cm in mountain forests) and comprised within a fixed relascope angle of 2° (resp. 3°). Practically, this means that a tree with a DBH of 60 cm was sampled at a maximum distance of 30 m from the centre of the plot (resp. 20 m) and accounted for a basal area of 1 m²/ha (resp. 2.25 m²/ha). Diameter and height of standing dead trees (snags) with a DBH of more than 30 cm were measured within a radius of 20 m (1257 m²). Diameter, species and vitality (dead or alive) were noted for all 1252 trees (Table 2). In order to check how our results were potentially influenced by the incorporation of trees with DBH < 30 cm in lowland forests only, we restricted the dataset to trees with DBH > 30 cm. As these analyses largely provided much the same results, the results presented here concern the complete dataset.

Microhabitat inventory

We visually searched these 1252 trees for microhabitats and recorded the presence of each microhabitat type on each tree. To avoid observer effects, all the surveys were performed by one observer (Y.P.). We focused on 26 microhabitat types (Table 3), most of them were adapted from Winter and Moller (2008) and Michel and Winter (2009). Microhabitats 1 to 7 describe general tree features (mostly levels of canopy deadwood) whereas microhabitats 8 to 26 describe more local tree structures (microhabitats s.s.).

Percentage of dead wood in crowns was observed on living trees. Compared to Winter and Moller (2008) and Michel and Winter (2009), we created three different categories of dead crown microhabitats (microhabitats 2 to 4, Table 3): 10-25%, 25-50% and >50% of dead crown. We also added three microhabitat types: "Tree crown remnants" (microhabitat 1) was only recorded on snags; Bryophytes and Ivy covers (microhabitats 25 and 26) were recorded when they covered more than 50% of the observed surface of the base or the trunk of the tree. These two microhabitats were added for their potential role as nesting and foraging sites for several species of birds and insects (see e.g. Mitchell 1973).

Statistical analyses

We processed all the analyses with the R software v. 2.5.1 (R Development Core Team 2007). Wilcoxon-tests were used to compare continuous stand characteristics and quasi-Poisson generalized linear models to compare count data stand variables.

We considered two response variables in our main analyses: "microhabitat number" corresponded to the number of different microhabitat types per tree; "occurrence" corresponded to the presence of a given microhabitat type on a tree. Five explanatory variables were tested in the models: management type (managed vs. unmanaged forests), site, tree species, diameter (continuous variable), and vitality (cf. Table 2 for the levels of each variable). We modelled the response of microhabitat number and occurrence of

individual microhabitats with generalized linear mixed models (GLMM, Bolker et al. 2009), using the lmer function in the lme4 R package (with the default Laplace approximation to the log-likelihood). Indeed, GLMM can handle non-normally distributed data and incorporate random effects. Both aspects were important here: our data were either counts (microhabitat number) or binary data (presence/absence), for which the normal distribution was not appropriate. In addition, our sampling design was based on the survey of several trees within the same plot, which meant potentially higher similarity between trees in the same plot than between trees in different plots. We therefore included a Gaussian random "plot" effect to take this source of spatial autocorrelation into account. We compared several models for microhabitat number and occurrence responses to management type and tree characteristics:

[1] Null model

[2] to [6] One-factor model: Management type, Diameter, Vitality, Site, Tree species

[7] Complete additive model: Management type + Diameter + Vitality + Site + Tree species

[8] Management type + Diameter + Vitality + Site + Tree species + Tree species:Diameter

[9] Management type + Diameter + Vitality + Site + Tree species + Management type:Diameter

[10] Management type + Diameter + Vitality + Site + Tree species + Management type:Diameter + Management type:Site + Management type:Tree Species.

We limited our choice of models to those that we assumed to be relevant to our investigation. Other models presented singularities, in particular the ones that interacted with vitality, and were impossible to compute. The selected models were developed as follows (see Appendices B&C for the parameters used in the models):

(i) Microhabitat number: we used quasi-likelihood methods, based on quasi-Poisson quasi-likelihood, to account for a dispersion of data that could be other than 1, the value for the Poisson distribution (McCullagh and Nelder 1989). Models [1] to [10] were compared on the basis of their corrected Quasi Akaike Information Criterion (QAICc), a particular form of Akaike Information Criterion (AIC) adapted for the "quasi" distribution. The dispersion parameter of model [10] was chosen for all models (cf. Bolker et al. 2009). The model with the lowest QAICc was selected, except if simpler, nested models had a QAICc less than 2 points higher. To test the effects of each variable on the response variable, we used a multi-comparison test on the best model (R package: multcomp, function: glht). This test provided the effect of each variable and the significance of the different levels for each variable;

(ii) Microhabitat occurrence: for the 10 microhabitat types that occurred more than 40 times in our sample (1252 trees), we used binomial GLMM. Following the guidelines put forward by Harrell (2001) to avoid over-parameterization, we selected the models differently with respect to the frequency of observation for each microhabitat: for microhabitat types occurring less

than 100 times in the dataset, we tested only the null and one-factor models [2] to [6]; for more frequent microhabitat types, we tested all ten models. These models were compared on the basis of their AICc, the small sample correction of the AIC. The model with the lowest AICc was chosen, except if simpler, nested models had an AIC less than 2 points higher. Some microhabitat types were rare (or even absent) for some levels of a variable, e.g. ivy was very scarce in mountain forests. In this case, high variances were associated to the estimates of the fixed effects. Contrary to the analyses on the number of microhabitat types, the multi-comparison tests described above were not available for probability of occurrence; we re-estimated the model parameters using Markov Chain Monte-Carlo fitting procedure (Hastings 1970; Metropolis et al. 1953) to test the effects of each variable on the response variables (R-package: lme4, function: mcmcscamp). Using these a posteriori simulated values, we calculated the significant pairwise differences among the different levels of the explanatory variables (Gelman et al. 2004).

Results

Stand characteristics

Mean basal area tended to be higher in unmanaged than managed forests but did not significantly differ, except in Chartreuse (Table 1). Mean snag, log and total deadwood volumes were significantly higher in unmanaged forests, but at the site level, only differed significantly in Fontainebleau. The proportion of beech was significantly higher in unmanaged forests, notably in Fontainebleau and Chartreuse. The proportion of oaks was significantly higher in managed stands than in unmanaged stands in Fontainebleau, but for global results, did not differ between these two types of regimes. The same pattern was found for fir and spruce in the Chartreuse forest. Globally, the number of snags, trees with $DBH \geq 62.5\text{cm}$ ($p < 0.001$) and beech trees ($p < 0.01$) was significantly higher in the unmanaged plots (Table 2). In contrast, oaks ($p < 0.01$) and trees with $20 \leq DBH \leq 47.5\text{cm}$ ($p < 0.05$) were more numerous in managed forests.

Number of microhabitats per tree

The model with the lowest QAICc value was the complete additive model with the Diameter:Tree species interaction (model [8]; Appendix A). Site, tree species and vitality had a significant effect ($p < 0.001$) on the number of microhabitats. The number of microhabitats was significantly higher on the sites at Auberive (2.36 microhabitats per tree) and Chartreuse (2.24) than at Ventron (1.63) and Fontainebleau (1.28, Figure 1). The Vercors site (1.94) had significantly more microhabitats than only one other site - Fontainebleau (Figure 1). Surprisingly, once the model was corrected for tree characteristics and site effect, the number of microhabitats per tree in managed and unmanaged forests did not differ significantly ($p = 0.18$). Oaks had a significantly larger number of microhabitats per tree (2.66)

than all three other tree species groups, including beech (2.23) (Figure 1). Firs, spruces and "other species" had a significantly lower number of microhabitats (resp. 1.72 and 1.96) than beech but did not differ from each other. The number of microhabitats increased with diameter (Figure 2), at a higher rate for beech than for oaks or for fir and spruce (Appendix B). Snags had a significantly higher number of microhabitats than living trees with almost twice as many microhabitats per tree (2.82 vs. 1.58).

Occurrence of microhabitat types

We modelled the occurrence of the following 10 microhabitat types: presence of ivy, non-woodpecker cavities, conks, woodpecker cavities, canker, dead crown (10-25%), cracks, bark pockets, bark losses and bryophytes (Table 4). At least one of the variables tested had an effect on the presence of the microhabitat types (i.e. the null model was never the best model) and no microhabitat type responded to management only (Table 4). The different models estimated the probability of occurrence of each microhabitat on a logit scale (Appendix C). The backward transformation of this probability to a linear scale presented below neglects the plot random effect.

Only presence of ivy responded to site: the highest frequency was observed for Auberive (14.3%) which significantly differed from Fontainebleau (2.9%). The probability of occurrence was nearly null at the three other sites. Presence of non-woodpecker cavities increased significantly with diameter. Presence of conks of fungi and woodpecker cavities best responded to tree vitality: the probability of occurrence was significantly higher on snags (respectively 21.2% and 29.9%) than on living trees (respectively 2.2% and 2.3%). Canker responded to tree species: the probability of occurrence was significantly higher on fir and spruce (15.9%) than on oaks and beech (resp. 1.7% and 0.8%) and nearly null for "other species".

Presence of dead crown (10-25%) was significantly higher at Auberive and Fontainebleau than at Ventron. Chartreuse and Vercors did not differ from the other sites. The effects of management and diameter were not significant (the confidence interval included zero, see Appendix C). The highest probability of occurrence of dead crown was observed on oaks (35.4%), which significantly differed from "other species" (8.0%) and from beech (11.7%), but not from fir and spruce (14.3%).

Cracks differed between lowland and mountain sites: cracks were significantly more frequent in Chartreuse, Vercors and Ventron forests than in Auberive; the frequency of cracks in Fontainebleau was not significantly different from that of the other sites except Vercors. The effect of management was not significant, but cracks occurred significantly more often on snags than on living trees and on large trees than on small trees. The probability of occurrence of cracks was not significantly different among tree species.

The presence of bark pockets was significantly higher in Auberive than in Fontainebleau and Ventron. Chartreuse and Vercors did not differ from the other sites. Bark pockets occurred significantly more often in managed than in unmanaged forests and on snags than on living trees. Neither diameter nor tree species significantly influenced bark pocket occurrence.

Bark losses were significantly less frequent in Fontainebleau than in Auberive, Vercors and Chartreuse. No other difference between sites was detected. The probability of occurrence of bark losses tended to be higher in managed than in unmanaged forests. Snags had a significantly higher probability of occurrence of bark losses than living trees. Large-diameter trees generally had more bark losses than small trees, except for oaks. The frequency of occurrence of bark losses did not differ significantly among tree species.

The presence of bryophytes responded to the model with Tree species:Diameter interaction. The probability of occurrence of bryophytes was significantly lower in Fontainebleau than at all the other sites except for Vercors. The effect of management was not significant, whereas bryophytes were significantly more frequent on living than on dead trees. In addition, bryophytes were less often found on fir and spruce than on beech, oaks and other tree species. The presence of bryophytes increased with diameter at a higher rate for "other species" than for oaks or for fir and spruce.

Discussion

We showed that the number and occurrence of microhabitat types were mainly influenced by tree characteristics and that, surprisingly, once these characteristics were taken into account in our models, management generally had no effect on microhabitat indices. The density of large-diameter trees and snags favourable to microhabitats was higher in unmanaged than in managed forests, but two similar trees, whether in managed or unmanaged forests, had almost the same number and occurrence of microhabitat types.

Our findings confirm that snags have a predominant role in the availability of tree microhabitats, as earlier studies carried out in other biogeographic areas have emphasized (e.g. Bull et al. 1997; Nilsson et al. 2001). In our study, snags displayed almost twice as many microhabitats as living trees. During the tree senescence and decay process, favourable conditions for microhabitats are at work: softened and dried wood allows cavity builders to nest and forage more easily (woodpeckers, e.g. Rolstad et al. 2000; Smith 2007). These cavities are later suitable for use by other taxa, for example birds (Remm et al. 2006), bats (Kalcounis-Ruppell et al. 2005) and other mammals (Bull et al. 1997), bees (Westphal et al. 2008), as well as saproxylic organisms (Winter et al. 2005). Decaying bark, cracks and polypores increase the number of niches available for forest-dwelling species, such as bats and insects. Conks provide an important resource for mycetophagous insects and indirectly for their predators (e.g. Topp et al. 2006) and studies have shown correlations between the

presence of conks and other taxa (e.g. birds, Jackson and Jackson 2004; or saproxylic beetles, Jonsson and Jonsell 1999).

Tree diameter also influences microhabitats. Our results confirmed a previously-observed trend (Michel and Winter 2009; Winter and Moller 2008): the larger the diameter of a tree, the higher the number of microhabitat types. Larger – and most of the time older – trees are more likely to have suffered injuries from harvesting operations or from natural disturbances (Bobiec 2002; Boncina 2000). In addition, larger trees appear to be more attractive to cavity builders because wood thickness provides buffered micro-climatic conditions inside the cavities for nesters (Boonman 2000; Remm et al. 2006), although our analyses only partly confirmed this trend. In our study, diameter was the main factor influencing the number and probability of occurrence of the following microhabitats: presence of non-woodpecker cavities and – combined with other variables – cracks, bark losses and bryophytes.

Contrary to the previous studies (Michel and Winter 2009; Winter and Moller 2008), our results concerned mixed-forest types (i.e. beech-oak and beech-fir-spruce mixtures) and highlighted the fact that tree species also influence microhabitat number and occurrence. There were more microhabitats on oaks than on the other tree species and on beech than on fir and spruce. Oaks also had higher dead crown levels and beech had more cracks and higher bryophyte cover. However, canker was more frequent on fir and spruce and differences in microhabitats occurrence among tree species were not systematic (e.g. bark pockets and bark losses). Comparison of microhabitats among several tree species has rarely been studied except for a few reports in the United-States (Bull et al. 1997; Parks et al. 1997). Our results made clear that the effect of tree diameter could vary among tree species: the increase in total number of microhabitats with tree diameter was stronger for beech and other tree species than for oaks or fir and spruce. More specifically, the increase in occurrences of bryophytes and bark loss with diameter was stronger for "other species" than for oaks (and fir and spruce in the case of bryophytes).

Presence of ivy was significantly influenced by site. Features and niches associated to ivy presence are particularly important for their role as foraging and nesting spots for certain birds and insects (Diptera, Lepidoptera) because ivy flowers and fruits in trees and not on the ground, and when other nectar and fruit resources are rare (Jacobs et al. 2009). More generally, most analyses with a sufficient number of occurrences revealed a strong and significant variation with site (Figure 1, Appendices B&C).

Finally, our study of microhabitats at the tree level failed to highlight differences between managed and unmanaged forests, once tree characteristics were taken into account. The only exceptions were for bark characteristics that occurred more often in managed than in unmanaged forests. This particular effect is likely due to damage occurring during harvesting operations (Michel and Winter 2009; Winter and Moller 2008). However, if management type

per se did not significantly influence tree-level microhabitats, the availability of trees rich in microhabitats (snags, large trees) was much higher in unmanaged than in managed forests. The fact that the unmanaged areas in our study had been managed in a relatively recent past may explain the limited impact of management at a tree scale. However, we found the same pattern in Fontainebleau where management stopped more than 150 years ago.

Implications for forest management

Our results raise questions about forest management strategies to be adopted for preserving microhabitats. We showed that trees in managed and unmanaged stands have the same levels of microhabitats once tree characteristics are taken into account. This result contrasts with those found in German beech forests by Winter and Moller (2008, Figure 4), where beeches with similar diameters were poorer in microhabitats in managed than in unmanaged stand. One possible explanation could be that microhabitat-rich trees were more often harvested in Germany than in France. Specific management guidelines could therefore target microhabitat-based selective cutting to preserve biodiversity in managed forests by cutting microhabitat-poor trees while preserving microhabitat-rich trees. However, increasing the number of tree microhabitats could rely on other forest management strategies than those directly based on microhabitats. Management strategies could either target management abandonment and preservation of old growth forests (Parviainen et al. 2007), or focus on the retention, in managed forests, of microhabitat-rich tree types (large and veteran trees, snags and tree species such as oaks and beeches). The choice of a strategy will partly depend on the results of validation research. Indeed, using microhabitat-based indicators in sustainable management assessment still must be validated. First, potential observer effect, avoided in this study since the surveys were carried out by only one observer, should be tested. Second, the exhaustiveness of the list of microhabitats could be improved by conducting similar studies in ecological contexts other than temperate lowland and mountain forests, e.g. riparian and Mediterranean forests. Third, the cost of such surveys should be evaluated to keep forest monitoring cost-effective. Fourth, the spatial scale for recording such structural features should probably be optimized. Finally, the link between microhabitat type/abundance and biodiversity needs to be better assessed. Studies relating microhabitat characteristics to biodiversity data could provide a better knowledge of how species or species groups are linked to individual or groups of microhabitat types. This in turn is required to improve our knowledge of the potential ecological value of microhabitats and provide managers with guidelines for the appropriate density of microhabitats or microhabitat-rich tree types within stands (see e.g. Butler et al. 2004; Nilsson et al. 2002). These guidelines could finally be included in certification processes such as the Forest Stewardship Council (www.fsc.org) or the Pan-European Forest Certification (www.pefc.org).

Acknowledgements

We are grateful to J-J. Boutteaux, L. Domergue and S. Ducroux for facilitating field work. We also thank two anonymous reviewers for their comments on an earlier version of this paper and V. Moore for language improvement. This work was funded by the "Office National des Forêts" (convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008) and the Ministry in charge of Ecology (convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB).

References cited

- Barbier, S., Chevalier, R., Lousot, P., Berges, L., Gosselin, F., 2009. Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 258, S176-S186.
- Bobiec, A., 2002. Living stands and dead wood in the Bialowieza forest: suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management* 165, 125-140.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 127-135.
- Boncina, A., 2000. Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. *Global Ecology and Biogeography* 9, 201-211.
- Boonman, M., 2000. Roost selection by noctules (*Nyctalus noctula*) and Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Journal of Zoology* 251, 385-389.
- Bull, E.L., Parks, C.G., Torgersen, T.R., 1997. Trees and logs important to wildlife in the interior Columbia river basin, p. 55. Pacific Northwest Research Station, USDA Forest Service, Portland USA.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach, 2nd edn. Springer-Verlag, New York, USA.
- Butler, 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.
- Fenton, N.J., Bergeron, Y., 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological Conservation* 141, 1389-1399.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B., 2004. *Bayesian Data Analysis*. Chapman & Hall, Boca Raton.
- Hansen, A.J., Spies, T.A., Swanson, F.J., Ohmann, J.L., 1991. Conserving Biodiversity in Managed Forests - Lessons from Natural Forests. *Bioscience* 41, 382-392.

- Harrell, F.E., 2001. Regression modeling strategies, with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis. Springer, New York, USA.
- Hastings, W.K., 1970. Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika* 57, 97-109.
- Hunter, M.L.J. ed., 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson, J.A., Jackson, B.J.S., 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. *The Condor* 106, 37-49.
- Jacobs, J.H., Clark, S.J., Denholm, I., Goulson, D., Stoate, C., Osborne, J.L., 2009. Pollination biology of fruit-bearing hedgerow plants and the role of flower-visiting insects in fruit-set. *Annals of Botany* 104, 1397-1404.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M., 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8, 1417-1433.
- Kalcounis-Ruppell, M.C., Psyllakis, J.M., Brigham, R.M., 2005. Tree roost selection by bats: an empirical synthesis using meta-analysis. *Wildlife Society Bulletin* 33, 1123-1132.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., Fischer, J., 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* 131, 433-445.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology* 14, 941-950.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized linear methods. Chapman, London.
- Metropolis, N., Rosenbluth, A., Rosenbluth, M., Teller, A., Teller, E., 1953. Equation of State Calculations by Fast Computing Machines. *Journal of Chemical Physics* 21, 1087-1092.
- Michel, A.K., Winter, S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *Forest Ecology and Management* 257, 1453-1464.
- Mitchell, A.F., 1973. Ivy on trees. *Quarterly Journal of Forestry* 67, 359-360.
- Nilsson, S.G., Hedin, J., Niklasson, M., 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 10-26.
- Nilsson, S.G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G., Ranius, T., 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 161, 189-204.
- Norden, B., Appelqvist, T., 2001. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 10, 779-791.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B.,

Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101-112.

Parks, C.G., Bull, E.L., Torgersen, T.R., 1997. Field guide for the identification of snags and logs in the interior Columbia River basin, In General Technical Report - Pacific Northwest Research Station, USDA Forest Service. p. 41.

Parviainen, J., Bozzano, M., Estreguil, C., Koskela, J., Lier, M., Vogt, P., Ostapowicz, K., 2007. Maintenance, conservation and appropriate enhancement of biological diversity in forest ecosystems, In State of Europe's Forests 2007 - the MCPFE report on sustainable forest management in Europe. eds M. Köhl, E. Rametsteiner, pp. 45-72. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Liaison Unit, Warsaw.

Peterken, G.F., 1996. Natural Woodland - ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge.

R Development Core Team, 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Remm, J., Lohmus, A., Remm, K., 2006. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *Forest Ecology and Management* 221, 267-277.

Rolstad, J., Rolstad, E., Saeteren, O., 2000. Black woodpecker nest sites: Characteristics, selection, and reproductive success. *Journal of Wildlife Management* 64, 1053-1066.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2006. Global Biodiversity Outlook 2, p. 81. Convention on Biological Diversity (CBD), Montreal.

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

Smith, K.W., 2007. The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. *Ibis* 149, 183-192.

Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M., Knight, T.M., 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 305-308.

Topp, W., Kappes, H., Kulfan, J., Zach, P., 2006. Litter-dwelling beetles in primeval forests of Central Europe: does deadwood matter? *Journal of Insect Conservation* 10, 229-239.

Westphal, C., Bommarco, R., Carre, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyorgyi, H., Tscheulin, T., Vaissiere, B.E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., 2008. Measuring bee diversity in different european habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs* 78, 653-671.

Winter, S., Flade, M., Schumacher, H., Kerstan, E., Möller, G., 2005. The importance of near-natural stand structures for biocoenosis of lowland beech forests. *Forest Snow and Landscape Research* 79, 127-144.

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

Tables and figures

Table 1: Study sites and stand characteristics of the studied sites. MAN = managed plots; UNM = unmanaged plots. Wilcoxon tests: ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1; n.s: non-significant result.

Site characteristics	Site																		
	Auberive		Fontainebleau		Chartreuse		Vercors		Ventron										
Coordinates	47°47'N, 5°3'E		48°24'N, 2°42'E		45°20'N, 5°46'E		45°11'N, 5°30'E		47°56'N, 6°56'E										
Mean elevation (m)	440		110		1280		1140		920										
Substrate type	Calcareous		Acidic		Calcareous		Calcareous		Acidic										
Time since abandonment (years)	40		>150		30		10		20										
Surface area of unmanaged reserve (ha)	280		300		30		300		300										
Forest type	Mixed beech-oak lowland forest		Mixed beech-oak lowland forest		Mixed beech-fir-spruce mountain forest		Mixed beech-fir-spruce mountain forest		Mixed beech-fir mountain forest										
Stand characteristics	Auberive			Fontainebleau			Chartreuse			Vercors			Ventron			Total			
	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	MAN	UNM	p	
Number of plots	12	11		13	12		5	5		5	5		4	3		39	36		
Mean basal area (m ² /ha) (S.D.)	18.2 (2.9)	16.7 (6.6)	n.s	21.4 (5.2)	24.5 (6.2)	n.s	26.4 (5.8)	36.3 (5.5)	(*)	38.7 (9.2)	40.9 (5.0)	n.s	21.3 (4.9)	29.8 (7.3)	n.s	23.3 (8.2)	26.5 (10.5)	n.s	
Mean snag volume (m ³ /ha) (S.D.)	4.6 (7.3)	6.6 (7.9)	n.s	4.15 (8.6)	52.2 (42.7)	***	1.1 (2.5)	5.5 (6.0)	n.s	5.2 (7.2)	24.7 (39.7)	n.s	10.1 (4.7)	14.3 (17.2)	n.s	4.7 (7.2)	24.8 (34.8)	**	
Mean log volume (m ³ /ha) (S.D.)	14.5 (14.5)	38.0 (51.8)	n.s	14.2 (14.0)	123.2 (68.3)	***	40.1 (21.3)	26.3 (14.6)	n.s	14.8 (19.9)	60.7 (72.0)	n.s	37.4 (29.4)	17.4 (4.8)	n.s	20.1 (19.8)	66.2 (68.2)	***	
Mean deadwood volume (m ³ /ha) (S.D.)	19.2 (16.1)	44.5 (54.0)	n.s	18.4 (15.2)	175.4 (85.8)	***	41.2 (23.4)	31.9 (18.3)	n.s	20.1 (26.3)	85.5 (84.1)	(*)	47.5 (33.3)	31.7 (21.9)	n.s	24.8 (22.0)	91.0 (89.1)	***	
Proportion of basal area represented by each dominant tree species (%)	Beech	44.5	49.1	n.s	40.2	74.9	***	4.0	38.5	***	16.3	35.9	n.s	21.4	31.1	n.s	31.9	52.9	***
	Oaks	30.4	27.9	n.s	49.5	12.4	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25.8	12.7	n.s
	Fir and Spruce	-	-	-	-	-	-	92.1	38.5	*	74.3	48.1	n.s	52.0	45.0	n.s	16.2	11.8	n.s

Table 2: Number of trees in each category of variable comparing managed and unmanaged forests in France. Quasi-Poisson and quasi-likelihood GLM applied to plot level data: ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1; n.s: non-significant result

Variables	Levels	Managed	Unmanaged	Total	p
Vitality	Snags	14	46	60	***
	Living trees	612	580	1192	n.s.
Tree species	Oaks	224	107	331	*
	European Beech	201	363	564	**
	White fir and Norway spruce	138	96	234	n.s.
	Other species	63	60	123	n.s.
Diameter classes	20≤DBH<47.5	379	272	653	(*)
	47,5≤DBH<62.5	158	158	316	n.s.
	DBH≥62.5	89	196	285	***

Table 3: List of the 26 tree microhabitats sampled in managed and unmanaged plots. Microhabitats 1 to 7 represent general tree features while microhabitats 8 to 26 describe more specific tree structures (microhabitats s.s.)

Microhabitat type	Winter & Moller (2008)	Michel & Winter (2009)
1. Presence of the crown skeleton (snags only)		
2. Between 10% and 25% of dead crown: one or more main branches are dead. The living crown represents 75% of the former total crown	X (modified)	X (modified)
3. Between 25% and 50% of dead crown: one or more main branches are dead. The living crown represents between 50 and 75% of the former total crown	X (modified)	X (modified)
4. >50% the dead crown: one or more main branches are dead. The living crown seems to be <50% of the former total crown	X (modified)	X (modified)
5. Broken stem: the primary crown is totally absent with or without presence of a secondary crown. Main parts of the tree stem are already dead with decomposing processes	X	X
6. Broken fork: complete fracture of one of the two forking branches; the loss of one forking branch results in a severe damage of the main stem	X	
7. Splintered stem: the split-up results in numerous scales (minimum 5) of wood >50 cm long	X	X
8. Conks of fungi. Fruiting bodies, diameter > 5cm.	X	
9. Conks of fungi. Fruiting bodies >5 cm in diameter or occur in 10 cm long cascades of smaller fruiting bodies	X	X
10. Woodpecker cavities with >2 cm aperture.	X	X
11. Non-woodpecker cavities with >5cm aperture: formed after injury, branch fall...		X
12. Cavity string: at least three woodpecker cavities in a stem with a maximum distance of two meters between two cavity entrances. Cavity strings are an important starting point for the development of deep and long lasting stem cavities.	X	X
13. Deep stem cavities: a tubular cavity in the base of the tree.	X	
14. Deep stem cavities: a tubular cavity in the base of the tree with mould.	X	X
15. Lightning scar: a crack caused by lightning; at least 3 m long and reaching the sapwood	X	
16. Cracks: cleft into the sapwood >25 cm long along the stem and at least 2 cm deep in the sapwood	X	X
17. Bark pocket: space between loose bark and the sapwood with a minimum extension of 5 cm x 5 cm x 2 cm	X	X
18. Bark pocket with mould: same structure and size as 17. but with mould	X	X
19. Bark loss: patches with bark loss of at least 5 cm x 5 cm mainly caused by felling or natural falling of trees	X	
20. Bark burst: black burst of bark often with resin indicating injury/disease		X
21. Canker: proliferation of cell growth; irregular cellular growth on stems or branches, which is caused by bark-inhabiting fungi, viruses and bacteria. We recorded areas of canker >10 cm in diameter	X	X
22. Witch broom: dense agglomeration of branches from a parasite or epicormic branching.		X
23. Heavy sap or resin: fresh heavy flow of sap or resin at least 30 cm long or > 5 flows of sap or resin of smaller size		X
24. Sap or resin drop: Only a few sap or resin drops indicating a minor injury		X
25. Bryophytes developed on >50% of the base or trunk area		
26. Ivy developed on >50% of the base or trunk area		

Table 4: Model selection (GLMM with binomial distribution) by AICc for individual microhabitats. The number of degrees of freedom was that specified by the log-likelihood function (named logLik, Bolker et al. 2009). The model with the lowest AICc was chosen, except if simpler, nested models had an AICc less than 2 points higher. The AICc of the selected models are in bold characters.

Microhabitat type	Number of occurrences	[1] Null	[2] Site	[3] Management	[4] Diameter	[5] Vitality	[6] Tree species	[7] Complete additive	[8]	[9]	[10]
8. Conks of fungi	40	358	358	360	345	326	357	-	-	-	-
10. Woodpecker cavities	46	387	376	379	378	341	383	-	-	-	-
11. Non-woodpecker cavities	62	943	936	937	912	944	921	-	-	-	-
21. Canker	70	496	455	498	482	492	435	-	-	-	-
26. Ivy	96	582	543	583	572	582	552	-	-	-	-
16. Cracks	163	468	461	461	459	442	462	403	406	405	406
17. Bark pockets	127	785	785	785	787	757	783	748	748	750	746
2. Dead crown (10-25%)	246	1153	1126	1155	1153	-	1087	1081	1085	1083	1089
25. Bryophytes	485	1177	1120	1177	1179	1168	1095	1017	1006	1019	1005
19. Bark loss	530	1379	1337	1381	1351	1343	1367	1251	1245	1249	1257

Figure 1: Estimated number of microhabitats per tree derived from the selected generalized linear mixed effects model. Error bars are standard errors. Different letters indicate significantly different levels for a variable, assigned per group of variables (i.e. separately for Site, Management, Tree species and Vitality).

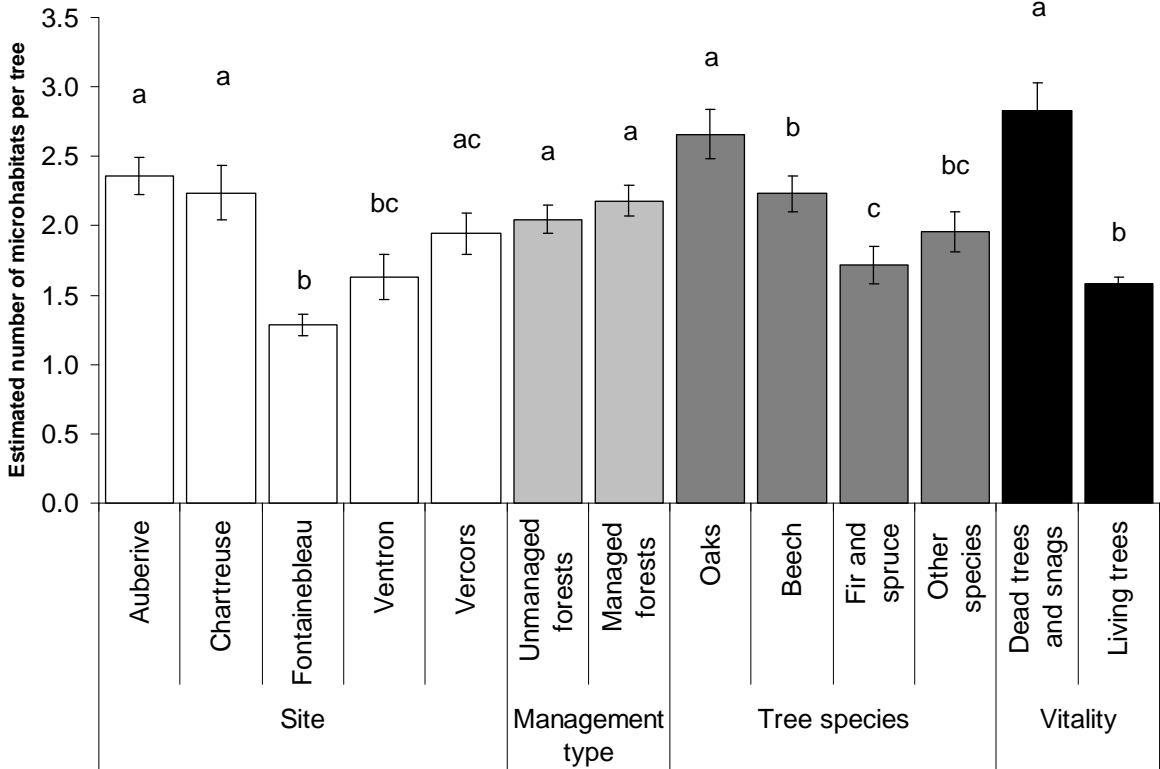
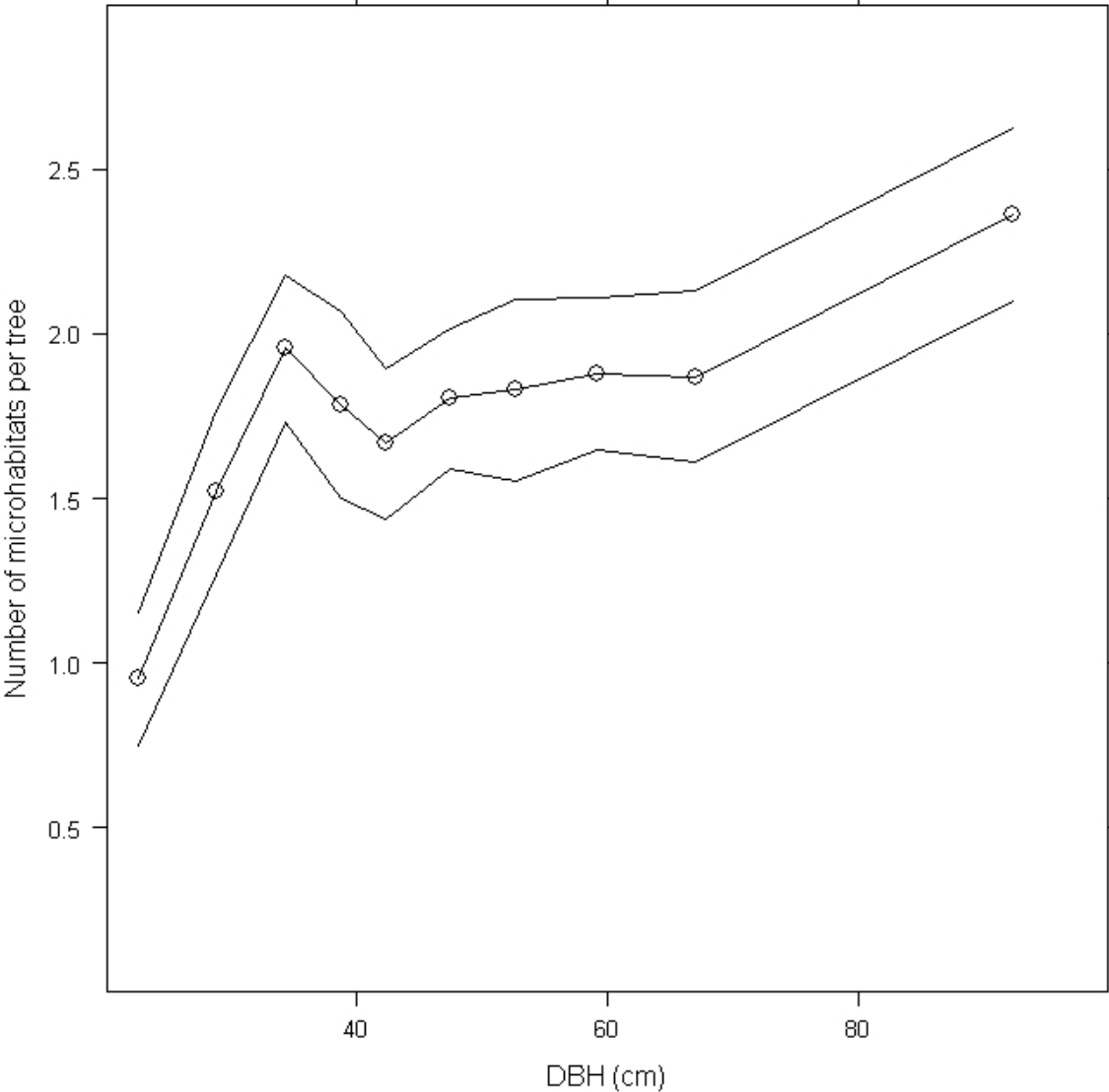


Figure 2: Relationship between the number of microhabitats and diameter at breast height (DBH) based on raw data. Each open dot represents the mean value for 100 trees, grouped in ascending order of DBH. Upper and lower lines represent the 95% confidence intervals (see Harrell 2001 for details on these types of graphical representations).



Appendix A: QAICc table for “number of microhabitats” model selection. The QAICc of the selected model is in bold characters. Compared with Bolker et al. (2009), two modifications were incorporated: one degree of freedom was added for the dispersion parameter (Burnham and Anderson 2002) and the scale parameter of the GLMM was squared (cf. <https://stat.ethz.ch/pipermail/r-sig-mixed-models/2010q1/003345.html>).

Microhabitat type	No of trees with at least 1 microhabitat	(M1) Null	(M2) Site	(M3) Management	(M4) Diameter	(M5) Vitality	(M6) Tree species	(M7) Complete additive	(M8)	(M9)	(M10)
Number of microhabitats	1041	1834	1799	1832	1707	1785	1804	1545	1525	1546	1542

Appendices B & C: Values of the estimates derived from generalized mixed effects models. Vitality and management type variables were centred: equalled 1 for snags and unmanaged stands and -1 otherwise. Diameter variable was manually standardized using the formula $[\text{diameter (in cm)} - 45] / 30$, to reach an interpretable nearly-standardized variable: an increase of 1 in the variable Diameter is therefore equivalent to an increase of 30 cm in the real diameter.

B. Number of microhabitat types. SE: standard error.

Microhabitats	Explanatory variables	Levels	Mean value of the estimates	SE	
Number of microhabitats	Tree Species	Oaks	0.31	0.08	
		Beech	0.13	0.07	
		Fir & Spruce	-0.13	0.09	
	Management type		-0.03	0.02	
		Vitality	0.29	0.03	
	Sites	Auberive	0.92	0.08	
		Chartreuse	0.86	0.10	
		Fontainebleau	0.31	0.08	
		Ventron	0.55	0.11	
		Vercors	0.72	0.09	
		Diameter:Tree species	Diameter:Other species	0.54	0.10
			Diameter:Oaks	0.24	0.05
	Diameter:Beech		0.51	0.04	
		Diameter:Fir & Spruce	0.24	0.07	
		Random effect		-2.29	

C. Occurrence of microhabitat types per tree. SD: Monte-Carlo Markov Chain standard deviation.

Microhabitats	Explanatory variables	Levels	Mean value of the estimates	SD	95% confidence intervals	
					-	+
8. Conks of fungi	Intercept		-2.55	0.19	-2.92	-2.20
	Vitality		1.24	0.19	0.86	1.59
	Random effect		-229.2	65.0	-357	-132
10. Woodpecker cavities	Intercept		-2.30	0.17	-2.64	-1.97
	Vitality		1.45	0.17	1.11	1.78

Microhabitats	Explanatory variables	Levels	Mean value of the estimates	SD	95% confidence intervals	
					-	+
	Random effect		-124	42.2	-203	-41
11. Non-woodpeckers cavities	Intercept		-2.38	0.16	-2.70	-2.09
	Diameter		0.74	0.13	0.49	1.00
	Random effect		-0.55	0.41	-1.45	0.20
21. Canker	Tree Species	Other Species	-1664.55	946.36	-3171.97	-115.54
		Oaks	-4.05	0.46	-4.87	-3.19
		Beech	-4.76	0.48	-5.94	-3.91
		Fir & Spruce	-1.66	0.31	-2.28	-1.07
	Random effect		0.46	0.38	-0.31	1.18
26. Ivy	Sites	Auberive	-1.79	0.28	-2.33	-1.26
		Chartreuse	-2 374.83	1 529.99	-5728.27	-171.11
		Fontainebleau	-3.52	0.41	-4.38	-2.83
		Ventron	-3 268.67	2 345.35	-8482.53	-155.80
	Vercors	-2 279.18	1 666.21	-6415.44	-156.69	
Random effect		0.34	0.42	-0.50	1.11	
16. Cracks	Tree Species	Other Species	-3.39	0.67	-4.70	-2.13
		Oaks	-4.33	0.73	-5.94	-3.00
		Beech	-2.87	0.50	-3.92	-1.95
		Fir & Spruce	-4.84	0.67	-6.14	-3.59
	Management type		0.19	0.23	-0.25	0.65
	Vitality		1.33	0.22	0.89	1.81
	Sites	Chartreuse	2.29	0.75	0.78	3.74
		Fontainebleau	-0.29	0.64	-1.57	0.91
		Ventron	1.64	0.77	0.13	3.19
		Vercors	2.23	0.67	0.96	3.56
	Diameter		0.91	0.23	0.49	1.35
Random effect		-1.38	3.14	-10.46	0.76	
17. Bark pockets	Tree Species	Other Species	-1.22	0.48	-2.22	-0.28
		Oaks	-1.74	0.39	-2.51	-0.99
		Beech	-0.62	0.34	-1.29	0.07
		Fir & Spruce	-0.75	0.59	-1.92	0.41
	Management type		-0.45	0.18	-0.84	-0.05
	Vitality		1.15	0.19	0.78	1.49
	Sites	Chartreuse	-1.30	0.76	-2.82	0.19
		Fontainebleau	-1.16	0.44	-2.03	-0.34
		Ventron	-2.22	0.91	-4.05	-0.55
		Vercors	-0.97	0.65	-2.65	0.31
	Diameter		0.34	0.21	-0.07	0.71
Random effect		0.22	0.36	-0.55	0.86	
2. Dead crown (10-25%)	Tree Species	Other Species	-2.44	0.44	-3.35	-1.61
		Oaks	-0.60	0.23	-1.08	-0.14
		Beech	-2.02	0.25	-2.53	-1.52
		Fir & Spruce	-1.79	0.55	-2.86	-0.71
	Management type		0.15	0.14	-0.12	0.42
	Sites	Chartreuse	-1.13	0.65	-2.44	0.09
		Fontainebleau	0.44	0.29	-0.11	1.01
		Ventron	-3.19	1.31	-6.20	-1.05
		Vercors	-0.15	0.55	-1.26	0.88
	Diameter		0.01	0.14	-0.26	0.27
	Random effect		-0.68	0.42	-1.59	0.06
25. Bryophytes	Tree Species	Other species	1.23	0.58	0.17	2.51
		Oaks	0.93	0.45	0.06	1.79
		Beech	1.34	0.45	0.49	2.29
		Fir & Spruce	-1.53	0.62	-2.76	-0.33
	Vitality		-0.77	0.25	-1.29	-0.32
	Sites	Chartreuse	-1.01	0.71	-2.37	0.42
		Fontainebleau	-4.48	0.52	-5.57	-3.52
		Ventron	0.65	0.80	-0.88	2.29
		Vercors	-2.62	0.69	-3.95	-1.28
	Management type		0.17	0.21	-0.23	0.58
	Diameter		2.04	0.70	0.71	3.41

Microhabitats	Explanatory variables	Levels	Mean value of the estimates	SD	95% confidence intervals	
					-	+
		Oaks:Diameter	-2.17	0.79	-3.98	-0.77
		Beech:Diameter	-1.35	0.73	-2.75	0.04
		Fir & Spruce:Diameter	-2.65	0.80	-4.38	-1.16
	Random effect		0.69	0.28	0.13	1.24
19. Bark loss	Tree Species	Other Species	1.25	0.44	0.38	2.12
		Oaks	2.17	0.38	1.42	2.94
		Beech	1.59	0.36	0.87	2.30
		Fir & Spruce	1.12	0.51	0.15	2.13
	Management type		-0.35	0.17	-0.67	-0.02
	Vitality		1.38	0.21	0.99	1.79
	Sites	Chartreuse	0.55	0.59	-0.60	1.71
		Fontainebleau	-2.73	0.42	-3.59	-1.92
		Ventron	-1.45	0.66	-2.77	-0.20
		Vercors	0.95	0.59	-0.21	2.13
	Diameter:Tree species	Diameter:Other species	2.05	0.54	1.04	3.17
		Diameter:Oaks	0.23	0.24	-0.25	0.69
		Diameter:Beech	0.92	0.23	0.47	1.38
		Diameter:Fir & Spruce	1.11	0.32	0.50	1.75
	Random effect		0.37	0.26	-0.14	0.89

ANNEXE 2.2 : Articles techniques

Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité : Premiers enseignements de l'étude de la biodiversité après plus de 20 ans de non-exploitation – F. Gosselin, V. Boulanger, N. Debaive, O. Gilg, M. Gosselin, E. Dauffy-Richard, F. Archaux, C. Bouget & Y. Paillet
(Article issu du colloque « Naturalité » de Chambéry (2013), soumis pour actes)

Article issu du colloque « Naturalité » de Chambéry (2013), soumis pour actes

Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité : Premiers enseignements de l'étude de la biodiversité après plus de 20 ans de non-exploitation

Frédéric Gosselin¹, Vincent Boulanger², Nicolas Debaive^{3, 4}, Olivier Gilg³, Marion Gosselin¹, Emmanuelle Dauffy-Richard¹, Frédéric Archaux¹, Christophe Bouget¹ & Yoan Paillet¹

¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

² Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

³ Réserves Naturelles de France, 6 bis, rue de la Gouge CS 60100, 21803 Quétigny Cedex, France

⁴ Office National des Forêts, Direction de l'Environnement et des Risques Naturels, 6, avenue de Saint-Mandé 75570 Paris Cedex 12, France

Résumé. Le projet GNB – acronyme de Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité – vise à d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure des peuplements et sur la biodiversité. Nous résumons ici ses premiers résultats, qui comprennent à la fois des confirmations – sur les différences dendrométriques entre forêts exploitées et non exploitées – et des surprises – des différences de biodiversité assez faibles entre forêts exploitées et non exploitées, à l'échelle des communautés d'espèces. Les analyses continuent et mettent l'accent sur la durée depuis l'arrêt de l'exploitation, comparée à d'autres indicateurs potentiels de biodiversité.

L'extension raisonnée du réseau de réserves forestières (réserves biologiques et réserves naturelles à dominante forestière) fait partie des mesures adoptées par la Stratégie Nationale pour la Biodiversité pour améliorer la biodiversité forestière métropolitaine française. Au regard de la littérature scientifique, la non-exploitation favoriserait une partie de la biodiversité forestière menacée par la gestion forestière traditionnelle (notamment la biodiversité inféodée aux gros arbres morts et sénescents et aux stades âgés). Néanmoins, les connaissances qui sous-tendent ce choix font défaut :

- (i) trop peu de publications scientifiques concernent les forêts tempérées d'Europe de l'Ouest et encore moins les forêts françaises ;
- (ii) la différence de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées dépend fortement du groupe taxonomique considéré ; or les groupes a priori les plus sensibles à l'exploitation forestière (insectes saproxyliques, champignons lignicoles, bryophytes, lichens) ont été peu étudiés en Europe tempérée ;
- (iii) les facteurs qui expliquent l'écart de biodiversité entre forêts exploitées et forêts non exploitées restent la plupart du temps au stade d'hypothèses. Or, si l'on souhaite pouvoir conserver ces pans de biodiversité en dehors des réserves, il faudrait savoir quelles sont les variables déterminantes : sont-ce des variables de structure des peuplements, différentes entre forêts exploitées et réserves, ou bien, avant tout et irrémédiablement, le caractère "exploité" ou "non-exploité" ou encore la durée depuis la dernière exploitation ?
- (iv) certaines études souffrent de problèmes méthodologiques comme le non-contrôle du type de milieu entre forêts exploitées et non exploitées.

L'extension du réseau de réserves forestières rejoint ainsi les nombreuses politiques concernant la biodiversité qui sont mises en œuvre sur la base de concepts ou d'idées consensuelles, mais dont le fondement empirique est mince et l'efficacité pratique peu connue (cit_bf[Sutherland, 2004 #90373]cit_af ref_bf(Sutherland, 2004 ref_num90373)ref_af). C'est pourquoi en 2008, l'Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea, ex-Cemagref), l'Office National des Forêts (ONF) et Réserves naturelles de France (RNF) se sont appuyés sur le réseau des réserves forestières intégrales pour bâtir le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » (GNB ; <http://gnb.irstea.fr>). D'envergure nationale, son objectif principal est d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure des peuplements et sur la biodiversité.

Un réseau de 213 placettes sur 15 massifs forestiers

Fin 2012, le plan d'échantillonnage comprenait 213 placettes (Figure 1) réparties sur 15 massifs forestiers dont 9 en hêtraies-chênaies-charmaies de plaine et 6 en hêtraies-sapinières-pessières de montagne. Ces types de forêts représentent 40 % de la surface des forêts françaises.

La pré-sélection des massifs reposait sur plusieurs critères :

- arrêt d'exploitation forestière supérieur à 20 ans dans la réserve forestière ;
- types de stations similaires entre les forêts exploitées et non-exploitées ;
- essences autochtones dominantes dans les peuplements étudiés.

Au sein de chaque massif, les placettes ont été tirées au sort sur un maillage carré de 100x100 m. Les placettes sont appariées entre zone exploitée et non-exploitée en fonction de la station : altitude, exposition et description rapide du type de sol.

Sur chacune des placettes, le peuplement d'arbres et divers paramètres associés (microhabitats notamment) ont été relevés suivant un protocole inspiré du Protocole de Suivi Dendrométrique des Réserves Forestières ([Bruciamacchie, 2005 #93507]). Ce dernier est basé sur la superposition de placettes à géométrie variable : placettes concentriques, à angle fixe, transects. Ces différents types d'échantillonnage permettent d'optimiser le relevé des arbres selon leur position (debout, au sol), leur vitalité (mort, vivant) ou leur diamètre.

En parallèle, des relevés de l'abondance ou de la présence des espèces de 7 groupes taxinomiques ont été effectués sur chacune des placettes : bryophytes, champignons, plantes vasculaires, coléoptères saproxyliques et carabiques, oiseaux et chauves-souris – ces dernières ont été relevées uniquement en plaine pour des raisons de sécurité.

Quantifier et mieux comprendre la réponse de ces groupes taxinomiques à l'arrêt de l'exploitation forestière

La structure des peuplements se révèle être très différente entre les forêts exploitées et non exploitées : les forêts non-exploitées ont du bois mort et des très gros arbres (diamètre $\geq 67.5\text{cm}$) en beaucoup plus grande quantité ([Pernot, 2014 #123258]). A titre d'exemple, le volume de bois mort moyen est de $51\text{ m}^3/\text{ha}$ en forêt non-exploitée contre $11\text{ m}^3/\text{ha}$ en forêt exploitée. Ces différences apparaissent beaucoup plus fortes en forêt de plaine qu'en forêt de montagne (cf. Figures 2 et 3).

De manière plus surprenante, au niveau de l'arbre, le nombre de microhabitats est peu différent entre arbres de forêts exploitées et arbres de forêts non exploitées mais dépend plus des caractéristiques individuelles de chaque arbre (essence, vitalité, diamètre) ([Vuidot, 2011 #111009]).

En ce qui concerne la diversité des groupes taxonomiques, nous avons aussi été surpris de trouver assez peu de différence dans la richesse des coléoptères saproxyliques entre forêts exploitées et forêts non-exploitées dans une partie des massifs de plaine ([Bouget, 2014 #123271]), en contradiction avec les résultats d'une méta-analyse Européenne ([Paillet, 2010 #102117]). Toutefois, les analyses faites espèce par espèce indiquent assez clairement que les forêts exploitées ne sont pas équivalentes aux forêts non-exploitées puisque 25% des espèces testées ont une différence d'abondance nette entre ces deux types de forêts, la moitié de ces 25% préférant les forêts exploitées et l'autre moitié préférant les forêts non-exploitées. Dans ce cas, la différence entre forêts exploitées et non-exploitées se manifeste donc surtout en termes de composition en espèces, et peu au niveau du nombre d'espèces ou de leur diversité.

Tester des indicateurs indirects de biodiversité sur un gradient étendu d'intensité de gestion

Nous avons comparé pour une partie des groupes taxonomiques différents modèles écologiques explicatifs de la biodiversité, associés soit à la problématique "arrêt de l'exploitation", soit à des indicateurs de gestion durable actuellement utilisés ou en cours de développement. Là encore, la simple opposition entre forêts exploitées et forêts non exploitées n'est, la plupart du temps, pas la meilleure explication des variations de richesse des groupes écologiques. Les coléoptères carabiques sont ainsi dans l'ensemble plus sensibles à la surface terrière – variable décrivant la somme des sections des troncs d'arbres à 1,30m sur 1 ha – et au type d'humus ([Toigo, 2013 #121363]). Les coléoptères saproxyliques sont pour leur part davantage favorisés par l'ouverture du peuplement et par la diversité des types de bois morts ([Bouget, 2014 #123271]). Enfin, la richesse totale des oiseaux et des chiroptères est davantage liée au volume de bois mort qu'à l'arrêt de l'exploitation ([Bouvet, 2013 #123274], Figure 4). Par contre, pour certains groupes écologiques tels que les oiseaux cavicoles, oiseaux phytophages, carabes forestiers spécialistes et carabes de milieux ouverts, l'arrêt de l'exploitation fournit la meilleure explication, mais elle n'a pas toujours un effet très fort. Bien que les analyses méritent d'être confortées, les deux groupes qui semblent répondre le plus fortement à l'arrêt de l'exploitation sont les bryophytes (richesse spécifique totale en montagne) et les champignons lignicoles (richesse spécifique totale en plaine) ([Pernot, 2012 #119958]).

Les analyses des données récoltées dans le cadre du projet ne sont pas achevées à ce jour. Nous comptons orienter les futures analyses en mettant l'accent sur la durée depuis l'arrêt de l'exploitation. Il s'agit en effet d'une variable que nous avons pu estimer pour presque toutes les placettes, et qui nous permettra de mieux séparer dans nos résultats ce

qui est de l'ordre de la transition entre forêts exploitées et non-exploitées et ce qui concerne le niveau d'équilibre en forêt non-exploitée. De fait, l'arrêt d'exploitation dans les forêts sur lesquelles nous travaillons est en général assez récent (20 à 50 ans), reflétant l'état actuel du réseau de réserves forestières. C'est à la fois une faiblesse de notre jeu de données – nous n'avons souvent pas de forêts en évolution naturelle depuis longtemps – et une force, nous permettant d'étudier la dynamique de la biodiversité après l'arrêt d'exploitation – grâce à la variabilité de la durée de l'arrêt d'exploitation. Cela permettra de dépasser une approche illusoirement binaire, opposant forêts exploitées et non-exploitées, en faveur d'une approche plus riche, rendant mieux compte de la dynamique de la biodiversité dans la succession des phases de sénescence dans ces réserves. De plus, ce gradient de durée depuis l'arrêt d'exploitation peut probablement être une source d'inspiration et de résultats utiles pour les gestionnaires forestiers. Des premiers résultats sur les champignons lignicoles et sur les caractéristiques dendrométriques ([Pernot, 2012 #119958]) indiquent que la durée depuis l'arrêt de l'exploitation est une variable effectivement importante.

C'est dans cette direction que nous continuons les analyses aux trois niveaux des groupes taxonomiques, des groupes écologiques et des espèces pour mieux cerner les niveaux auxquels l'arrêt de l'exploitation agit, en prenant mieux en compte l'aspect spatial dans les analyses ([Saas, #120235]).

Un projet rendu possible par un partenariat gestion-recherche et par l'implication des personnes et organismes

Au-delà de ces résultats préliminaires, nous voudrions insister en conclusion sur deux points. D'abord sur le fait que ce projet n'a été rendu possible que par l'investissement institutionnel des trois partenaires principaux du projet – ONF, RNF et Irstea – et le soutien financier de l'ONF puis du Ministère en charge de l'écologie. Ce qui a rendu le projet possible, c'est aussi l'investissement d'un collectif de personnes à différents niveaux – gestionnaires locaux, gestionnaires régionaux et nationaux, membres des réseaux naturalistes, chercheurs... – à différents moments du projet. Nous avons ainsi listé une centaine de personnes ayant activement participé au projet (cf. présentation orale) : qu'elles soient ici toutes remerciées pour leur implication. Enfin, deux conditions du déploiement réussi du projet auront été les compétences présentes à l'ONF et à RNF – et notamment les compétences taxonomiques des réseaux naturalistes de l'ONF – ainsi que la capacité de l'ONF et de RNF à agir à l'échelle nationale grâce à leur organisation en réseau.

En second lieu, nous commençons à aborder dans ce projet la réponse dynamique de la biodiversité à la durée depuis la dernière exploitation à travers une approche

instantanée. Nous continuerons de le faire en nous tournant vers la dynamique passée du couvert forestier grâce à des analyses de photographies aériennes. Nous pensons néanmoins qu'un retour sur ces placettes à moyen terme (10 à 20 ans après les premiers passages) permettrait une analyse plus riche de la dynamique de la biodiversité en réponse à l'arrêt d'exploitation. Cet effort pourrait être intégré à un dispositif de suivi de la biodiversité forestière, comme suggéré par [Gosselin, 2012 ^ny #119176] (2012).

Remerciements

Ce projet n'aurait pu aboutir sans l'implication des personnels de terrain (cf. présentation orale). Cette étude a été financée par le Ministère en charge de l'Ecologie (Convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB), le programme « Biodiversité et Gestion forestière » (Convention GNB n°2100214651) et l'Office National des Forêts (Convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008).

Figure 1 : Carte de répartition des massifs forestiers étudiés. De nouveaux massifs, installés en 2013, ne sont pas représentés sur cette carte.

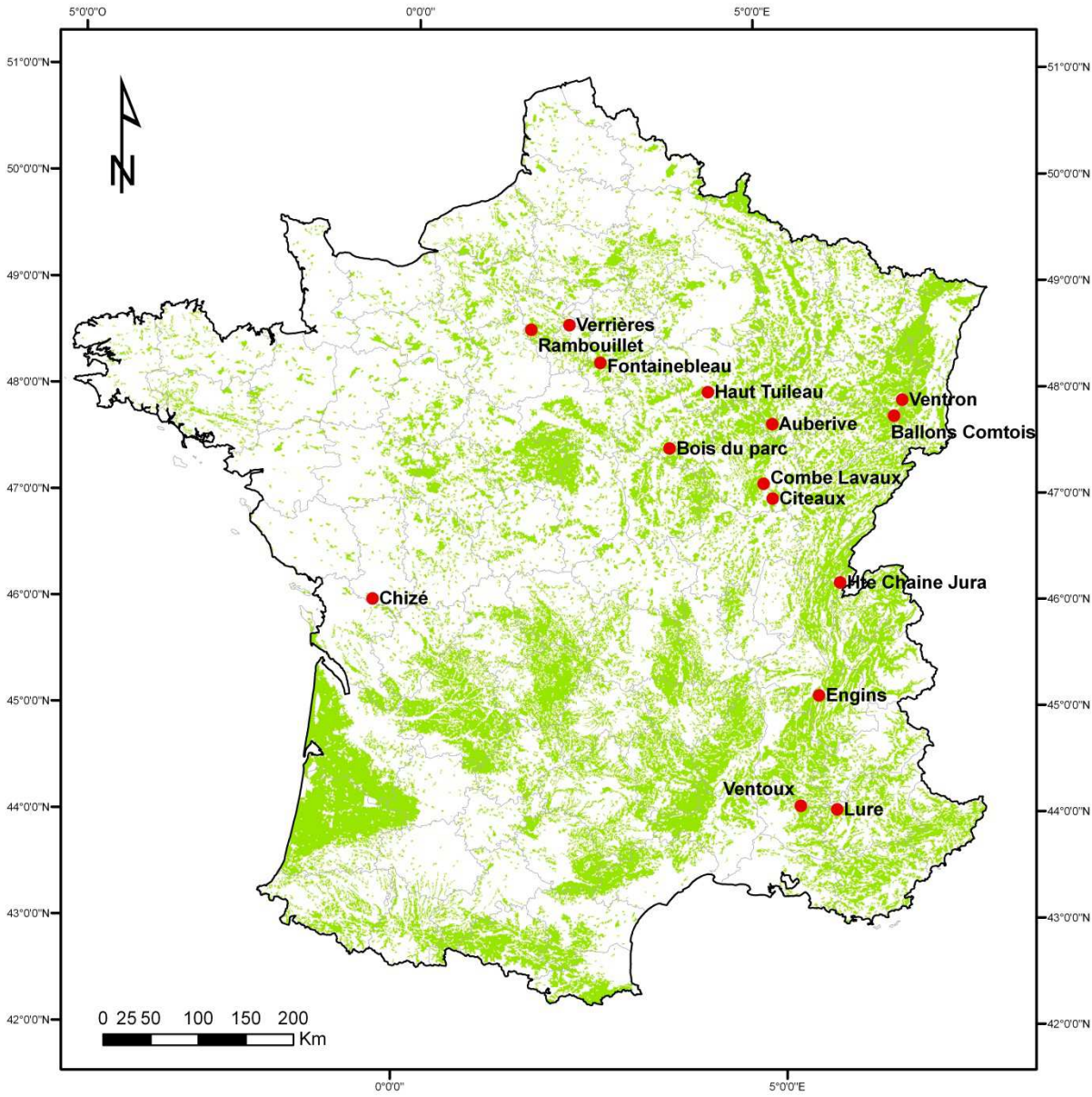


Figure 2 : Volume total de bois mort (estimateur moyen et erreur type), dans les forêts exploitées et les forêts non-exploitées du projet. Les résultats sont donnés pour tout le plan d'échantillonnage (« Total »), puis dans les contextes de Plaine et de Montagne.

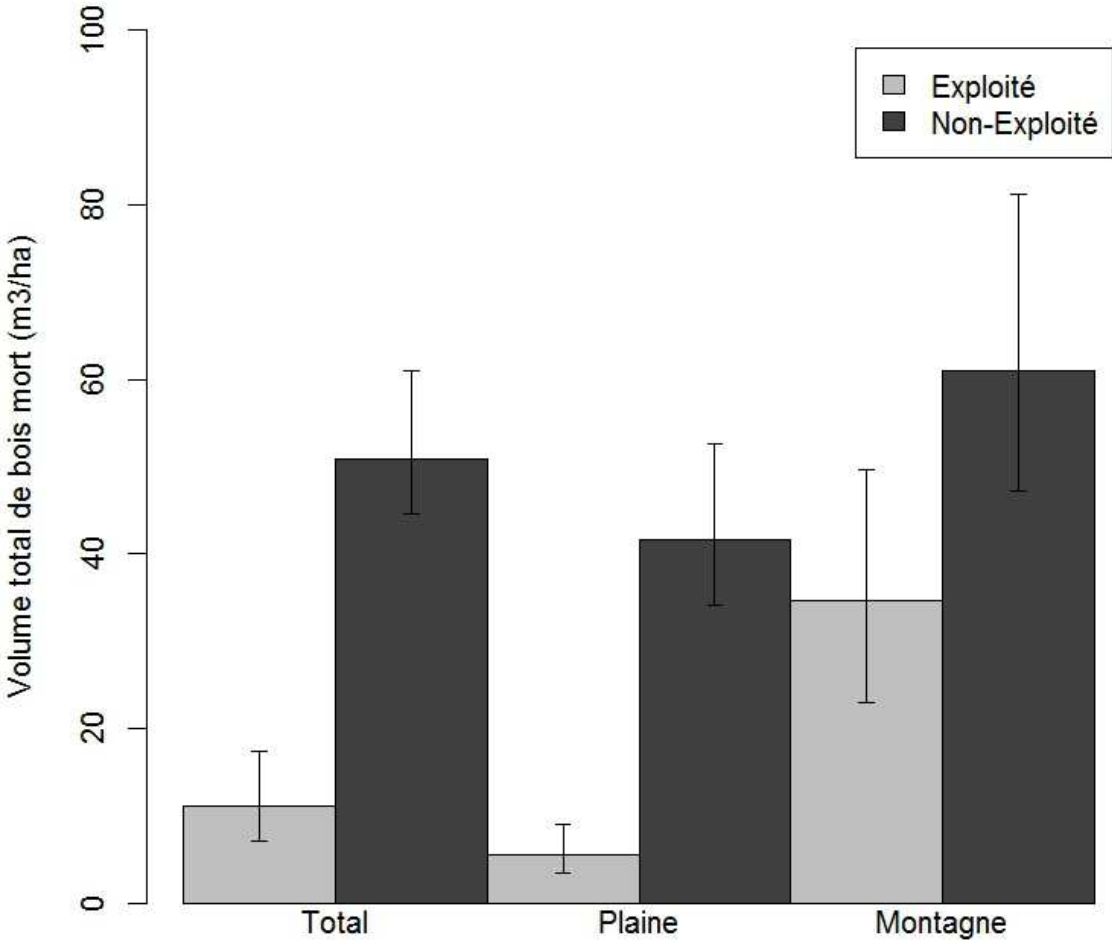


Figure 3 : Densité de très gros bois vivants (arbres de diamètre de plus de 67.5 cm ; estimateur moyen et erreur type), dans les forêts exploitées et les forêts non-exploitées du projet. Les résultats sont donnés pour tout le plan d'échantillonnage (« Total »), puis dans les contextes de Plaine et de Montagne.

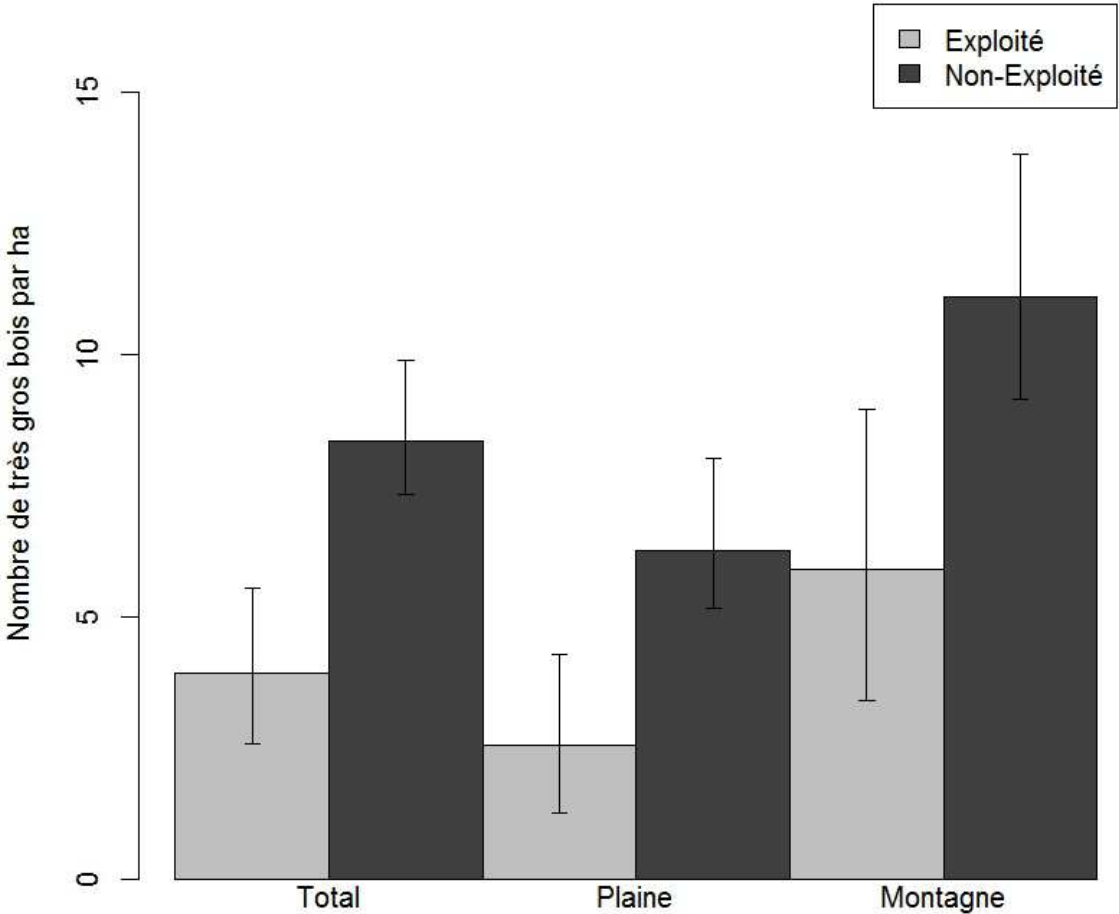
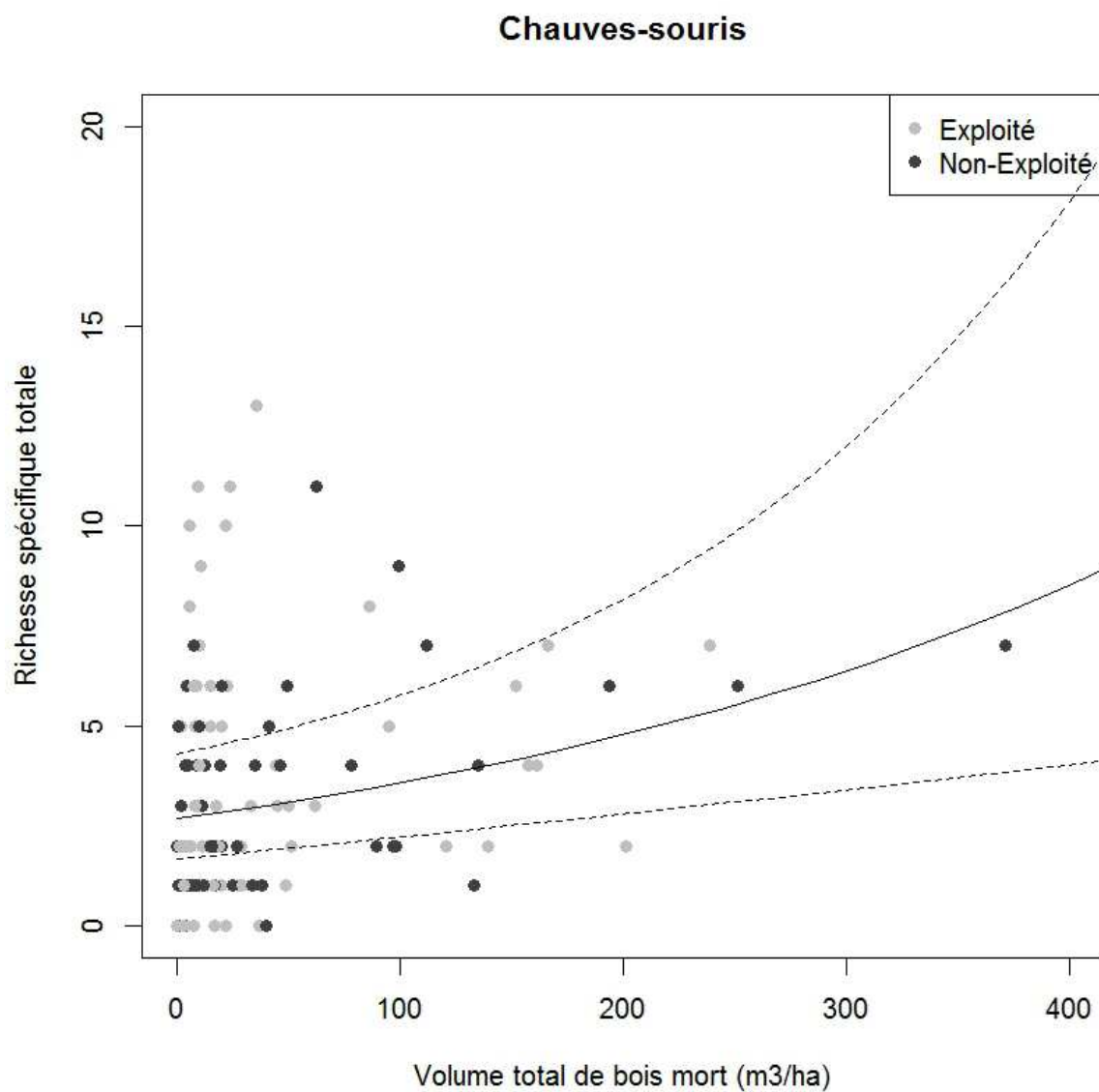


Figure 4 : Relation entre nombre d'espèces de chauve-souris dans les placettes et volume total de bois mort. Les points représentent les données brutes – ventilées entre forêt non exploitée et exploitée – tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés).



Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? comment ? –

F. Gosselin, M. Gosselin & Y. Paillet (2012), *Revue Forestière*

Française (2012), LXIV, 5-2012, 683-700

Article publié dans la Revue Forestière Française (2012), LXIV, n°2012, 683-700

Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? comment ?

Frédéric Gosselin, Marion Gosselin & Yoan Paillet¹

¹ IRSTEA, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

Nombre de caractères (espaces compris) texte principal : 39193 (hors références, annexes et résumé)

Nombre de figures : 1 figure + 2 tableaux

RÉSUMÉ :

Le système actuel de critères et indicateurs de gestion forestière durable informe de façon très indirecte sur l'état de la biodiversité puisqu'il incorpore très peu d'indicateurs issus de suivis de biodiversité. Nous justifions en cinq points l'utilité de tels suivis dans le cadre de l'évaluation de la gestion forestière durable. Nous proposons ensuite des critères pour le choix des taxons à suivre, en fonction des objectifs du suivi. Enfin, nous insistons sur une sélection de points techniques primordiaux pour l'étape de mise en place du suivi : le plan d'échantillonnage ; le choix de placettes permanentes ou non ; le compromis entre réplique spatiale et réplique temporelle des points ; la réflexion sur les variables écologiques à relever en parallèle de la biodiversité ciblée. Ces réflexions s'appuient sur quelques exemples de suivis directs de biodiversité interspécifique forestière, en France et à l'étranger. La mise en place de tels suivis devrait permettre de mieux interpréter les indicateurs de pression et réponse et de proposer de nouveaux indicateurs d'état de la biodiversité, dans le cadre des indicateurs de gestion forestière durable.

Introduction

Comme d'autres domaines environnementaux, la lutte contre l'érosion de la biodiversité est passée de la sphère académique et associative à celle de la mise en œuvre de politiques publiques (Convention sur la Diversité Biologique – CBD – , directive européenne Habitats Faune Flore, objectif 2010...). En conséquence, les engagements collectifs visant à favoriser la biodiversité sont nombreux, tant au niveau national qu'eupéen ou international. Jusqu'à récemment, ces engagements s'étaient focalisés sur l'objectif ambitieux d'enrayer – voire stopper – la perte de biodiversité en 2010. Parallèlement, les pays engagés dans la CBD ont organisé un rapportage périodique, utilisant des indicateurs pour évaluer l'évolution de la situation en termes de biodiversité. Le choix initial tant au niveau international (CBD) que national (Stratégie Nationale pour la Biodiversité – SNB) a été de favoriser des rapports par grand secteur d'activité.

Pour le secteur forestier, dans le cadre de la déclinaison européenne de la CBD (processus Forest Europe), ce rapportage a été intégré à l'évaluation du caractère de durabilité de la gestion forestière : cette évaluation est organisée autour de six critères, dont le quatrième est la biodiversité. À partir des années 1990, il a donc fallu réfléchir à des indicateurs de biodiversité associés à la gestion forestière durable. Les responsables forestiers en charge du développement de ces indicateurs ont logiquement mobilisé les données dendroécologiques utilisées dans les autres critères pour construire les indicateurs de biodiversité (cf. article Barthod, ce numéro). À l'exception de l'indicateur 4.1 relatif à la diversité des espèces d'arbres, et de l'indicateur 4.8 concernant les espèces menacées d'extinction, pour lequel un effort important a été fait, il en résulte un système d'indicateurs de biodiversité forestière qui informe de façon très indirecte sur l'état de la biodiversité (cf. article Gosselin et al., ce numéro ; Levrel *et al.*, 2007, Gosselin et Gosselin, 2008).

Dans cet article, nous proposons une réflexion sur l'intérêt des indicateurs directs d'état de la biodiversité en forêt, pour évaluer et suivre la durabilité de la gestion forestière. Dans le cadre du critère 4 des Indicateurs de Gestion Durable (IGD), nous envisageons de nouvelles interprétations des indicateurs existants (cf. 1.1) et de nouveaux indicateurs (cf. 1.2 à 1.4), en nous limitant toutefois en première approche à la composante taxonomique de la biodiversité, étant entendu que des suivis au niveau habitat seraient aussi utiles. Nous centrons ici notre analyse sur le critère 4 qui, rappelons-le, vise « le maintien, la conservation et l'amélioration appropriée de la diversité biologique dans les écosystèmes forestiers ». L'aspect plus fonctionnel de la biodiversité, compris comme étant l'utilité de la biodiversité pour fournir des services écosystémiques autres qu'elle-même – relève d'autres critères de la gestion forestière durable et ne sera donc pas traité ici (Gosselin et Gosselin, 2008).

Nous justifions en cinq points l'utilité de tels suivis dans le cadre de l'évaluation de la gestion forestière durable ("pourquoi des suivis directs?"). Nous proposons ensuite des critères pour le choix des taxons à suivre, en fonction des objectifs du suivi ("quoi suivre?"). Enfin, nous insistons sur une sélection de points techniques primordiaux pour l'étape de mise en place du suivi ("comment suivre?") : le plan d'échantillonnage ; le choix de placettes permanentes ou non ; le compromis entre réplification spatiale et réplification temporelle des points ; la réflexion sur les variables écologiques à relever en parallèle de la biodiversité ciblée. Ces réflexions s'appuient sur quelques exemples de suivis directs de biodiversité (spécifique) forestière, en France et à l'étranger.

1. Pourquoi davantage d'indicateurs d'état ?

La question sous-jacente de cette première partie est : en quoi la prise en compte de ce genre de données pourrait être utile au sein du système d'indicateurs de gestion forestière durable ? Nous voyons cinq avantages principaux à inclure des suivis directs d'état de la biodiversité forestière dans le système national d'évaluation de la gestion durable des forêts.

1.1. Enrichir et préciser les indicateurs actuels de pression et de réponse par des indicateurs d'état

Les indicateurs actuellement utilisés sont souvent des indicateurs dendroécologiques, sensés représenter des pressions pesant sur la biodiversité. Mais ces indicateurs présentent des inconvénients. En premier lieu, la relation entre ces pressions et les états de la biodiversité est mal connue, notamment dans le contexte français. Pour la plupart des indicateurs indirects actuellement utilisés, il est difficile de préciser les groupes taxonomiques représentés par l'indicateur, les conditions écologiques de validité de l'indicateur et la force et la forme – seuil, relation linéaire – de la relation entre l'indicateur et la part de biodiversité ciblée. Des efforts de recherche parallèles au dispositif de suivi pourraient permettre de mieux calibrer cette relation, comme l'illustrent les articles de Bouget et Gosselin (ce numéro). Mais cette calibration risque de ne pas suffire car la relation entre indicateur et biodiversité risque en outre d'évoluer dans le temps, si bien que la calibration pourrait évoluer elle aussi en conséquence.

Sachant que la relation entre pressions et biodiversité est à la fois mal connue et évolutive, et que la biodiversité en forêt résulte aussi de pressions extérieures à la gestion forestière, suivre l'état de la biodiversité enrichirait utilement les indicateurs de pression et réponse actuellement fournis (cf. Article Gosselin, Bonhême, Archaux, Nivet, ce numéro).

1.2. Accéder à la dynamique de la biodiversité

Le lien entre pression et état de la biodiversité peut non seulement évoluer dans le temps comme évoqué ci-dessus, mais peut avoir lieu avec un décalage temporel. La notion de "dette d'extinction", popularisée par Tilman *et al.* (1994), illustre bien ce phénomène : une pression peut avoir diminué mais rester à un niveau important alors que la réponse de la biodiversité n'est pas encore effective. Il y a deux idées distinctes derrière la notion de dette d'extinction : (i) ce n'est pas parce qu'une pression a diminué qu'elle est à un niveau satisfaisant ; et (ii) il peut y avoir un décalage dans le temps entre l'exercice d'une pression ou d'une réponse et son impact sur la biodiversité. De ce point de vue, suivre la biodiversité ordinaire permettrait donc de mettre en évidence d'éventuelles évolutions décalées dans le temps qui pourraient par exemple toucher la biodiversité ordinaire avant d'impacter les espèces menacées d'extinction (indicateur 4.8). Seuls une connaissance fine de la biodiversité ou un suivi temporel permettront de rendre compte de cette relation décalée entre pression et indicateur.

1.3. Permettre un mode plus dynamique d'analyse et de rapportage sur la durabilité de la gestion forestière et analyser l'efficacité des pratiques de gestion conservatoire.

Il s'agirait d'inclure dans la même analyse des pressions, des états et des réponses – i.e. des mesures prises en faveur de la biodiversité. A l'échelle mondiale et avec un jeu d'indicateurs un peu hétéroclite, c'est ainsi que Butchart *et al.* (2010) montrent que l'état de la biodiversité a empiré, en lien avec des pressions plus fortes et malgré des "réponses" croissantes. On pourrait notamment essayer de quantifier si les réponses apportées par la gestion ou la politique publique forestières au déclin de la biodiversité ont réduit les pressions et si cette réduction a eu un impact positif sur l'état de biodiversité. Par exemple, il serait possible sur cette base d'évaluer si les mesures prises en faveur du bois mort par l'ONF ont eu l'impact espéré sur les niveaux de bois mort et si l'état de la diversité saproxylique s'en est trouvé amélioré (cf. Cordonnier *et al.*, 2009 pour une approche similaire incluant un volet expérimental). On pourrait aussi jauger si la biodiversité forestière a évolué plus favorablement sur les sites du réseau Natura 2000 que dans les forêts hors réseau. Cette approche est menée actuellement par le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) sur la base des données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC).

1.4. Construire un indicateur global de gestion durable de nos forêts

En comparant les dynamiques de biodiversité à l'œuvre entre forêts exploitées et forêts non-exploitées, nous aurions un indicateur assez pertinent d'impact de l'ensemble des effets de la gestion sur la biodiversité, toutes choses – ou presque – étant comparables par

ailleurs – et pourvu qu'on envisage les effets de la gestion forestière en moyenne à une échelle assez locale. Cet indicateur compléterait donc utilement les indicateurs de pression, – même s'ils étaient validés (cf. ci-dessus) – car il intégrerait l'effet cumulé des pressions et réponses liées à la gestion forestière. Nous avons déjà utilisé une telle approche pour comparer la quantité de micro-habitats sur les arbres en forêt exploitée et forêt non-exploitée (Vuidot *et al.*, 2011). Les résultats montraient qu'à l'échelle de l'arbre, *une fois prises en compte les caractéristiques individuelles de l'arbre*, il y avait peu de différences d'abondance des micro-habitats, que l'arbre soit en forêt exploitée ou non exploitée – contrairement à des résultats allemands qui révélaient dans les mêmes conditions une moindre abondance de micro-habitats en forêt exploitée qu'en forêt non exploitée. Cette première approche synchronique prendrait encore plus de sens si elle était entreprise en dynamique (Gosselin *et al.*, 2011). En s'inspirant de cet exemple, nous pensons que des *suivis* de biodiversité menés en forêt exploitée et non-exploitée pourraient fournir un nouvel indicateur de gestion forestière durable, intégrant les effets cumulés de la gestion forestière.

1.5. Disposer d'outils de comparaison de la dynamique de la biodiversité entre différents types de milieux et de gestion associée

Il est souvent admis que parce que la gestion forestière utilise peu d'intrants, la biodiversité serait moins menacée en forêt que dans d'autres milieux. C'est en partie ce qui est observé sur les communautés d'oiseaux communs suivies par le STOC : les oiseaux spécialistes des forêts déclinent, mais moins vite que les oiseaux spécialistes des milieux agricoles et autant que les oiseaux spécialistes des villes. Il serait utile de savoir si la partie plus généraliste suit la même tendance et si cette tendance est la même pour d'autres groupes taxonomiques que les oiseaux communs. Pour les espèces rares ou menacées, il semble que globalement la menace soit du même niveau ou moindre – suivant le groupe taxonomique – en forêt que dans d'autres milieux (Gosselin *et al.*, 2009).

Il y a donc un grand intérêt à inclure des données de suivi de biodiversité dans les données utilisées pour évaluer la gestion forestière durable, pourvu qu'on laisse le système d'indicateurs du critère 4 s'enrichir de nouvelles analyses et de nouveaux indicateurs validés scientifiquement.

2. Quelle(s) biodiversité(s) suivre ?

Les réflexions précédentes nous conduisent assez naturellement aux types de biodiversité qu'il serait intéressant de suivre.

Nous avons tout d'abord évoqué l'intérêt de l'indicateur 4.8 qui présente la proportion d'espèces forestières menacées, au sens de l'UICN. Cet indicateur présente l'avantage d'être la version forestière d'un indicateur utilisé plus globalement ou dans d'autres milieux. On pourrait aussi le compléter par des zooms sur des espèces qui seraient l'objet d'un suivi particulier – par exemple démographique et/ou génétique – (cf. Hamza *et al.*, 2007), notamment des espèces pour lesquelles une réponse de gestion est apportée, sous la forme d'un plan de restauration par exemple. Pour cet indicateur, différents types de données peuvent être mobilisées, grâce à la méthodologie de l'UICN : des suivis démographiques, des suivis d'abondance ou des présence-absence, des suivis d'aire de répartition.

Ensuite, dans l'optique de comparer la dynamique de la biodiversité en forêt à celle à l'œuvre dans d'autres milieux, il serait judicieux de suivre l'abondance de taxons à large amplitude de milieux incluant des généralistes, des spécialistes forestières et des spécialistes d'autres milieux. C'est le cas des oiseaux par exemple : il existe des espèces ubiquistes, des spécialistes de forêts, des spécialistes de champs agricoles, des spécialistes de zones humides. Les données seraient analysées par milieu, toutes espèces confondues, mais aussi en se restreignant aux espèces très spécialistes de ces différents milieux. Il existe déjà des données de suivi d'abondance de populations pour certains groupes taxonomiques en forêt : en France métropolitaine, cela concerne en particulier les oiseaux, via le programme STOC, et la flore vasculaire, via les réseaux de placettes gérés par l'IGN³ et par le département de la santé des forêts (DSF) du ministère en charge des forêts. Contrairement aux données oiseaux du STOC, les données sur la flore vasculaire ne permettent toutefois pas de comparaisons avec d'autres milieux car elles ne sont collectées qu'en forêt.

Enfin, les suivis existants concernent des groupes taxonomiques qui n'ont pas forcément été choisis pour l'enjeu qu'ils représentent en termes de gestion forestière durable. Il est donc logique de se demander si d'autres groupes taxonomiques ne devraient pas être suivis et pour quelle raison. On pourrait notamment souhaiter un groupe taxonomique indicateur de l'ensemble de la biodiversité en forêt. L'analyse de la littérature suggère toutefois que cette piste est une impasse (Gosselin et Dallari, 2007). Nous proposons plutôt de choisir de suivre des groupes taxonomiques reliés à des enjeux en termes de gestion forestière durable. Pour le critère 4, on pourrait cibler des parties de biodiversité ayant des facteurs de sensibilité avérée ou possibles à la gestion forestière (espèces peu mobiles, espèces sensibles au tassement du sol ; cf. Gosselin *et al.*, 2009).

³ l'Institut national de l'information géographique et forestière est un organisme qui résulte de la fusion, au 1er janvier 2012, de l'Institut géographique national (IGN) et de l'Inventaire forestier national (IFN)

À l'intersection des taxons "à enjeu", des pressions pesant sur la forêt française et des états de la biodiversité, se trouvent les espèces associées au bois mort, dites saproxyliques : elles dépendent majoritairement de la forêt, représentent le quart des espèces forestières (soit plus de 10 000 espèces, dont une majorité de Champignons et de Coléoptères) et leurs habitats sont perturbés par la gestion. De plus, une proportion significative des espèces sont menacées d'extinction (Bouget, 2007). Dès 1988, le Conseil de l'Europe encourageait les gouvernements européens à utiliser prioritairement les organismes saproxyliques pour évaluer l'état de conservation des forêts⁴.

Le statut actuel des organismes saproxyliques fait pourtant débat dans la communauté forestière : les niveaux de bois mort sont très probablement plus élevés aujourd'hui qu'il y a quelques décennies (notamment après les tempêtes de 1999), quoique toujours à des niveaux assez faibles en plaine. De fait, le pire est probablement derrière nous compte tenu de la surexploitation historique de la forêt qu'ont connue ces espèces du Moyen-âge jusqu'au 19^e siècle, lorsque le bois était la principale source d'énergie (Bartoli et Geny, 2005). Les goulets d'étranglement vécus par les populations d'organismes saproxyliques ont pu conduire à des assemblages aujourd'hui appauvris ou fragilisés qui doivent sans doute toujours être considérés comme vulnérables : l'existence de conditions antérieures plus défavorables pour ces espèces saproxyliques ne signifie pas que les conditions actuelles ou futures permettent leur survie, tant le phénomène d'extinction s'étale dans le temps (Caughley, 1994; Pimm, 2002 ; cf. aussi la notion de dette d'extinction développée ci-dessus). En raison du décalage de réponse de la biodiversité, l'état actuel de ces espèces ne signifie pas que les efforts de gestion en leur faveur soient inefficaces. Seul un double suivi pression/état dans le temps permettra d'en juger.

Il serait au final très utile que les suivis de taxons forestiers soient multi-spécifiques, comme les suivis existants mentionnés ci-dessus. On pourrait suivre l'abondance, la présence/absence et/ou la répartition de ces espèces – avec une préférence pour la première alternative, plus facile à relier à la gestion forestière. A la suite notamment de Gosselin et Dallari (2007), Gosselin et Gosselin (2008), Landmann et Gosselin (2009), et dans le cadre du critère 4 de gestion forestière durable, nous proposons au minimum d'ajouter aux suivis existants (Oiseaux notamment de Vigie-Nature et flore vasculaire de l'IGN/IFN), le suivi de taxons saproxyliques. On pourrait y ajouter :

⁴ Recommandation du Comité des ministres du Conseil de l'Europe R(88) 10 aux Etats membres (adoptée le 13 juin 1988) pour « *la protection des organismes saproxyliques et de leurs biotopes* ». <https://wcd.coe.int/com>.

- au sein du critère 4, un taxon à faible capacité de dispersion autre que la flore vasculaire – comme les mollusques suivis en Suisse ; cf. ci-dessous – en lien avec les problématiques des forêts anciennes et de la trame verte ;
- pour le critère 2 de gestion durable ("Maintien de la santé et de la vitalité des écosystèmes forestiers"), des groupes taxonomiques au rôle fonctionnel important – si leur lien avec le fonctionnement fournissait de meilleurs indicateurs de "la santé et la vitalité des écosystèmes forestiers".

3. Comment suivre la biodiversité ?

Une fois définis les objectifs du suivi et les parties de biodiversité ciblées, il reste à mettre en place le dispositif de suivi. Ce point nécessite une grande attention ; les modalités pratiques dépendent à la fois des espèces suivies et des objectifs du suivi. Parmi de nombreux critères de qualité, nous insistons ici sur quatre points relatifs au plan d'échantillonnage, à la répartition spatiotemporelle des collectes de données et à la récolte de données écologiques ou sylvicoles en parallèle des relevés de biodiversité.

3.1. Choix du plan d'échantillonnage

Le choix du plan d'échantillonnage est le parent pauvre de nombre de suivis de biodiversité. À titre d'exemple, les sites de suivi à long terme (LTER) – et parmi eux le suivi à long terme des forêts en Europe – n'ont souvent pas de plan d'échantillonnage explicite, ce qui pourrait poser des problèmes à l'avenir (Ferretti et Chiarucci 2003). La question est la même pour de nombreux suivis de biodiversité :

- ainsi, le Living Planet Index est marqué par des choix de populations ou d'espèces voire de sites qui peuvent être biaisés (Loh *et al.*, 2005).
- de même, le suivi nord-américain des oiseaux nicheurs se fait le long de routes ; or les bords de route ne sont pas forcément représentatifs de l'évolution des habitats dans tout le paysage (Buckland *et al.*, 2005; Keller & Scallan, 1999, Harris & Haskell, 2007).
- Le suivi français des oiseaux nicheurs (STOC) ne possède pas le biais du suivi nord-américain. Tout comme le suivi anglais équivalent (Freeman *et al.*, 2007), STOC avant 2001, il possédait un plan d'échantillonnage encore moins "représentatif", puisque durant cette période les lieux de prospection étaient choisis par les observateurs. Après 2001, des choix différents ont été faits des deux côtés de la Manche : côté britannique, les organisateurs ont utilisé un plan d'échantillonnage complètement aléatoire tandis qu'en France une partie seulement d'aléatoire a été introduite, puisque les lieux d'observation sont tirés au sort dans un rayon fixe autour

du lieu de résidence des observateurs : le plan d'échantillonnage en résultant s'en trouve déséquilibré par la distribution des lieux de vie des observateurs STOC (Gosselin & Dallari 2007; cf. <http://vigienature.mnhn.fr/page/protocole>), avec par exemple, peu d'observations dans les départements des Landes et du Cher. Nos collègues britanniques ont poussé la rigueur jusqu'à poursuivre les deux plans d'échantillonnage en parallèle pendant quelques années afin d'en tirer des enseignements Freeman *et al.* (2007) ont ainsi pu comparer les tendances temporelles des oiseaux anglais telles qu'évaluées avec l'ancien plan d'échantillonnage – non représentatif du territoire anglais – et le nouveau – représentatif, depuis 2001. Non seulement ils trouvent que les deux échantillonnages aboutissent à des tendances temporelles significativement différentes pour 10% des espèces, mais ils montrent que les corrélations entre les tendances temporelles sont souvent faibles – sans qu'on ait suffisamment de puissance statistique pour les qualifier de significativement différentes : ainsi, pour environ 55 % des espèces, les tendances temporelles d'abondance avaient un coefficient de corrélation de moins de 50% entre les deux échantillonnages.

On peut donc légitimement se poser des questions sur l'influence de nombreux plans d'échantillonnage sur les résultats du suivi de biodiversité. Quelles recommandations peut-on en déduire dans le cas de suivis de biodiversité pour évaluer la durabilité de la gestion forestière ? Plusieurs pistes sont envisageables. On peut en premier lieu imaginer un plan d'échantillonnage aléatoire ou systématique, stratifié ou non, à la manière de celui utilisé par l'IGN, mais pour toutes les forêts, qu'elles soient de production ou non. En Alberta (cf. ci-dessous), le choix a été fait de retenir une grille systématique, non stratifiée, au motif que les strates pouvaient changer dans le temps (Boutin *et al.*, 2009). Le Monitoring de la Biodiversité en Suisse (cf. ci-dessous) a choisi un échantillonnage systématique (Figure 1), en s'organisant de manière à ce que les points en forêt coïncident avec ceux de l'inventaire forestier national suisse (lui-même établi sur grille systématique). Si l'on s'oriente vers une utilisation des réserves intégrales comme témoins de l'évolution de la biodiversité en l'absence de gestion – cf. ci-dessus – il serait logique de stratifier l'échantillonnage en fonction de ces réserves, *a priori* invariantes dans le temps, et peut-être de la distance à ces réserves. En l'absence de stratification, compte tenu de la faible emprise surfacique de ces réserves, un échantillon purement aléatoire ou systématique conduirait à un échantillonnage déséquilibré par rapport à l'objectif du suivi, avec de nombreux points d'inventaire hors réserve et très peu de points d'inventaires en réserve.

3.2 Répartition spatiotemporelle des relevés

Il faut ensuite choisir si les placettes sont revisitées de manière périodique – cas de placettes permanentes – ou si les placettes sont remplacées à chaque campagne. L'Alberta (cf. ci-dessous) a fait le choix de placettes permanentes mais aux positions exactes gardées secrètes pour ne pas influencer la gestion autour des points échantillonnés.

Faire des mesures fréquentes sur peu de sites ou faire des mesures moins fréquentes sur plus de sites ? Comme l'ont bien montré Rhodes et Jonzén (2011), c'est l'estimation des niveaux respectifs d'autocorrélation spatiale et temporelle qui permet de choisir entre ces deux stratégies.

3.3. Lien avec des variables environnementales

Enfin, pour évaluer le critère de gestion forestière durable relatif à la biodiversité (critère 4), il est important de pouvoir relier les évolutions de la biodiversité à des variables écologiques, notamment des variables liées à la gestion (cf. partie 2.3). Organiser d'un côté un suivi de la biodiversité et de l'autre un suivi des variables dendro-écologiques sans les lier explicitement expose là encore à des problèmes futurs, comme ceux rencontrés dans le cas de la chouette tachetée (Gosselin, 2009). Dans ce cas d'école, les deux ensembles de suivis étaient déconnectés : le premier sur la démographie de la chouette et le second sur l'évolution de son habitat supposé optimal, mais aucune passerelle n'était prévue pour analyser si la dynamique de la population de chouette tachetée était bien liée à la quantité et la qualité de son habitat. Il serait fort utile d'éviter cet écueil en recueillant de manière coordonnée – et en fonction d'analyses futures – les informations sur la biodiversité et celles sur les variables dendro-écologiques au sein de systèmes de suivis Pression/État/Réponse équilibrés.

Ces points (échantillonnage stratifié ou non ; placettes permanentes ou non ; réplification spatiale vs réplification temporelle ; réflexion aux variables écologiques relevées en parallèle de la biodiversité) ne sont que quelques uns des aspects – mais probablement les principaux – à aborder pour mettre en place ou améliorer le suivi de la biodiversité en forêt (cf. aussi Yoccoz *et al.*, 2001). Plusieurs exemples développés ci-dessous nous semblent servir de base pertinente quant à la mise en place d'un réseau de suivi.

4. Exemples de suivis intégrant des indicateurs directs de biodiversité forestière

Même si les données de biodiversité forestière sont peu mobilisées dans le secteur forestier, des suivis de biodiversité forestière existent déjà en France et à l'étranger. Nous proposons dans la suite un panorama rapide de ces suivis.

Les suivis de biodiversité forestière apparaissent aussi bien dans des dispositifs de suivis généraux de biodiversité, multi-milieux (programme de suivi européen de la biodiversité

(SEBI) ; de l'Agence Européenne de l'Environnement ; Observatoire National de la Biodiversité) que dans des dispositifs de suivis propres au secteur forestier.

Dans les exemples qui suivent, nous nous sommes limités aux suivis d'ampleur nationale ou internationale, de long terme (pas d'inventaires ponctuels), ayant pour objectif soit d'évaluer l'état et l'évolution de la biodiversité spécifique (dont la biodiversité forestière), soit d'évaluer l'impact de politiques publiques sur la biodiversité (dont les politiques forestières ou de conservation de la biodiversité), et utilisant des indicateurs directs de biodiversité forestière.

4.1 Données forestières au sein de suivis de biodiversité

Si certains pays envisagent des suivis de biodiversité à grande échelle (tous milieux et taxons confondus), la synthèse de Lee et al. (2005) note que la plupart des suivis de biodiversité à long terme à l'échelle nationale ont été développés à partir des inventaires forestiers, des inventaires cynégétiques, ou des suivis de la qualité de l'air ou de l'eau. Les techniques utilisées s'inspirent donc des placettes standards d'inventaires forestiers, des techniques de comptage de vertébrés (grands mammifères, oiseaux) ou des techniques d'analyse de la qualité de l'eau (indices biotiques). Mais de larges pans de la biodiversité ne sont pas couverts par ces méthodes, notamment dans le domaine forestier. Deux principales stratégies de collecte de données distinguent les pays qui mettent en place des suivis nationaux de biodiversité :

- Dans le premier cas, un service de coordination rassemble des observations plus ou moins disparates issues de plusieurs programmes séparés de suivis, en général un programme par groupe taxonomique (suivi des amphibiens, des oiseaux nicheurs, des gastéropodes...) ou par type de milieux (suivi des zones humides, des prairies sèches...). C'est le système le plus courant. En France, le programme Vigie Nature du Muséum National d'Histoire Naturel (MNHN) en est un exemple, au même titre que l'Observatoire National de la Biodiversité (ONB), le suivi national de biodiversité en Bulgarie (<http://monitoring.biodiversity.bg/english/>), ou le Hungarian Biodiversity Monitoring System (HBMS) en Hongrie (<http://www.termesztvedelem.hu/hbms>).
- Dans le deuxième cas, les observations sont réalisées par un service dédié, qui conçoit et met en place un système de suivi intégré, fondé sur un échantillonnage statistique adapté. Ce système commence à se développer.

Le choix entre ces deux types de systèmes doit prendre en compte de multiples paramètres : ceux des coûts (cf. ci-dessous, qui devraient à terme incorporer la qualité des données), des bénéfices (capacité à répondre aux demandes de la société, éventuellement nombre de publications), des risques (par exemple, stabilité du dispositif en cas de conflit entre parties

prenantes) et de l'impact sur la société. Nous avons néanmoins privilégié la seconde stratégie car elle correspond le mieux aux préconisations théoriques de mise en place d'un suivi de biodiversité. Nous développerons donc uniquement deux exemples de suivis dédiés, en focalisant sur la biodiversité forestière : le Monitoring de la Biodiversité en Suisse (MBD) et le Suivi de la Biodiversité en Alberta (ABM).

4.1.1. Le Monitoring de la Biodiversité en Suisse (www.biodiversitymonitoring.ch)

Le Monitoring de la Biodiversité en Suisse (MBD) a été créé en 2001 sous la responsabilité de l'Office Fédéral de l'Environnement. C'est un programme de suivi non exclusivement forestier, qui produit une liste d'indicateurs structurée en trois catégories selon le système préconisé par l'OCDE (1994) pour la gestion d'écosystème soumis à des pressions anthropiques : ainsi, ils qualifient une pression sur l'écosystème (15 indicateurs), un état de l'écosystème (12 indicateurs) ou une réponse de la société aux pressions exercées (7 indicateurs).

La plupart des indicateurs sont calculés à partir de données externes, mais au moins trois indicateurs d'état, centraux, sont construits à partir de données collectées directement sur le terrain par le MBD : tous les 5 ans, le MBD recense la diversité de plantes, de papillons, d'oiseaux, d'escargots et de mousses sur un réseau d'échantillonnage systématique de placettes permanentes (géolocalisées et matérialisées sur le terrain au moyen d'une borne métallique). Ce réseau de mesure mis en place à l'échelle de toute la Suisse est constitué de deux sous-réseaux (Figure 1) :

- le premier (Figure 1a), destiné à évaluer la diversité des espèces dans les paysages, est une grille systématique de 520 zones de 1km², régulièrement réparties, avec toutefois une maille plus serrée dans le Jura et dans le Sud du pays. Sur ce réseau sont recensés les oiseaux nicheurs, les papillons diurnes et les plantes vasculaires. Les espèces sont inventoriées le long d'un transect qui parcourt chaque zone :
 - Transect de 2,5 km pour les papillons et la flore. Les papillons sont recensés sur 5 m de part et d'autre du transect (jusqu'à 7 passages par saison), les plantes sur 2,5 m de part et d'autre du transect (2 passages par an).
 - Transect différent, de 3 à 5 km pour les oiseaux nicheurs (identifiés au chant et à vue, 3 passages par an).
- le second (Figure 1b), destiné à évaluer la diversité spécifique des plantes vasculaires, mousses et mollusques dans les habitats, compte 1600 placettes de 10m². La flore fait l'objet de 2 passages par an (les mousses sont récoltées au printemps, en plus du relevé de flore vasculaire; et identifiées en laboratoire). Pour

les mollusques, des échantillons de sol sont prélevés sur 8 points à l'aide d'une carotteuse normée, et envoyés au laboratoire pour détermination.

Les données de relevés du MBD alimentent aussi en partie l'indicateur concernant la présence en Suisse d'espèces menacées à l'échelle mondiale. Le MBD se concentre sur l'inventaire d'espèces abondantes et répandues, chez lesquelles ont été constatées d'importantes modifications au cours des dernières années, avec des espèces naguère fréquentes qu'on ne trouve plus que rarement aujourd'hui. C'est en signalant de telles évolutions que le MBD espère donner l'alarme suffisamment tôt et justifier des mesures, avant que les espèces ne doivent être inscrites dans les listes rouges.

Le MBD s'organise de la façon suivante:

- Un bureau externe assure la coordination de l'ensemble du projet et organise la collecte annuelle des données. Ses compétences englobent la gestion des données et leur interprétation, le reporting et l'assurance qualité ;
- Les relevés sur le terrain concernant les indicateurs principaux des espèces répandues sont confiés à des spécialistes choisis suite à appel d'offre, pour une période de plusieurs années. La structure de coordination procède en outre à ses propres relevés pour les sites où le travail s'avère particulièrement complexe ;
- Les collectes de données sur les espèces rares sont réalisées par les institutions spécialistes des catégories concernées : le Centre suisse de cartographie de la faune (CSCF), le Centre du réseau suisse de floristique (CRSF), la Station ornithologique Suisse de Sempach, le Centre de coordination pour la protection des amphibiens et des reptiles de Suisse (KARCH) et la Société suisse de biologie de la faune (SSBF).

Le MBD coûte environ 2.5 millions d'euros par an hors taxes, soit 60€/km² rapporté à la surface totale du pays. Ce coût couvre pour l'essentiel des frais de personnel (Tableau 1).

L'exploitation des données du MBD a déjà fourni des résultats intéressants pour la biodiversité forestière. Ainsi, une étude sur un échantillon de placettes communes à l'Inventaire Forestier National et au MBD a montré que la densité spécifique des plantes vasculaires, mousses et mollusques ne peut être correctement évaluée que par suivi direct des espèces : il n'y a pas de relation fiable et univoque entre celle-ci et les attributs structuraux de la forêt (Bühler *et al.*, 2007).

4.1.2 Le Monitoring de la Biodiversité en Alberta (www.abmi.ca)

L'Alberta Biodiversity Monitoring Institute (ABMI) a été créé en 2003. Il s'agit d'un système intégré de suivi de la biodiversité des écosystèmes à l'échelle de la province (661 000 km²),

par collecte de données sur une maille systématique de 20x20km sur l'ensemble du territoire (1656 sites au total) :

- données de présence et abondance de taxons relevées au niveau "espèce" : plantes vasculaires, mousses, champignons, lichens, phytoplancton, oiseaux, mammifères, poissons, collemboles, rhopalocères, zooplancton, invertébrés benthiques.
- données structurelles : arbres vivants et arbres morts, bois mort à terre, sol, couvert végétal, litière, physicochimie de l'eau, caractéristiques de bassin versant, caractéristiques paysagères.

Au total, l'ABMI évalue l'état et l'évolution de 2000 espèces, 200 variables d'habitat (à l'échelle de la placette), 40 variables d'empreinte humaine (à l'échelle du paysage). Chaque année, 330 sites sont visités, et la province est couverte en 5 ans. L'échantillonnage pour la collecte des données est dimensionné de manière à avoir 90% de chances de détecter un changement de 3 % par an après 4 visites (1 visite tous les 5 ans). Les protocoles d'échantillonnage et de collecte sont téléchargeables sur le site de l'ABMI. Le budget annuel de l'ABMI est de 12 M\$ (environ 9 M€, soit 13.6€/km² ramené à la surface de la province), financé à 60% par le gouvernement, à 40 % par les utilisateurs du territoire (dont les secteurs énergétique et forestier).

Ce programme de suivi est piloté par une organisation indépendante non lucrative. Le bureau est composé de représentants du gouvernement, des différents secteurs, dont la forêt, d'organisation non gouvernementale et de scientifiques. Différents objectifs sont affichés :

- évaluation des changements de biodiversité à l'échelle du territoire de l'Alberta (Canada) ;
- fourniture d'informations fiables et objectives aux gestionnaires de ressources naturelles ;
- évaluation de l'efficacité des politiques de gestion durable, notamment de la gestion forestière durable (Stadt *et al.*, 2006) ;
- analyse des relations possibles (corrélations) avec des facteurs potentiellement explicatifs.

4.2. Volet biodiversité des inventaires forestiers nationaux

Le récent ouvrage de Tomppo *et al.* (2010) synthétise les utilisations des inventaires forestiers nationaux pour répondre aux demandes internationales de rapportage, tant pour l'état des ressources forestières (biomasse, produits non ligneux) que pour le stockage de carbone ou la biodiversité.

Sur les 37 pays analysés, tous destinent prioritairement leur inventaire à évaluer la ressource forestière, mais 27 affichent tout de même l'utilisation des données pour le rapportage sur la biodiversité (national ou requis par les engagements internationaux : critère 4 du processus MCPFE, CDB, rapports FAO), avec prise de données spécifiques pour cela (hormis Chypre), tableau 2). Il s'agit le plus souvent de données structurelles, pour des indicateurs indirects tels le volume du bois mort ou la structure verticale du peuplement. La prise de données directes (relevés au niveau espèce) pour fournir des indicateurs d'abondance de population est plus rare. En effet, seulement 18 pays (sur 27) dédient des relevés spécifiques (présence ou l'abondance de taxons ou de groupes taxonomiques) à l'évaluation de la biodiversité. De plus, parmi ces 18 pays, 16 relèvent des données au niveau espèce pour des groupes taxonomiques donnés (en plus des ligneux classiquement recensés par les inventaires), mais avec des restrictions :

- données sur une liste limitée d'espèces et non sur un groupe entier : cas de l'Allemagne (8 plantes vasculaires fréquentes) ; Espagne (sélection de lichens épiphytes) ; Norvège (une seule espèce de plante vasculaire) ; Suisse (11 champignons saproxyliques) ;
- données directes au niveau espèce ne concernant que le groupe des plantes vasculaires (moitié des cas) ;
- données sur des groupes à enjeux au niveau espèce plus rare : lichens épiphytes (6 pays), bryophytes (2), champignons (2). Pour les bryophytes et les champignons, les relevés se limitent parfois à certains groupes écologiques : bryophytes terricoles (France) ou champignons saproxyliques (Suisse).

Dans plusieurs cas, les données biotiques sont prélevées à des niveaux moins fins que l'espèce : e.g. couvert, toutes espèces confondues, des mousses, des lichens, des herbacées ou des ligneux. Pour les lichens épiphytes, les données consistent fréquemment en l'estimation du couvert de trois groupes morphologiques : lichens fruticuleux, foliacés ou crustacés (Espagne, Irlande). Les espèces ne sont parfois déterminées qu'au genre : cas des champignons saproxyliques du genre polypore en Estonie, ou des lichens des genres *Usnea*, *Bryoria* et *Alectoria* en Suède.

Conclusion

Au terme de cet article, nous plaidons pour un enrichissement des indicateurs de gestion forestière durable par des données de biodiversité multi-espèces. Ces données rempliraient des rôles variés :

– enrichir et préciser les indicateurs de pression et de réponse, en permettant des analyses du lien entre pressions, état et réponse, ainsi que des analyses d'impacts décalés dans le temps des pressions et réponse sur les états de biodiversité ;

– fournir de nouveaux indicateurs de gestion durable des forêts, comme un indicateur comparant la dynamique de la biodiversité en forêt exploitée et en forêts non exploitée ;

– donner des éléments de comparaison sur la dynamique de la biodiversité en forêt par rapport à d'autres milieux ou en France par rapport à d'autres pays.

Nous avons présenté l'intérêt de suivis directs de biodiversité forestière dans le cadre du système national d'évaluation de la durabilité de la gestion forestière. Les suivis d'état de biodiversité en forêt seraient aussi fort utiles pour répondre à d'autres objectifs, comme par exemple évaluer des politiques générales (comme le réseau Natura 2000) ou plus particulières (comme la mise en place par l'ONF d'une politique en faveur des îlots de vieux bois et de sénescence ; Office national des forêts, 2009) ou encore pour suivre l'impact sur la biodiversité des unités de cogénération issue de biomasse forestière.

Il nous semble utile de préciser que l'échelle d'application de ces suivis est une large échelle (biogéographique, nationale ou européenne) plutôt qu'une l'échelle régionale ou locale, compte tenu des contraintes logistiques. Il paraît en effet difficile de viser des indicateurs taxonomiques statistiquement interprétables aux échelles locales, en tout cas avec des moyens raisonnables. Il faudrait pour cela des outils spécifiques pour interpréter les données d'un très petit nombre de relevés, outils qui n'existent pas ou peu à l'heure actuelle.

Au final, que proposer concrètement pour faire évoluer le dispositif actuel ?

En premier lieu, nous avons milité pour utiliser les dispositifs existants (notamment Vigie Nature et IGN/IFN), modulo (i) une adaptation de ces dispositifs pour prendre en compte les points méthodologiques ci-dessus, de façon à ce qu'ils permettent de répondre aux questions de la société et (ii) un complément taxonomique par l'ajout d'au moins un groupe saproxylique.

Bien entendu, la question du coût d'un tel suivi (et de sa prise en charge) est à prendre en compte. Les exemples évoqués dans cet article montrent que ce coût n'est pas négligeable et peut varier de 2.5 millions d'euros par an pour la Suisse à près de 9 millions par an pour l'Alberta. Bien entendu, l'échantillonnage de même que le nombre de données taxonomiques et environnementales relevées influencent fortement ce coût. Par ailleurs, la nature des intervenants est également à prendre en compte : Levrel et al. (2010), analysant le programme Vigie Nature coordonné par le MNHN, estiment que le coût annuel d'un suivi rémunéré, en lieu et place du dispositif actuel basé sur le bénévolat, pourrait atteindre plus d'un million d'euros en cas de prise en charge des salaires par la puissance publique, ce qui

les rapprocheraient des coûts évoqués ci-dessus – en prenant en compte le nombre de sites échantillonnés et la quantité de travail nécessaire pour suivre les groupes taxonomiques choisis. Ce million d'euro est lui-même à comparer au coût actuel de 0.3 millions d'euros de Vigie Nature – fondé sur une implication forte de naturalistes bénévoles.

Sur cette question des coûts, nous avons calculé sur la base des estimations de Levrel et al. (2010) et des éléments fournis par Gosselin et Dallari (2007) le coût supplémentaire pour la puissance publique d'un scénario d'extension de suivis de biodiversité de complémentation des suivis existants (Vigie Nature et IGN/IFN) par un suivi professionnel de Coléoptères Saproxyliques sur moitié moins de sites que le STOC accompagné du doublement des frais de structure pour l'animation. Nous estimons sur la base de Gosselin et Dallari (2007) qu'une placette pour l'échantillonnage des Coléoptères Saproxyliques coûte neuf fois plus cher qu'une placette pour l'échantillonnage des Oiseaux, et nous prenons dans Levrel et al. (2010) l'option de la professionnalisation via des fonctionnaires – solution moins chère qu'avec des bureaux d'étude. Cela nous amène à un coût annuel supplémentaire de 786 000 €. Ces chiffres sont des ordres de grandeur et, comme nous l'avons déjà mentionné, le choix de mettre en place de tels suivis est un choix politique devant prendre en compte de multiples critères et pas uniquement celui des coûts. L'articulation entre suivi bénévole et suivi professionnel doit être prise en compte dans ce choix. Il serait utile dans l'avenir que grâce à la volonté de la puissance publique ces réflexions soient menées à leur terme et fassent l'objet d'une première mise en place – peut-être sous forme d'étude préalable, notamment pour estimer les autocorrélations spatiales et temporelles des données et rendre plus optimal le plan d'échantillonnage initiale (e.g. Rhodes et Jonzén, 2011).

Remerciements :

Nous remercions J.-M. Gardaz (Office National de l'Environnement Suisse) pour la fourniture des cartographies du MBD Suisse. Cet article est le fruit d'un travail effectué dans le cadre d'une expertise (Landmann *et al.*, 2009) et de trois conventions de recherche gérées par le GIP Ecofor et financées par le Ministère en charge du Développement Durable et de l'Environnement (Convention de Recherche Ecofor – Cemagref ECOFOR n° 2007-3 ; projet GNB du programme "Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques" (BGF), convention 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, n°CHORUS 2100 214 651), ou par les deux Ministères en charge de l'Environnement et de l'Agriculture (Projet Biomadi, Convention MEDDTL-MAAPRAT-Ecofor n°E37/08). Nous remercions deux relecteurs anonymes pour leurs remarques qui nous ont aidé à améliorer cet article.

Références :

- Bartoli (M.), Geny (B.). - Il était une fois... le bois mort dans les forêts françaises - *Revue Forestière Française*, vol. 57, n°5, 2005, pp. 443-456.
- Bouget (C.) - Enjeux du bois mort pour la conservation de la biodiversité et la gestion des forêts - *Rendez-vous Techniques*, n°16, 2007, pp. 55-59.
- Boutin (S.), Haughland (D.), Schieck (J.), Herbers (J.) et Bayne (E.) - A new approach to forest biodiversity monitoring in Canada - *Forest Ecology and Management*, 258, Supplement 1, 2009, pp. S168-S175.
- Buckland (S.T.), Magurran (A.E.), Green (R.E.) et Fewster (R.M.) - Monitoring change in biodiversity through composite indices - *Philosophical Transactions of the Royal Society B-biological Sciences*, vol. 360, n°1454, 2005, pp. 243-254.
- Bühler (C.), Brändli (U.) et Zangger (A.) - Does forest structure indicate biodiversity ?, in anonymous (Eds), *Monitoring the effectiveness of nature conservation*, 2007, http://www.lfi.ch/publikationen/publ/poster_biodiversity.pdf.
- Butchart (S.H.), Walpole (M.), Collen (B.), Van Strien (A.), Scharlemann (J.P.), Almond (R.E.), Baillie (J.E.), Bomhard (B.), Brown (C.), Bruno (J.), Carpenter (K.E.), Carr (G.M.), Chanson (J.), Chenery (A.M.), Csirke (J.), Davidson (N.C.) et Dentener - Global biodiversity: Indicators of recent declines - *Science*, vol. 328, n°5982, 2010, pp. 1164-1168.
- Caughley (G.) – Directions in conservation biology - *Journal of Animal Ecology*, vol. 63, n°2, 1994, pp. 215-244.
- Cordonnier (T.), Gosselin (F.), Bouget (C.), Brézard (J.M.) et Allain (R.) - Gestion adaptative ou gestion expérimentale du bois mort, des vieux arbres et des arbres à cavités: exercice de prospective - *RenDez-Vous techniques*, n°25-26, 2009, pp. 34-37.
- Cordonnier (T.) et Gosselin (F.) - La gestion forestière adaptative: intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion - *Revue Forestière Française*, vol. 61, n°2, 2009, pp. 131-144.
- Ferretti (M.) et Chiarucci (A.) - Design concepts adopted in long-term forest monitoring programs in Europe - problems for the future? - *Science of the Total Environment*, vol. 310, n°1-3, 2003, pp. 171-178.
- Freeman (S.N.), Noble (D.G.), Newson (S.E.) et Baillie (S.R.) - Modelling population changes using data from different surveys: The Common Birds Census and the Breeding Bird Survey - *Bird Study*, vol. 54, n°1, 2007, pp. 61-72.
- Gosselin (F.), Bouget (C.), Gosselin (M.), Chauvin (C.) et Landmann (G.) - L'état et les enjeux de biodiversité forestière en France - in Landmann (G.), Gosselin (F.) et Bonhême (I.) (Eds), *Bio2 - Biomasse et Biodiversité Forestière - Augmentation de*

- l'utilisation de la biomasse forestière: implications pour la biodiversité et les ressources naturelles*, Paris, GIP Ecofor, MEEDM, 2009, pp. 63-69.
- Gosselin (F.) et Dallari (R.) - *Des suivis "taxonomiques" de biodiversité en forêt. Pourquoi? Quoi? Comment?*- Nogent sur Vernisson, Cemagref, 2007, 119p.
- Gosselin (F.) et Gosselin (M.) - Pour une amélioration des indicateurs et suivis de biodiversité forestière - *Ingénieries-EAT*, n°55-56, 2008, pp. 113-120.
- Gosselin (F.), Paillet (Y.), Hirbec (P.) et Debaive (N.) - La fréquence des micro-habitats sur les arbres est-elle vraiment liée au mode de gestion? - *Espaces Naturels*, n°36, 2011, pp. 28-28.
- Gosselin (F.) - Management on the basis of the best scientific data or integration of ecological research within management? Lessons learned from the northern spotted owl saga on the connection between research and management in conservation biology - *Biodiversity and Conservation*, vol.18, n°4, 2009, pp. 777-793.
- Hamza (N.), Boureau (J.G.), Cluzeau (C.), Dupouey (J.L.), Gosselin (F.), Gosselin (M.), Julliard (R.) et Vallauri (D.) - *Evaluation des indicateurs nationaux de biodiversité forestière*, Nogent-sur-Vernisson, France, Inventaire Forestier National, 2007, 133p.
- Harris (J.B.) et Haskell (D.G.) - Land Cover Sampling Biases Associated with Roadside Bird Surveys – *Avian Conservation and Ecology*, vol. 2, n°2, 2007, 19p.
- Keller (C.M.) et Scallan (J.T.) - Potential roadside biases due to habitat changes along breeding bird survey routes - *Condor*, vol. 101, n°1, 1999, pp. 50-57.
- Landmann (G.), Gosselin (F.) et Bonhême (I.) (Eds) - *Bio2, Biomasse et Biodiversité forestières. Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière : implications pour la biodiversité et les ressources naturelles*, Paris, MEEDDM-Ecofor, 2009, 210 p.
- Landmann (G.) et Gosselin (F.) - Utilisation de la biomasse forestière, biodiversité et ressources naturelles: synthèse et pistes d'approfondissement - in Landmann (G.), Gosselin (F.) et Bonhême (I.) (Eds) *Bio2 - Biomasse et Biodiversité Forestière - Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière: implications pour la biodiversité et les ressources naturelles*, Paris, GIP Ecofor, MEEDM, 2009, pp. 177-191.
- Lee (W.), McGlone (M.) et Wright (E.) *Biodiversity Inventory and Monitoring: A review of national and international systems and a proposed framework for future biodiversity monitoring by the Department of Conservation*, New Zealand, Landcare Research Contract Report LC0405/122, 2005, 218 p.
- Levrel (H.), Loïs (G.) et Couvet (D.) - Indicateurs de biodiversité pour les forêts françaises. État des lieux et perspectives - *Revue Forestière Française*, vol. 59, n°1, 2007, pp. 45-56.

- Levrel (H.), Fontaine (B.), Henry (P.Y.), Jiguet (F.), Julliard (R.), Kerbiriou (C.) et Couvet (D.) - Balancing state and volunteer investment in biodiversity monitoring for the implementation of CBD indicators: A French example – *Ecological Economics*, vol. 69, n°7, 2010, pp. 1580-1586.
- Loh (J.), Green (R.E.), Ricketts (T.), Lamoreux (J.), Jenkins (M.), Kapos (V.) et Randers (J.) - The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity - *Philosophical Transactions of the Royal Society B-biological Sciences*, vol. 360, n°1454, 2005, pp. 289-295.
- Office national des forêts - *Instruction 09-T-71 sur la conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques*, Paris, Office national des forêts, 2009, 11p.
- Pimm (S.L.) - The dodo went extinct (and other ecological myths) - *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 89, n°2, 2002, pp. 190-198.
- Rhodes (J.R.) et Jonzén (N.) - Monitoring temporal trends in spatially structured populations: how should sampling effort be allocated between space and time? - *Ecography*, 2011, vol. 34, n°6, pp. 1040-1048.
- Tilman (D.), May (R.M.), Lehman (C.L.) et Nowak (M.A.) - Habitat destruction and the extinction debt - *Nature*, vol. 371, 1994, pp. 65-66.
- Tomppo (E.), Gschwantner (T.), Lawrence (M.) et McRoberts (R.) (Eds) - *National Forest Inventories : pathways for common reporting* - Springer, 2010, 612 p.
- Vuidot (A.), Paillet (Y.), Archaux (F.) et Gosselin (F.) - Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats in France - *Biological Conservation*, vol. 144, n°1, 2011, p. 441-450.
- Yoccoz (N.G.), Nichols (J.D.) et Boulinier (T.) - Monitoring of biological diversity in space and time - *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 16, n°8, 2001, p. 446-453.

Tables et figures

Tableau 1 : Estimation du coût total annuel du Monitoring de la Biodiversité en Suisse (Euros, hors TVA)

Collecte des données	Coût (€)
Indicateurs Z7 (diversité des espèces dans les paysages) et Z9 (diversité des espèces dans les habitats)	1 700 000
Indicateurs Z3 (diversité des espèces en Suisse et dans les régions) et Z4 (présence en Suisse d'espèces menacées à l'échelle mondiale)	32 000
Autres indicateurs	40 000
Structure de coordination	
Personnel, dépense de matériel	567 000
Contrôle de qualité	162 000
Total annuel	2 503 000

Tableau 2: Prise de données dédiées au reporting biodiversité dans les Inventaires Forestiers nationaux de 36 pays. Sources : compilation de données issues de Tomppo et al., 2010

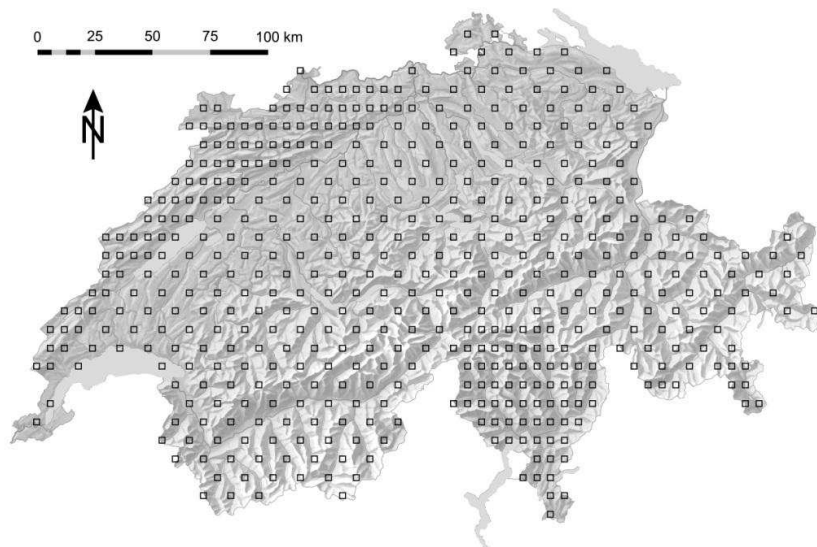
Pays (ancienneté de l'inventaire)	Utilisation pour le reporting sur l'état de la biodiversité – Année	Relevé de données au niveau espèce				Relevés à d'autres niveaux taxonomiques
		Arbres	Ligneux bas	Plantes vasculaires	Autres	
Allemagne (1986)		oui		non	Couvert de 8 plantes vasculaires fréquentes	Couvert des lichens, mousses, herbacées, buissons
Autriche (1952)	oui	oui	oui	non		
Belgique (Wallonie)	oui -1994	oui	oui	oui (depuis 1997)		
Brésil (en cours)						nombre d'espèces forestières ; biomasse de végétation arbustive et herbacée ; biomasse de bryophytes
Canada (1997)	non	oui	non	non		
Chine (1973)	oui - 2004					
Chypre	oui – 1995					
Corée (1972)	projet					
Croatie (2005)	oui 2005					
Danemark (1989)	oui – 2003					
Espagne (1965)	oui – 2005	oui	oui	oui	ligneux menacés ; sélection d'espèces de lichens épiphytes	lichens épiphytes (relevés en présence, par type biologique : lichens à thalles fruticuleux, foliacé ou crustacé) ; couvert herbacé ; traces d'animaux Groupe de lichens : Usnea spp., Polyporus spp. ; Cavités, indices de présence de pics, de Cérambicides.
Estonie (1999)	oui – 2003	oui	oui	non		
Etats-Unis d'Amérique (1928)	oui	oui	oui	oui	lichens épiphytes	
Finlande (1921)	oui – 1951	oui		oui (depuis 1951)		
France (1958)	oui – 1995	oui	oui	oui	bryophytes terricoles	
Grande-Bretagne (1924)	oui – 2007					
Grèce (1963)	Non					
Hongrie (<1935)	oui					
Irlande (2007)	oui – 2007	oui	oui	oui		Couvert par type biologique de lichens (3 types : lichens à thalles fruticuleux, foliacés ou crustacés) ; couverts herbacé, mousses, fougères, ligneux, semi-ligneux
Islande (2001)	oui – 2001				présence et abondance de lichens sur arbres vivants ; Présence et abondance de	présence et abondance de lichens épiphytes

Pays (ancienneté de l'inventaire)	Utilisation pour le reporting sur l'état de la biodiversité – Année	Relevé de données au niveau espèce				Relevés à d'autres niveaux taxonomiques
		Arbres	Ligneux bas	Plantes vasculaires	Autres	
					8 plantes vasculaires du sous-bois	
Italie (1983)	oui					
Japon (1951)	<i>Non précisé</i>	oui	oui	oui		
Lettonie (2004)	Non					
Lithuanie (1998)	oui – 2008	oui	oui	non		
Luxembourg (1999)	oui – 1999					
Norvège (1919)	oui – 1994	oui	oui (depuis 1991)	non	Couvert de myrtilliers (<i>Vaccinium myrtillus</i> L.), depuis 1994	
Nouvelle-Zélande (1946-1955, et un en cours)	Non					
Pays-Bas	oui – 1998					
Pologne	Non précisé					
Portugal	oui – 1990	oui (protocole spécial pour évaluer la richesse en essences du sous-bois)	oui	non		présence de lichens et de mousses NFI 1990
République slovaque	oui – 2004	oui	oui	oui	bryophytes, lichens, champignons, espèces phares, espèces introduites, espèces en liste rouge	
République tchèque	Non	oui	oui	oui	lichens	couvert par strates (herbacées, lichens, fougères, ligneux bas)
Roumanie	oui – 2006	oui	oui	oui		
Russie	oui – 2007	oui	oui	oui		
Slovénie	oui – 2007					
Suède	oui - 1993	oui	oui	oui		Association phytosociologique ; lichens épiphytes (relevés en présence et longueur maximale de thalle, par groupe. 3 groupes : <i>Alectoria sarmentosa</i> , <i>Usnea</i> spp., <i>Bryoria</i> spp)
Suisse	oui	oui	oui	non	lichens, sélection de 11 champignons saproxyliques ⁵	Biomasse épigée et hypogée

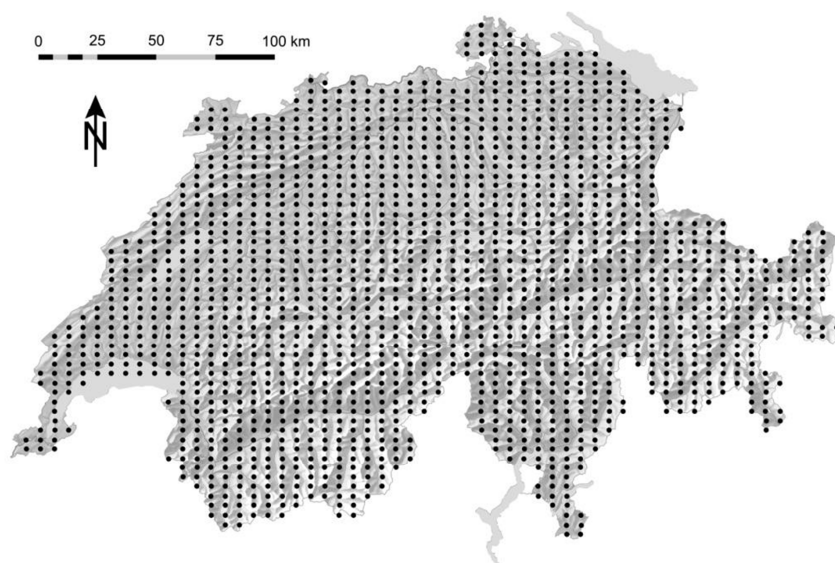
⁵ En fait, 9 espèces : *Schizophyllum commune*, *Trametes hirsuta*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma lipsiense*, *Laetiporus sulfureus*, *Trametes gibbosa*, *Trametes versicolor*, *Gloeophyllum odoratum*, 1 genre : *Phellinus* sp., et un groupe d'espèces : *Polyporus brumalis*, *P. ciliatus*, *P. varius*,

Figure 1 : Cartographies des mailles de relevés du système de monitoring de la biodiversité en Suisse (MBD)

1a : Maille utilisée pour les relevés d'oiseaux nicheurs, de papillons diurnes et de plantes vasculaires



1b : Maille utilisée pour les relevés de plantes vasculaires, mousses et mollusques



**La fréquence des micro-habitats sur les arbres est à l'étude – F.
Gosselin (2011), *Espaces Naturels* 38, 28.**

Article paru dans le n°36 (2011) de la revue Espace et Naturels (p.28)

La fréquence des micros-habitats sur les arbres est à l'étude

Le Cemagref livre des premiers résultats surprenants : la fréquence des micro-habitats sur les arbres dépend moins du mode de gestion que des caractéristiques des arbres.

Frédéric Gosselin (Cemagref), Yoan Paillet (Cemagref), Patrice Hirbec (ONF) & Nicolas Debaive (RNF)

La non-exploitation favorise, peut-on lire dans la littérature scientifique, une partie de la biodiversité forestière menacée par la gestion forestière traditionnelle. Pourtant, en France, les connaissances sur cette question font défaut, notamment pour les groupes taxonomiques a priori les plus sensibles à l'exploitation car liés à des microhabitats particuliers : champignons et insectes du bois mort, mousses, etc.

Contre toute attente, les premiers résultats d'un travail mené dans le cadre du projet GNB "Gestion forestière, naturalité et biodiversité" ont permis de montrer que la fréquence des microhabitats sur les arbres dépend davantage des caractéristiques des arbres que du caractère exploité ou non du peuplement. Les chercheurs français s'attendaient plutôt à observer, comme leurs collègues allemands, un plus faible nombre de microhabitats en forêt exploitée qu'en forêt non-exploitée – une fois prises en compte les caractéristiques des arbres et l'identité du massif forestier. Étonnamment, ce n'est pas le cas : en effet, un arbre en forêt non-exploitée contient en moyenne entre 7% de moins et 1% de plus de microhabitats qu'un arbre aux caractéristiques similaires en forêt exploitée ; les deux arbres sont donc très similaires pour ce qui est de leur nombre de micro-habitats.

L'interprétation de ces résultats nécessite cependant quelques précautions ; car si l'on ne prend pas en compte les caractéristiques des arbres dans les analyses, un arbre en forêt non-exploitée contient significativement plus de micro-habitats (14% de plus en moyenne) qu'un arbre en forêt exploitée. Nos résultats peuvent refléter une attention portée au maintien d'arbres à micro-habitats lors des coupes d'entretien des parcelles exploitées ; il peut également être lié à un arrêt d'exploitation récent des forêts non-exploitées ou à des forêts exploitées non représentatives des forêts françaises. Ces résultats seront plus facilement interprétables dans le cadre d'un suivi temporel.

Mené par le Cemagref en collaboration avec l'ONF, RNF et l'INRA, le projet GNB vise, plus globalement, à quantifier et à mieux comprendre la réponse de sept groupes taxinomiques (mousses, champignons, plantes vasculaires, insectes coléoptères saproxyliques et carabiques, oiseaux et chauves-souris) à l'arrêt de l'exploitation forestière et à différents indicateurs de biodiversité dans plusieurs massifs forestiers français.

En effet, si l'on souhaite pouvoir privilégier ces pans de biodiversité y compris hors des réserves, il faudrait savoir s'ils sont sensibles à certains descripteurs de structure forestière souvent utilisés comme indicateurs – comme la quantité de bois mort– ou, avant tout et irrévocablement, à la distinction entre forêts exploitées et non exploitées. Les résultats de notre projet seront d'une utilité certaine pour les gestionnaires et décideurs forestiers, notamment dans l'évaluation des nouvelles productions forestières comme le bois énergie.

Contact : F. Gosselin, Cemagref, EFNO

Domaine des Barres

45290 Nogent-sur-Vernisson

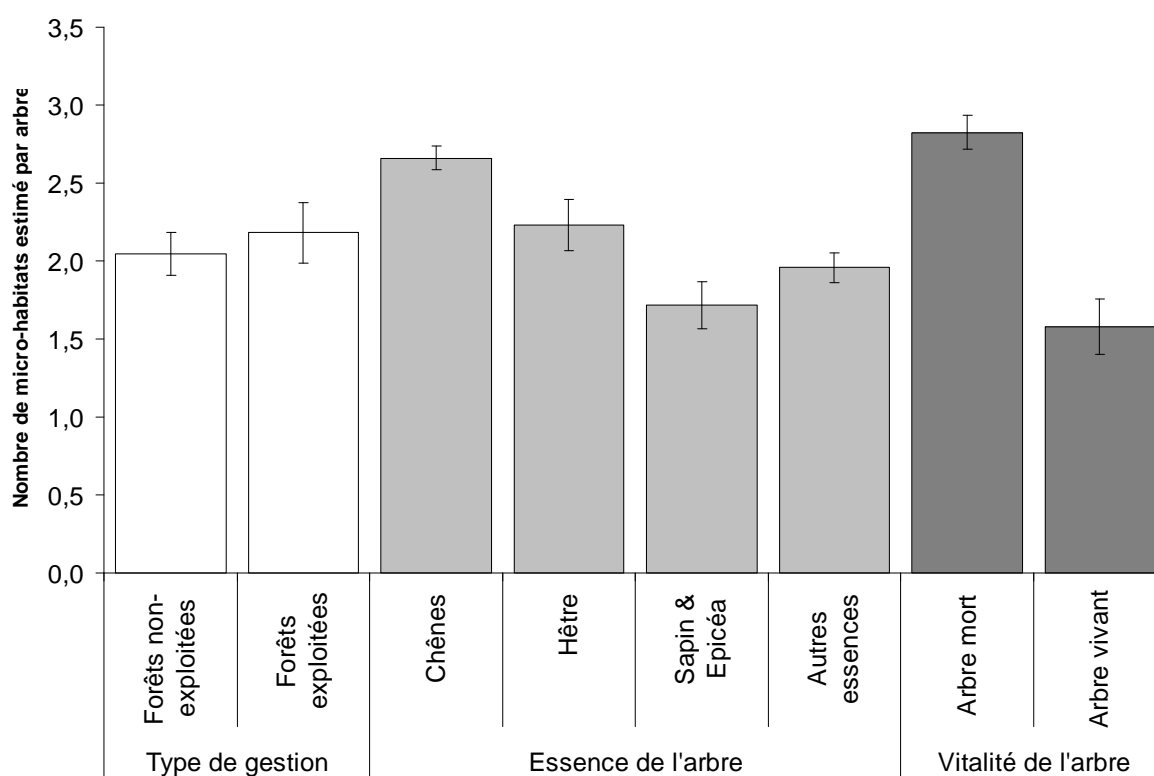
frederic.gosselin@cemagref.fr

Pour en savoir plus :

<https://gnb.cemagref.fr/>

Le projet GNB est un des 8 projets retenus par le dernier appel d'offre BGF :

<http://bgf.gip-ecofor.org/>



Nombre de micro-habitats différents, sur un arbre, estimés par arbre: du type de gestion de la parcelle, de l'essence de l'arbre et de la vitalité de l'arbre.

Cette figure révèle que l'effet vitalité de l'arbre est très fort, et l'effet essence est fort. En revanche, le fait d'être en forêt exploitée ou non-exploitée génère un effet faible et statistiquement non significatif.

Ce calcul est effectué "toutes choses égales par ailleurs" : par exemple, le nombre de micro-habitats en forêt exploitée comme en forêt non-exploitée est calculé à partir du modèle statistique pour un arbre virtuel qui serait un arbre "moyen" entre les chênes, les hêtres, le sapin et l'épicéa et les autres essences, et entre arbre mort et arbre vivant. Les barres d'erreur correspondent à une erreur type de part et d'autre.

Impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure dendrométrique des hêtraies mélangées en France - C. Pernot, Y. Paillet, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr, O. Gilg, F. Gosselin (2013), *Revue Forestière Française*, LVX : 5-2013, 445-461

Impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure dendrométrique des hêtraies mélangées en France

Coryse Pernot¹, Yoan Paillet¹, Vincent Boulanger², Nicolas Debaive^{3,4}, Marc Fuhr⁵, Olivier Gilg³, Frédéric Gosselin¹

¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

² Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

³ Réserves Naturelles de France, 6 bis, rue de la Gouge BP 100, 21803 Quétigny Cedex, France

⁴ Office National des Forêts, Direction de l'Environnement et des Risques Naturels, 6, avenue de Saint-Mandé 75570 Paris Cedex 12, France

⁵ Irstea, UR EMGR, 2 rue de la Papeterie, BP 76 - 38402 St-Martin-d'Hères Cedex, France

Courriels : coryse.pernot@laposte.net, yoan.paillet@irstea.fr, vincent.boulanger@onf.fr,
nicolas.debaive-rnf@espaces-naturels.fr, marc.fuhr@irstea.fr, olivier.gilg@espaces-naturels.fr,
frederic.gosselin@irstea.fr

Introduction

La majorité des forêts européennes a été façonnée par la sylviculture (Cinotti, 1996). Actuellement, les forêts à caractère naturel, considérées comme une référence pour la conservation de la biodiversité (Gilg, 2004; Paillet et Bergès, 2010), se situent majoritairement au Nord et à l'Est de l'Europe, et représentaient environ 3 millions d'hectares en 2000, soit 1,7 % du territoire boisé européen (Parviainen *et al.*, 2000). En France, ce taux est de 0,2 % tandis que 91 % de la forêt française recensable est considérée comme forêt multifonctionnelle apte à la production de bois (MAAPRAT-IFN, 2011).

Il en résulte un gradient de gestion relativement court et centré sur des forêts exploitées où une large part du cycle sylvigénétique se trouve tronquée (Gosselin, 2004). En particulier, les forts volumes de bois mort ou les arbres vivants de grandes dimensions, typiques des peuplements à caractère naturel, sont généralement absents des forêts exploitées (Gilg, 2004). Or ces éléments de structure forestière sont particulièrement importants pour la biodiversité. La stratégie de préservation de la biodiversité repose donc à la fois sur l'intégration de mesures en faveur de la biodiversité dans la gestion courante (Gosselin et Paillet, 2010), mais également dans la mise en réserve intégrale de grandes zones (dizaines voire centaines d'hectares).

Ainsi, un réseau d'espaces sans exploitation forestière est mis en place depuis près de 30 ans et vise à la fois à protéger certains habitats et certaines espèces, et à permettre l'expression de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers. En France, il inclut des Réserves Naturelles forestières dotées d'une zone intégrale (coordonnées par Réserves Naturelles de France [RNF]) et des Réserves Biologiques Intégrales (gérées par l'Office National des Forêts [ONF]). Ce réseau est précieux pour fournir des éléments d'appréciation des différences de structures, composition et dynamique entre forêts exploitées et non exploitées, mais est resté jusqu'à présent peu étudié (Christensen et Hahn, 2005; Paillet et Bergès, 2010). En 2008, l'Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea, ex-Cemagref), l'ONF et RNF se sont appuyés sur ce réseau pour démarrer le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » (<http://gnb.irstea.fr>). D'envergure nationale, son objectif principal est d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure des peuplements et sur la biodiversité.

Les études comparant la structure des forêts exploitées et non exploitées montrent que ces dernières (Burrascano *et al.*, 2013; Christensen et Hahn, 2005):

- sont plus riches en très gros arbres ;

- sont plus riches en bois mort : les gros arbres morts sur pied sont plus nombreux, le volume de bois mort au sol est plus important, ainsi que l'hétérogénéité des pièces de bois mort en termes de dimensions ou de classes de décomposition.

Les différences structurales entre les forêts exploitées et les forêts non exploitées, bien que très variables selon les contextes, sont claires lorsqu'on compare des forêts intensivement exploitées et des forêts subnaturelles, où toute exploitation a cessé il y a au moins 50 ans. La plupart des études, conduites en Europe centrale ou en Europe du Nord, se sont ainsi intéressées aux deux extrêmes d'un gradient d'intensité de gestion très étiré. Par contre, à ce jour, peu d'études ont été menées en forêt tempérée dans un contexte où le gradient d'intensité de gestion est souvent moins large, d'abord en raison d'une gestion forestière plus extensive (sylviculture à couvert continu, rotations longues), ensuite parce que l'abandon de l'exploitation forestière dans la plupart des réserves est encore récent.

Notre objectif principal est ainsi, dans ce contexte :

- de vérifier si la structure des forêts non exploitées diffère significativement de celle des forêts exploitées ;
- de préciser les paramètres structuraux (densité, surface terrière, volume, distribution des diamètres,...) qui réagissent à l'abandon de l'exploitation.

De plus, la reconstitution historique des activités sylvicoles appliquées dans les parcelles forestières où se trouvent nos placettes permet de tester l'hypothèse selon laquelle les différences structurales entre forêts exploitées et non exploitées s'accroissent avec l'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

Notre travail porte sur les hêtraies-chênaies-charmaies de plaine et les hêtraies-sapinières-pessières de montagne, peuplements représentant 40 % de la surface des forêts françaises.

METHODOLOGIE

Sites d'étude

Fin 2012, le plan d'échantillonnage comprenait 213 placettes (Tableau I) réparties sur 15 massifs forestiers dont 9 en hêtraies-chênaies-charmaies de plaine et 6 en hêtraies-sapinières-pessières de montagne (Figure 1).

La pré-sélection des massifs reposait sur plusieurs critères :

- Arrêt d'exploitation forestière supérieur à 20 ans dans la réserve forestière ;
- Types de stations similaires entre les forêts exploitées et non exploitées ;

- Essences autochtones dominantes dans les peuplements étudiés.

Au sein de chaque massif, les placettes ont été tirées au sort sur un maillage carré de 100x100 m. Les placettes sont appariées entre zone exploitée et non exploitée en fonction de la station : altitude, exposition et description rapide du type de sol. Chaque fois qu'une placette au stade jeune était tirée au sort en forêt non exploitée, une placette supplémentaire similaire était installée en zone exploitée du même massif. Au total, l'ensemble du jeu de données compte 12 placettes en stade jeune. Dans ce plan d'échantillonnage, la plupart des futaies irrégulières sont situées en montagne alors que toutes les futaies régulières sont en plaine. Du fait de ce biais, le type de gestion n'a pas pu être analysé de manière robuste.

La date de dernière exploitation forestière a été récupérée pour 199 placettes (94 en forêts exploitées et 105 en forêts non exploitées).

Caractérisation dendrométrique

Le protocole utilisé pour les relevés dendrométriques s'est inspiré du Protocole de Suivi Dendrométrique des Réserves Forestières (PSDRF, Bruciamacchie, 2005). Actuellement implémenté sur plus de 100 réserves forestières, il vise à estimer les quantités de bois mort et de bois vivant mais aussi à mieux appréhender leur dynamique dans le temps et l'espace par le biais de placettes permanentes à géométrie variable (Figure 2).

a] Bois vivant

Les arbres vivants d'un diamètre à 1,30 m de hauteur ($D_{1,30}$) supérieur ou égal à 20 cm (resp. 30 cm en montagne) sont comptabilisés s'ils sont compris dans un angle relascopique de 2 % (resp. 3 % en montagne). Concrètement, un arbre de 60 cm de diamètre est relevé jusqu'à une distance de 30 m en plaine (resp. 20 m en montagne). Chaque arbre ainsi mesuré compte pour une surface terrière de 1 m²/ha en plaine (resp. 2,25 m²/ha en montagne).

Les arbres vivants avec un $D_{1,30}$ compris entre 7,5 cm et 20 cm (resp. 30 cm en montagne) sont mesurés lorsqu'ils sont compris dans la surface fixe de 10 m de rayon par rapport au centre de la placette. La surface terrière de chaque arbre est déduite de son diamètre et ramenée à l'hectare.

b] Bois mort

Bois mort debout

Ce compartiment comprend les arbres morts entiers (présence du houppier), les chandelles (arbres morts sans houppier d'une hauteur de plus de 1,30 m) et les souches (d'une hauteur de moins de 1,30 m).

Les bois morts debout d'un diamètre supérieur ou égal à 30 cm sont relevés sur une surface fixe de 20 m de rayon par rapport au centre de la placette. Chaque individu est qualifié selon son type (arbre entier, chandelle, souche), son diamètre (à 1,30 m pour les arbres et les chandelles et médian pour les souches) et sa hauteur.

Les bois morts debout d'un diamètre compris entre 7,5 cm et 30 cm sont mesurés de la même façon sur une surface fixe de 10 m de rayon par rapport au centre de la placette.

Le volume des bois morts debout est assimilé à celui d'un tronc de cône avec un facteur de forme (f) dépendant de la hauteur de la pièce de bois :

- hauteur (H) \leq 6 m, f = 0,94 ;
- $6 \leq H \leq 8$ m, f = 0,91 ;
- $8 \leq H \leq 10$ m, f = 0,88 ;
- $10 \leq H \leq 12$ m, f = 0,86 ;
- $12 \leq H \leq 19$ m, f = 0,845 ;
- $H > 19$ m, f = 0,6.

Bois mort au sol

Les bois morts au sol d'un diamètre supérieur ou égal à 30 cm sont échantillonnés sur une surface fixe de 20 m de rayon par rapport au centre de la placette. Lorsque le bois mort au sol a une longueur inférieure à 5 m, une seule pièce est comptabilisée et seul le diamètre médian et la longueur sont mesurés. Au-delà de cette longueur, ou si le bois mort montre de fortes variations de diamètre ou de stade de décomposition, il est nécessaire de le billonner (Bruciamacchie, 2005). Les diamètres initial, médian et final ainsi que les longueurs de chaque billon sont alors mesurés.

Le volume des bois morts au sol d'un diamètre supérieur ou égal à 30 cm est assimilé à celui d'un tronc de cône (les coefficients de forme sont les mêmes en remplaçant la hauteur par la longueur de chaque billon). Le calcul du volume de bois mort au sol correspond à la somme des volumes des billons par placette ramenée à l'hectare.

Les petits bois morts au sol d'un diamètre compris entre 5 cm et 30 cm sont échantillonnés sur 3 transects de 20 m de long disposés en étoile à 0, 120 et 240 degrés selon la méthode d'échantillonnage par intersection linéaire. Le principe est de mesurer le diamètre de chaque petits bois mort à l'intersection avec le transect (voir Bruciamacchie, 2005 pour la formule de calcul du volume).

Les valeurs des variables dendrométriques, que nous présenterons par la suite, sont dérivées de ces mesures ventilées selon le diamètre :

- très gros bois : $D_{1,30} > 67,5$ cm
- gros bois : $47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm
- moyen bois : $22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm
- petit bois : $D_{1,30} \leq 22,5$ cm

Par souci de clarté, les différences (faibles) en termes d'essences ne sont pas présentées ici.

Analyses statistiques

La réponse des variables structurelles dérivées des mesures dendrométriques a été analysée en fonction de deux variables explicatives :

- l'exploitation forestière (exploité vs. non exploité) : dans un premier temps pour l'ensemble du jeu de données, puis séparément pour la plaine et la montagne ;
- l'ancienneté de la dernière exploitation (variable continue, en années).

Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R v.2.15.2 (R Core Team, 2012).

Pour chaque variable réponse, nous avons tout d'abord estimé un facteur de transformation exponentiel qui traduit un effet multiplicatif de l'abandon de gestion. Par exemple, un facteur multiplicatif de 1,32 entre la surface terrière en forêt exploitée et non exploitée exprime une différence de 32 % entre ces modalités.

Il était également nécessaire de prendre en considération la structure emboîtée de l'échantillonnage : la probabilité que deux placettes issues d'un même massif forestier se ressemblent est plus forte que deux placettes issues de massifs forestiers différents. Pour limiter ce biais, nous avons utilisé un effet aléatoire « massif ».

Pour ces raisons, nous avons utilisé un modèle non-linéaire à effets mixtes multiplicatif (fonction *nlme*, librairie *nlme*) dans lequel la moyenne de la variable dendrométrique est une fonction exponentielle des variables explicatives.

Après avoir appliqué ce modèle et parce que les hypothèses probabilistes du modèle mixte n'étaient pas toutes vérifiées – notamment l'hypothèse de normalité des résidus – nous avons choisi de ré-estimer les variances à l'aide d'une procédure de ré-échantillonnage de type « Bootstrap » calculé avec 9999 itérations (librairie *boot*).

Pour chaque variable dendrométrique, une moyenne ainsi que les intervalles de confiance à 95 % associés sont estimés et un facteur de transformation multiplicatif est obtenu. La significativité du résultat a été évaluée par une statistique utilisant les quantiles Bayésiens (Gosselin, 2011). Les effets ont été considérés comme significatifs lorsque la valeur de probabilité était inférieure à 0,05.

Cette procédure a été suivie à la fois pour évaluer l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière et l'impact de l'ancienneté de la dernière exploitation forestière. Pour cette dernière, nous donnons les résultats pour une date d'abandon de 50 ans, date moyenne de l'arrêt d'exploitation dans les réserves étudiées.

RESULTATS

Effets de la mise en réserve

a] Bois vivant

Les arbres vivants sont significativement plus nombreux en forêts non exploitées qu'en forêts exploitées (+22,5 %) (Tableau II). Ce sont les très gros bois vivants et les petits bois vivants qui sont significativement plus nombreux en réserve : respectivement 3 tiges/ha et 345 tiges/ha en moyenne en forêts exploitées et 7 tiges/ha et 470 tiges/ha en moyenne en forêts non exploitées. La surface terrière des bois vivants est significativement plus élevée en forêts non exploitées qu'en forêts exploitées (+16,5 %) (Tableau III). Ce sont les très gros bois vivants qui présentent les plus fortes variations avec 1,5 m²/ha en forêts exploitées contre 3,5 m²/ha en forêts non exploitées (+145,0 %).

En plaine, des différences similaires sont observées pour la densité et la surface terrière (respectivement +29,2 % et +14,5 %). Les réponses des très gros bois vivants et des petits bois vivants ont même tendance à s'accroître. La densité et la surface terrière des moyens bois vivants sont, quant à elles, significativement et négativement impactées par la mise en réserve (respectivement -23,0 % et -20,4 %).

En montagne, aucune variable liée au bois vivant ne répond au gradient d'exploitation.

b] Bois mort

Bois mort total

Le volume de bois mort est significativement plus élevé en forêts non exploitées qu'en forêts exploitées (+359,5 %) (Tableau IV).

Les volumes de bois mort sont significativement plus élevés dans les forêts non exploitées en plaine comme en montagne, mais la magnitude de l'effet diffère fortement : +645,9 % en plaine (5,6 vs. 41,7 m³/ha) contre +76,2 % (34,6 vs. 61,0 m³/ha).

Bois mort debout

La densité de bois mort debout, tous types confondus (arbres morts entiers, chandelles et souches) ne diffère pas significativement entre les forêts exploitées et non exploitées. Cependant, en isolant la réponse des souches, nos résultats indiquent que leur densité est significativement et négativement impactée par la mise en réserve (-70,0 %) avec en moyenne 63 souches/ha en forêts exploitées contre 19 souches/ha en forêts non exploitées. En plaine et en montagne, nous observons des résultats similaires pour la densité de bois mort. Seule la densité de souches en plaine est significativement impactée par le gradient d'exploitation : on dénombre en moyenne 57 souches/ha en forêts exploitées et 14 souches/ha en forêts non exploitées (-76,0 %).

Le volume de bois mort debout est significativement plus élevé en forêts non exploitées par rapport aux forêts exploitées (+359,0 %). Toutes les variables dérivées du volume de bois mort debout sont significativement plus élevées en forêts non exploitées hormis le volume des petits bois morts debout (Tableau IV).

En plaine, les résultats sont similaires, hormis pour les volumes de moyens bois qui ne sont pas impactés par la mise en réserve, et des petits bois qui tendent à être plus élevés en forêts non exploitées. En montagne, les différences sont moins marquées puisque seuls les volumes des gros (+296,0 %) et des moyens bois morts debout (+500,0 %) sont significativement plus élevés en forêts non exploitées.

Bois mort au sol

Le volume de bois mort au sol est significativement plus élevé en forêts non exploitées qu'en forêts exploitées (+375,0 %). Toutes les variables dérivées du volume de bois mort au sol sont significativement plus élevées en forêts non exploitées hormis le volume des petits bois (Tableau IV).

En plaine, on observe les mêmes tendances. Le volume des petits bois mort au sol est également significativement plus élevé en forêts non exploitées (+584,1 %).

En montagne, seuls les volumes des gros bois morts au sol (+310,3 %) et moyens bois morts au sol (+198,6 %) sont significativement plus élevés en forêts non exploitées.

Effets de l'ancienneté de la dernière exploitation forestière

En moyenne, la dernière exploitation forestière remonte à 9 ans (+/- écart type : 12 ans) en forêts exploitées (respectivement 7 +/- 5,6 ans en plaine et 16 +/- 16 ans en montagne) et à 46 +/- 38 ans en forêts non exploitées (respectivement 45 +/- 39 ans en plaine et 49 +/- 38 ans en montagne). Ainsi, comme le montrent les variations très larges autour de la moyenne, certaines parcelles dans les réserves forestières ont pu subir des coupes récentes (avant la mise en réserve) et à l'inverse certaines parcelles en forêts exploitées n'ont pas subi de coupes pendant plusieurs rotations.

a] Bois vivant

Après 50 ans d'arrêt d'exploitation, la densité et la surface terrière des très gros bois vivants augmentent respectivement de 47,4 % et 63,4 % (Figure 3). Les autres variables ne répondent pas significativement à l'ancienneté de l'arrêt d'exploitation.

b] Bois mort

Hormis pour les petits bois, l'ensemble des variables dendrométriques liées au bois mort est significativement influencé par l'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

La densité des bois morts debout, tous types confondus, diminue significativement avec l'ancienneté de la dernière exploitation forestière (-24,1 %) avec en moyenne 99 tiges/ha juste après une exploitation forestière et 75 tiges/ha après 50 ans d'ancienneté de la dernière exploitation forestière. La densité de souches diminue également significativement au cours du temps mais de manière beaucoup plus forte. Il y a en moyenne 84,5 souches/ha juste après une exploitation forestière et 12 souches/ha après 50 ans (-85,8 %, Figure 4).

A l'exception des souches et des petits bois, les volumes de tous les types de bois mort augmentent significativement avec l'ancienneté de l'arrêt d'exploitation forestière : le volume de bois mort total, le volume de bois mort debout et le volume de bois mort au sol, augmentent respectivement de 73,2 %, 109,0 % et 69,8 % après 50 ans d'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

DISCUSSION

La structure des forêts exploitées et des forêts non exploitées étudiées est significativement différente pour les trois descripteurs dendrométriques choisis : densités, surfaces terrières et

volumes. Les réserves forestières présentent donc des peuplements aux caractéristiques typiques de stades plus matures que ceux présents en forêts exploitées. Cependant, ces résultats sont moins marqués en montagne qu'en plaine.

Des forêts non exploitées plus riches en capital sur pied, notamment en très gros bois

Les très gros bois vivants font partie des éléments de structure caractéristiques des forêts à caractère naturel (Gilg, 2004). D'après notre étude, les très gros bois vivants ont tendance à être plus nombreux et plus gros dans les réserves forestières. Comme les individus les plus gros sont en général également les plus vieux, la mise en réserve permet au peuplement d'atteindre des stades de maturité plus avancés que dans les forêts exploitées (Gosselin, 2004).

Notre étude montre qu'en moyenne les réserves forestières françaises contiennent 7 tiges de très gros bois vivants par hectare ($D_{1,30}$ supérieur ou égal à 67,5 cm) contre 3,5 en forêts exploitées. Malgré des différences marquées avec les forêts exploitées, les peuplements non exploités sont encore en deçà de ce que l'on trouve dans d'autres forêts européennes. Nilsson et al. (2002) suggèrent par exemple que 10 à 20 très gros bois vivants ($D_{1,30}$ supérieur à 70 cm) par hectare peuvent être considérés comme des valeurs typiques des vieilles hêtraies d'Europe centrale.

Ce résultat peut s'expliquer par le fait que les peuplements des réserves forestières françaises concernées par le projet sont encore à des stades jeunes du cycle sylvigénétique par rapport à certaines forêts naturelles européennes.

Des forêts non exploitées plus riches en bois mort

Le volume de bois mort est un indicateur important dans la gestion durable des forêts et la conservation de la biodiversité à l'échelle européenne (MCPFE, 2003). Pour les forêts non exploitées, nos résultats indiquent un volume moyen de bois mort total de 51 m³/ha, avec respectivement 21 m³/ha pour le bois mort debout et 30 m³/ha pour le bois mort au sol. En parallèle, dans les forêts exploitées, notre étude estime le volume de bois mort total à 11 m³/ha avec respectivement 5 m³/ha pour le bois mort debout et 6 m³/ha pour le volume de bois mort au sol.

Par comparaison, le travail de synthèse réalisé par Christensen et Hahn (2005), sur 86 réserves forestières européennes composées majoritairement de hêtraies, a montré que le volume de bois mort total est en moyenne de 130 m³/ha, avec respectivement 39 m³/ha pour le volume de bois mort debout et 94 m³/ha pour le volume de bois mort au sol. Dans les forêts de production actuelles à l'échelle européenne, les résultats d'inventaires nationaux ont montré que le volume moyen de bois mort varie entre 8 et 15 m³/ha (FOREST EUROPE et al., 2011). Pour la France, les dernières campagnes d'inventaires (MAAPRAT-IFN, 2011)

fournissent des volumes de bois mort nettement plus élevés : 24 m³/ha avec respectivement 7 m³/ha de bois mort debout et chablis et 17 m³/ha de bois mort au sol pour l'ensemble des forêts de production, toutes essences confondues.

Ces comparaisons mettent en évidence que, d'une part, les réserves étudiées montrent un degré de maturité inférieur aux vieilles forêts étudiées par Christensen et Hahn (2005) et se rapprochent plus des forêts matures⁶ incluses dans l'étude de Burrascano et al. (2013). D'autre part, au regard des volumes de bois mort, l'intensité de l'exploitation dans les forêts étudiées est apparemment plus forte que pour les forêts de production françaises, mais se situe dans la moyenne des forêts européennes. Dans les forêts exploitées, le bois mort est majoritairement représenté par les souches, vestiges de l'exploitation forestière, alors que les grosses entités de bois mort au sol et de bois mort debout (arbres morts entiers et chandelles) sont rares, car fortement défavorisées par l'exploitation forestière, qui tend à éliminer les arbres sénescents et tronquer les stades matures du cycle sylvigénétique (Gosselin, 2004).

Une situation contrastée entre forêts de plaine et de montagne

Que ce soit pour le bois vivant ou mort, les écarts entre forêts exploitées et forêts non exploitées sont plus forts en forêt de plaine qu'en forêt de montagne. Ces résultats peuvent être expliqués de deux manières.

D'une part, ils peuvent refléter les différences de traitements sylvicoles appliqués dans les forêts exploitées de plaine et de montagne : dans cette étude, la totalité des forêts exploitées de montagne est traitée en futaie irrégulière, tandis que les forêts de plaine sont en majorité traitées en futaie régulière. Or, d'un point de vue structurel, le type de traitement sylvicole peut avoir un impact important puisqu'il modifie la diversité en essences forestières, l'âge des arbres ou encore la stratification verticale (Bergès, 2004). La confusion entre altitude et type de gestion ne nous a pas permis de démêler les effets de ces variables.

D'autre part, il met en avant la difficulté d'accès des zones montagneuses aux engins sylvicoles rendant ainsi l'exploitation moins intensive qu'en plaine.

Enfin, la date de la dernière exploitation en forêt exploitée de montagne est en moyenne de 16 ans avec de fortes variations, ce qui reste très proche du seuil de 20 ans choisi pour la sélection des zones en réserves dans cette étude. Ce dernier point explique sans doute également pourquoi les structures en zone de montagne sont moins différentes entre forêts exploitées et non exploitées.

⁶ Ces auteurs définissent les stades matures comme des peuplements adultes ne connaissant pas encore de diversification forte de leur structure verticale et horizontale par opposition aux vieilles forêts (« old-growth »).

Ainsi les forêts de montagne semblent être des forêts pour lesquelles la structure dendrométrique est moins marquée par l'exploitation forestière en raison du maintien d'un couvert forestier plus continu et d'un passage en coupe moins fréquent qu'en plaine.

Par ailleurs, les niveaux des valeurs dendrométriques en montagne sont en général supérieurs à ceux de plaine. Par comparaison, les résultats pour le bois mort obtenus par Christensen et Hahn (2005) ont montré que, quelle que soit l'ancienneté de la réserve (réserve récente vs. réserve ancienne avec une limite de 50 ans), le volume de bois mort est systématiquement plus élevé dans les réserves de montagne.

Combien de temps faut-il pour restaurer des caractéristiques de vieux peuplements ?

L'un de nos principaux critères de présélection des massifs forestiers a été une période de non-intervention d'au minimum 20 ans dans les réserves forestières. Ce seuil, bien que fixé arbitrairement, est en adéquation avec l'âge moyen des réserves forestières françaises ce qui a permis de ne pas rejeter un trop grand nombre de massif potentiellement candidats. Nos résultats indiquent que la majorité des variables dendrométriques impactées par l'arrêt d'exploitation forestière augmentent avec l'ancienneté de la dernière exploitation. Par exemple, sur cette base, nos résultats estiment à une centaine d'années le temps nécessaire pour doubler le nombre de très gros bois vivants à l'hectare.

Ce sont les variables liées au bois mort (densités et volumes de bois mort debout et au sol) qui répondent le plus fortement. Ainsi, juste après une exploitation forestière, le volume de bois mort est de 27 m³/ha et l'on atteint les 46 m³/ha après 50 ans d'ancienneté de la dernière exploitation forestière. Par comparaison, Meyer et Schmidt (2011) montrent que, pour des forêts où l'ancienneté de la dernière exploitation remonte de 7 à 28 ans, le volume moyen de bois mort est de 9 m³/ha au premier passage et de 18 m³/ha au second passage, soit 100 % d'augmentation en 10 ans. Ce niveau est largement supérieur à celui obtenu dans le cadre de notre étude. Cette différence peut s'expliquer par un âge moyen des arbres élevé (systématiquement > 100 ans sur tous les sites de l'étude de Meyer et Schmidt, 2011) qui peut entraîner une mortalité plus grande que pour notre étude, mais également par le contexte biogéographique et stationnel dont dépend la productivité du peuplement.

Conclusions

Malgré un gradient d'intensité de gestion relativement peu étiré, nos résultats révèlent et quantifient des différences structurelles entre forêts exploitées et non exploitées. Au vu des trois descripteurs de structure étudiés, les réserves forestières françaises possèdent des densités et des surfaces terrières de bois vivants ainsi que des volumes de bois morts plus élevés que les forêts exploitées. Le fait de cesser toute intervention sylvicole tend à favoriser

principalement les très gros bois vivants et le bois mort, éléments structuraux des écosystèmes forestiers aux rôles écologiques essentiels. Cette méthode passive est donc susceptible de permettre aux arbres d'effectuer leur cycle de vie naturel complet, sous réserve de la pérennité de ce statut de protection sur le long terme. Cette condition respectée, les différences observées tendront vers les niveaux de référence européens (Burrascano et al., 2013; Christensen et Hahn, 2005) comme l'ont indiqué nos résultats sur l'ancienneté de la dernière exploitation forestière. Cette étude comparative de forêts exploitées et non exploitées, constitue, à notre connaissance, une première référence sur les caractéristiques dendrométriques des hêtraies mélangées en France et pourra servir de support à d'autres actions de recherche et développement. En effet, l'intérêt d'une telle étude réside non seulement dans la mise en place d'un état zéro mais également dans son suivi potentiel dans le temps à la fois en termes de dynamique forestière que de biodiversité. Par ailleurs, le projet dans son intégralité prévoit la mise en relation des données dendrométriques avec des données de biodiversité de plusieurs groupes (<http://gnb.irstea.fr>) afin de mieux comprendre les facteurs d'influence de la biodiversité prépondérants en forêt exploitée et non exploitée.

Remerciements

Ce projet n'aurait pas pu aboutir sans l'implication des personnels de terrain. Nous remercions Jean-Jacques Boutteaux (ONF, Auberive), Romaric Leconte (RNN de Chalmessin), Sylvain Ducroux (ONF, Fontainebleau), Laurent Domergue (RNN du Grand Ventron), Lydie Lallement et Sébastien Coulette (ONF & PNR des Ballons des Vosges, RNN des Ballons-Comtois), Laurent Servière (RNN de la Combe-Lavaux – Jean Rolland), Bertrand Blaise (ONF, Citeaux), Daniel Barré (ONF, Chizé), Benoit Fritsch (RNN du Bois du Parc), Johann Leseure (ONF, Haut-Tuilleau), Jérémy Terracol et Eric Jensel (ONF, Ventoux), Daniel Reboul et Jean-Pierre Golé (ONF, Lure), Elisabeth Royer et Jean-Luc Témoin (ONF, Rambouillet), Gerald Sivry (ONF, Verrières), Stéphane Dumas (ONF Ain), Simon Pauvert, Johann Rosset et Hervé Tournier (RNN de la Haute Chaîne du Jura) pour leur appui sans faille lors des campagnes d'échantillonnage. Cette étude a été financée par le Ministère en charge de l'Ecologie (Convention Cemagref-DEB (MEEDDAT), Action GNB), le programme « Biodiversité et Gestion forestière » (Convention GNB n°2100214651) et l'Office National des Forêts (Convention ONF-Cemagref, Action 5, 2008).

BIBLIOGRAPHIE

- BERGÈS L. - Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité. *In: Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*, eds GOSSELIN M., LARO USSINIE O., vol. 149-215, 2004, GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony.
- BRUCIAMACCHIE M. - *Protocole de suivi d'espaces naturels protégés*. ENGREF - Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, 2005.
- BURRASCANO S., KEETON W.S., SABATINI F.M., BLASI C. - Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. - *Forest Ecology and Management*, vol. 291, 2013, pp. 458-479.
- CHRISTENSEN M., HAHN K. - Le bois mort dans des hêtraies naturelles de référence en Europe. *In: Bois mort et à cavités. Une clé pour des forêts vivantes*, eds VALLAURI D., ANDRÉ F., et al., 2005, Tec&Doc Lavoisier, p. 61-71.
- CINOTTI B. - Evolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. - *Revue Forestière Française*, vol. 48, n° 6, 1996, pp. 547-562.
- FOREST EUROPE, UNECE, FAO - *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 2011.
- GILG O. - *Forêts à caractère naturel : caractéristiques, conservation et suivi*. Atelier technique des espaces naturels, Montpellier, 2004.
- GOSSELIN F. - Imiter la nature, hâter son oeuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture. *In: Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver*, eds GOSSELIN M., LARO USSINIE O., 2004, Cemagref, GIP-ECOFOR, Antony (France), p. 217-256.
- GOSSELIN F. - A new calibrated bayesian internal goodness-of-fit method: Sampled posterior p-values as simple and general p-values that allow double use of the data. - *PLoS ONE*, vol. 6, n°3, 2011.
- GOSSELIN M., PAILLET Y. - *Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière*. Quae eds, Versailles, 2010.
- MAAPRAT-IFN - *Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines*. 2011, 200 p.
- MCPFE - *Improved pan-european indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting*. Vienna, 2003, 6 p.

MEYER P., SCHMIDT M. - Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. - *Forest Ecology and Management*, vol. 261, n°3, 2011, pp. 342-352.

NILSSON S.G., NIKLASSON M., HEDIN J., ARONSSON G., GUTOWSKI J.M., LINDER P., LJUNGBERG H., MIKUSINSKI G., RANIUS T. - Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. - *Forest Ecology and Management*, vol. 161, n°1-3, 2002, pp. 189-204.

PAILLET Y., BERGÈS L. - Naturalité des forêts et biodiversité : une comparaison par méta-analyse de la richesse spécifique des forêts exploitées et des réserves intégrales en Europe. *In: Biodiversité, Naturalité, Humanité. Pour inspirer la gestion des forêts*, eds VALLAURI D., ET AL., 2010, Tec&Doc, Lavoisier.

PARVIAINEN J., BUCKING W., VANDEKERKHOVE K., SCHUCK A., PAIVINEN R. - Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). - *Forestry*, vol. 73, n°2, 2000, pp. 107-118.

R CORE TEAM. - R: A language and environment for statistical computing. -, 2012.

Figures

Figure 1 : Carte de répartition des massifs forestiers étudiés

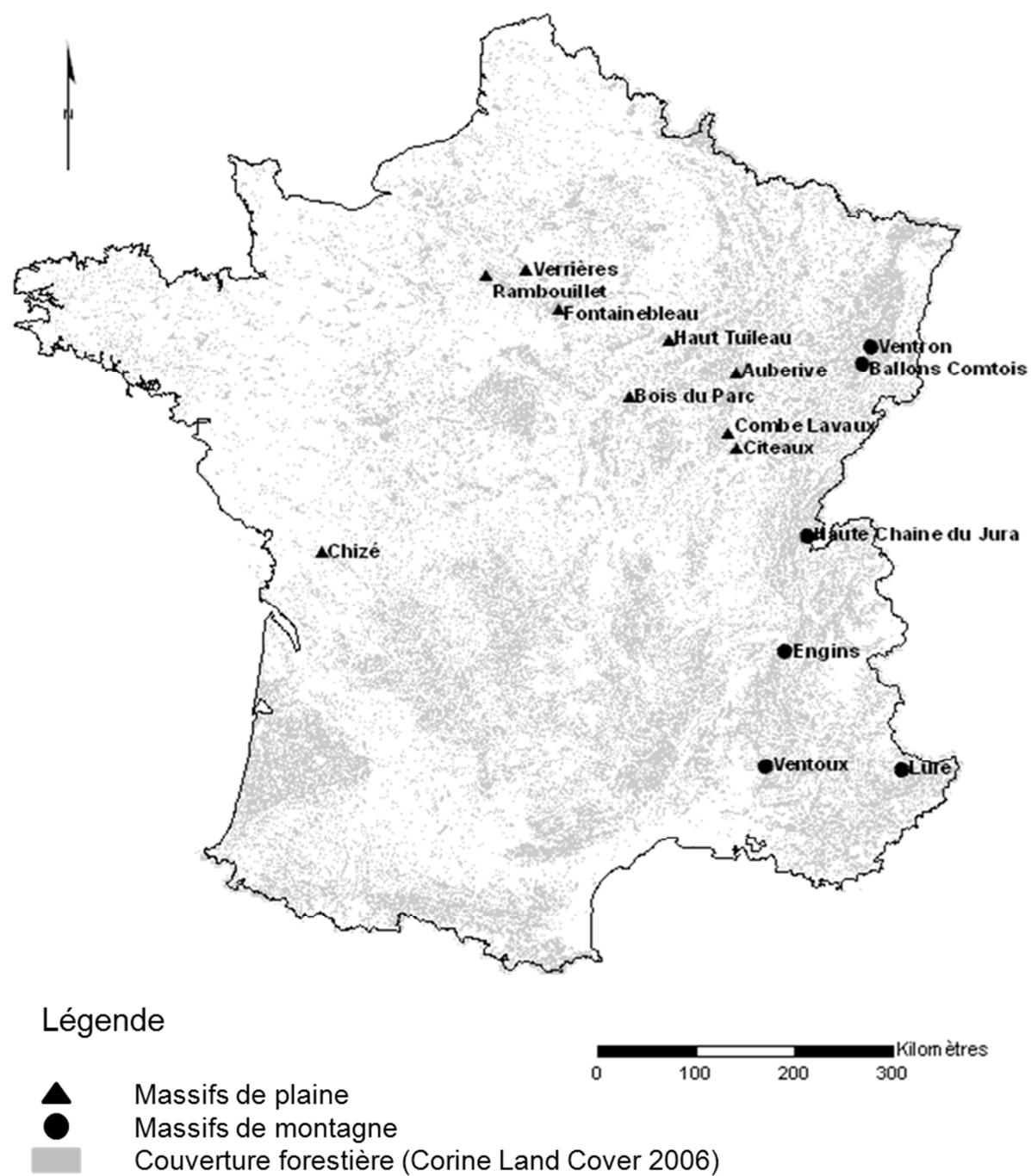
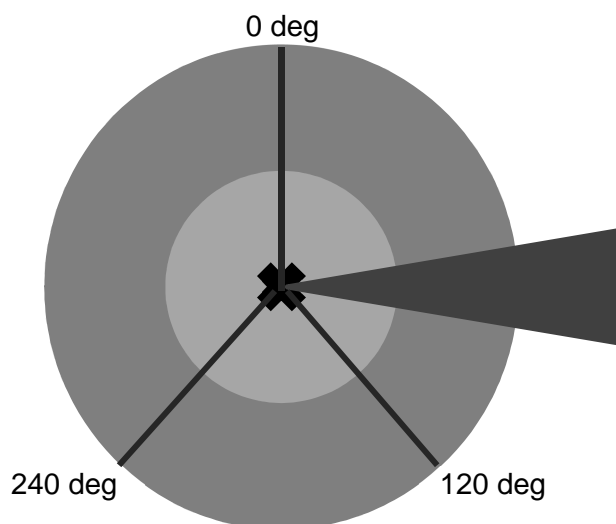


Figure 2: Représentation schématique générale d'une placette selon le protocole dendrométrique. $D_{1,30}$ = diamètre à 1,30 de hauteur, D = Diamètre, LIS = « Line Intersect Sampling », méthode de mesure de la quantité de bois mort au sol par interception linéaire



■ Méthode à angle fixe (2% en plaine ou 3% en montagne)

Base d'échantillonnage pour :

Bois vivant → $D_{1,30} \geq 20$ cm (plaine)

Bois vivant → $D_{1,30} \geq 30$ cm (montagne)

■ Méthode surface fixe de 20 m de rayon

Base d'échantillonnage pour :

Bois mort debout → $D_{1,30} \geq 30$ cm

Bois mort au sol → $D \geq 30$ cm

■ Méthode surface fixe de 10 m de rayon

Base d'échantillonnage pour :

Bois mort debout → $7.5 \text{ cm} \leq D_{1,30} < 30$ cm

Bois vivant → $7.5 \text{ cm} \leq D_{1,30} < 20$ cm (plaine)

Bois vivant → $7.5 \text{ cm} \leq D_{1,30} < 30$ cm (montagne)

— Méthode LIS

Base d'échantillonnage pour :

Bois mort au sol → $5 \text{ cm} \leq D < 30$ cm

✘ Centre de la placette

Figure 3 : Densités de très gros bois vivants à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les forêts exploitées (Exp, n=94) et non exploitées (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.

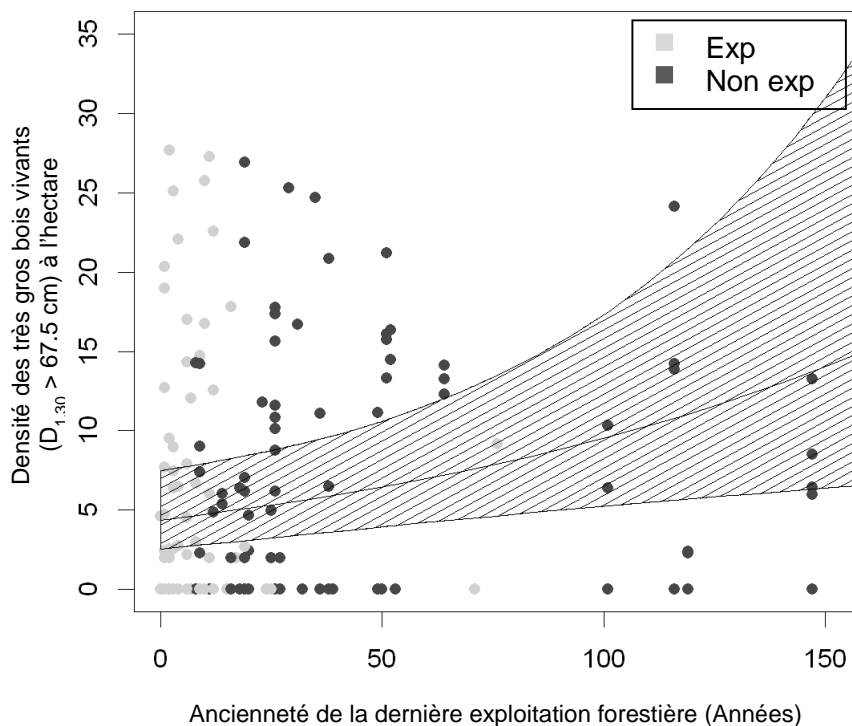
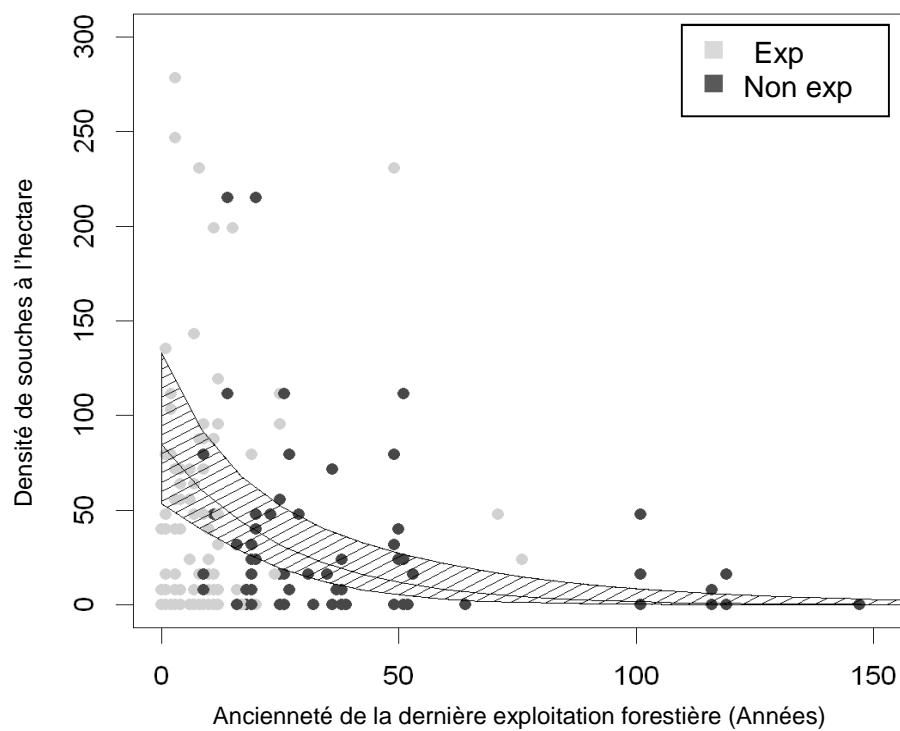


Figure 4 : Densités de souches à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les forêts exploitées (Exp, n=94) et non exploitées (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.



Tableaux

Tableau I : Répartition des placettes entre les massifs forestiers étudiés

	Massifs	Exploité	Non exploité
PLAINE	Auberive	12	12
	Bois du Parc	5	5
	Chizé	12	12
	Citeaux	6	6
	Combe-Lavaux	4	4
	Fontainebleau	16	13
	Haut-Tuileau	7	7
	Rambouillet	8	8
	Verrières	4	4
	Total plaine	74	71
MONTAGNE	Ballons Comtois	8	8
	Engins	5	5
	Haute Chaine Jura	8	8
	Lure	4	4
	Ventron	4	4
	Ventoux	5	5
	Total montagne	34	34
Total	108	105	

Tableau II : Comparaisons de densités de bois vivants (n/ha) entre forêts exploitées et non exploitées, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.

Coef : coefficient de multiplication exprimé en pourcentage appliqué à la valeur moyenne de la variable entre forêts exploitées et non exploitées. p: valeur de probabilité utilisant des quantiles bayésiens (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; (*) $p < 0,1$; ns : résultat non significatif)

	Variables	Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous massifs	Total	22,5	0,047	*	508,8 (447,7 ; 580,7)	623,4 (554,9 ; 703,6)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	105,0	0,008	**	3,4 (2,0 ; 5,0)	7,0 (6,0 ; 8,5)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	15,5	0,231	ns	21,4 (18,7 ; 25,6)	24,7 (20,9 ; 30,1)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	-9,0	0,303	ns	120,9 (108,1 ; 136,7)	109,7 (97,3 ; 126,3)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	36,0	0,031	*	345,3 (283,9 ; 420,6)	469,7 (407,4 ; 547,6)
Plaine	Total	29,2	0,037	*	491,3 (411,2 ; 580,0)	634,9 (547,4 ; 727,6)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	144,2	0,004	**	2,6 (1,3 ; 4,3)	6,3 (5,2 ; 8,0)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	18,8	0,142	ns	14,9 (12,2 ; 18,2)	17,7 (15,3 ; 21,0)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	-23,0	0,012	*	103,4 (87,2 ; 117,9)	79,7 (68,2 ; 93,1)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	45,4	0,018	*	352,8 (277,2 ; 444,7)	512,8 (432,6 ; 606,6)
Montagne	Total	7,9	0,589	ns	549,1 (467,9 ; 673,2)	592,3 (484,4 ; 733,2)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	37,3	0,320	ns	5,5 (3,2 ; 8,8)	7,6 (5,6 ; 11,2)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	17,6	0,380	ns	32,8 (26,4 ; 42,7)	38,6 (28,7 ; 51,8)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	2,4	0,848	ns	155,9 (131,2 ; 186,6)	159,7 (132,1 ; 195,2)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	6,1	0,77	ns	360,7 (279,7 ; 491,5)	382,9 (282,4 ; 521,4)

Tableau III : Comparaison de surface terrière des bois vivants (m²/ha) entre forêts exploitées et non exploitées, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne. Abréviations : cf. Tableau II

Variables		Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous Massifs	Total	16,5	0,001	**	22,9 (21,7 ; 24,2)	26,7 (25,2 ; 28,3)
	Très gros bois (D _{1.30} > 67,5 cm)	145,0	0,004	**	1,4 (0,8 ; 2,3)	3,5 (3,0 ; 4,2)
	Gros bois (47,5 < D _{1.30} ≤ 67,5 cm)	19,5	0,160	ns	5,0 (4,4 ; 6,1)	6,0 (5,1 ; 7,3)
	Moyens bois (22,5 < D _{1.30} ≤ 47,5 cm)	-3,0	0,737	ns	9,7 (8,7 ; 10,9)	9,4 (8,4 ; 10,7)
	Petits bois (D _{1.30} ≤ 22,5 cm)	29,5	0,084	(*)	5,0 (4,1 ; 6,0)	6,5 (5,6 ; 7,6)
Plaine	Total	14,5	0,005	**	19,8 (18,4 ; 21,2)	22,6 (21,2 ; 24,1)
	Très gros bois (D _{1.30} > 67,5 cm)	11,0	0,001	**	1,0 (0,5 ; 1,8)	3,1 (2,6 ; 4,0)
	Gros bois (47,5 < D _{1.30} ≤ 67,5 cm)	19,4	0,140	ns	3,6 (2,9 ; 4,4)	4,3 (3,7 ; 5,1)
	Moyens bois (22,5 < D _{1.30} ≤ 47,5 cm)	-20,4	0,012	*	8,3 (7,2 ; 9,4)	6,6 (5,8 ; 7,6)
	Petits bois (D _{1.30} ≤ 22,5 cm)	41,9	0,052	(*)	4,8 (3,6 ; 6,2)	6,8 (5,8 ; 8,2)
Montagne	Total	18,6	0,015	ns	28,2 (25,8 ; 30,6)	33,5 (30,1;36,7)
	Très gros bois (D _{1.30} > 67,5 cm)	28,3	0,490	ns	2,8 (1,5 ; 4,5)	3,6 (2,6 ; 5,0)
	Gros bois (47,5 < D _{1.30} ≤ 67,5 cm)	23,1	0,273	ns	7,7 (6,2 ; 10,0)	9,4 (7,0 ; 12,8)
	Moyens bois (22,5 < D _{1.30} ≤ 47,5 cm)	11,1	0,960	ns	13,1 (11,2 ; 15,6)	14,6 (12,2 ; 17,5)
	Petits bois (D _{1.30} ≤ 22,5 cm)	3,0	0,871	ns	5,4 (4,2 ; 7,2)	5,6 (4,1 ; 7,4)

Tableau IV : Comparaison des volumes de bois mort (m³/ha) entre forêts exploitées et non exploitées, ventilées par type de bois mort, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne. Abréviations : cf. Tableau II

	Variables	Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous massifs	Total	359,5	<0,001	***	11,1 (7,1 ; 17,4)	50,9 (44,6 ; 60,9)
	Debout	359,0	<0,001	***	4,6 (2,9 ; 9,3)	21,2 (17,9 ; 27,5)
	Au sol	375,7	<0,001	***	6,2 (3,6 ; 9,9)	29,6 (25,2 ; 36,1)
Plaine	Total	645,9	<0,001	***	5,6 (3,5 ; 9,0)	41,7 (34,2 ; 52,7)
	Debout	785,9	<0,001	***	1,5 (0,8 ; 3,6)	13,6 (10,6 ; 18,5)
	Au sol	584,1	<0,001	***	4,1 (2,4 ; 6,9)	28,2 (22,7 ; 36,6)
Montagne	Total	76,2	0,02	*	34,6 (23,1 ; 49,6)	61,0 (47,2 ; 81,1)
	Debout	163,5	0,017	ns	12,5 (5,7 ; 21,6)	33,1 (23,7 ; 49,2)
	Au sol	36,7	0,198	ns	20,8 (14,4 ; 30,0)	28,4 (20,5 ; 39,9)

Résumé

Basée sur la comparaison de forêts exploitées et non exploitées, l'objectif de notre étude est de fournir aux gestionnaires forestiers une première analyse quantitative sur les différences structurelles des hêtraies mélangées exploitées et non exploitées de France, sur un dispositif d'échantillonnage de 213 placettes réparties sur 15 massifs de plaine ou de montagne.

La majorité des descripteurs de structure est significativement plus élevée en forêts non-exploitées. Les très gros bois vivants sont plus nombreux (+105 %) et plus gros (+145 %) en forêts non exploitées qu'en forêts exploitées. Le volume de bois mort est quatre fois plus grand en forêts non exploitées. De par son ampleur, notre étude constitue une première référence française en soutien aux politiques de conservation de la biodiversité, et apporte une pierre supplémentaire au champ de connaissance jusqu'à présent lacunaire en France.

Abstract

Focused on comparison of managed and unmanaged forests, the aim of our study is to provide managers a first quantitative analysis on the structural differences between managed and unmanaged beech mixed forests in France based on a sample of 213 plots located in 15 lowland and mountain forests.

Most of structural descriptors were significantly higher in unmanaged forests. Very large living trees were more numerous (+105 %) and larger (+145 %) in unmanaged than in managed forests. The volume of dead wood was four times higher in unmanaged forests. Regarding its national covering, our study constitutes a first French reference for biodiversity-oriented forest policy, and adds important knowledge to a poorly explored field of research in France.

**Protocoles d'inventaires mycologiques en réserves forestières :
retour d'expérience du réseau Mycologie de l'ONF dans les
Réserves biologiques - H. Voiry, F. Gosselin (2012), Rendez-vous
Techniques de l'ONF, 35, 68-73**

Protocoles d'inventaires mycologiques en réserves forestières retour d'expérience du réseau Mycologie de l'ONF dans les Réserves biologiques

Hubert Voiry, Responsable du bureau d'études Lorraine -UP Sud Animateur du réseau Mycologie

ONF Lorraine

Frédéric Gosselin, Ingénieur de recherches, Unité de Recherche Ecosystèmes Forestiers, Irstea, Nogent sur Vernisson

Préambule

Cet article présente "l'état de l'art" des protocoles utilisés par le réseau Mycologie de l'ONF pour les inventaires dans les réserves biologiques occupées par des habitats forestiers (principalement les réserves biologiques intégrales - RBI). C'est en quelque sorte un bilan méthodologique et une formalisation de la pratique à partir de l'expérience acquise par le réseau depuis 2007, l'orientation prépondérante retenue tout au long de ce travail étant de tendre vers une méthode de relevé standardisée et reproductible, à un coût maîtrisé et donc dans un temps contraint.

Signalons que le protocole mis au point par le réseau Mycologie avec Irstea (ex Cemagref) dans le cadre du projet GNB (Gestion Naturalité Biodiversité)⁷ a servi de point de départ à ce projet, mais il n'est pas repris dans ce texte.

Un objet d'étude contraignant

Idéalement, l'objectif d'un inventaire mycologique en réserve biologique (ou dans tout autre espace relevant d'un tel investissement en études) serait d'obtenir une liste d'espèces la plus complète possible dans le cadre d'un état des lieux initial de la fonge, en vue de comparer cette liste à d'autres sites ou de la suivre dans le temps.

Toutefois, compte-tenu du très grand nombre d'espèces de champignons forestiers (environ 20 000) et du caractère à la fois aléatoire et fugace d'apparition des sporophores

⁷ Projet piloté par le Irstea et réalisé en partenariat avec l'ONF et RNF (réserves naturelles de France), dont l'objet est l'étude de la réaction de 7 groupes taxonomiques à l'exploitation forestière (champignons, bryophytes, végétaux vasculaires, coléoptères saproxyliques et carabiques, oiseaux, chiroptères).

("fructifications"), viser l'exhaustivité des espèces implique de multiplier considérablement le nombre de passages sur site. Ainsi, l'expérience de la SMF (Société Mycologique de France) à travers les inventaires sur des placettes du réseau RENECOFOR suggère un minimum de 12 passages, à raison de 4 par an pendant 3 années consécutives, sur de petites surfaces (0,50ha pour chaque placette RENECOFOR) sans pour autant être certain d'atteindre l'exhaustivité. Donc *a fortiori*, dans le cas d'une RBI d'au moins une cinquantaine d'hectares, on peut considérer qu'un inventaire mycologique ne peut quasiment pas prétendre être exhaustif.

Conséquence de cette contrainte, l'ambition étant de réaliser les inventaires et suivis mycologiques à l'échelle d'un réseau de plusieurs dizaines de réserves, un premier choix méthodologique sera de ne réaliser qu'un **échantillonnage** de la population des champignons. Conséquence suivante, le protocole devra définir une **stratégie d'échantillonnage**. Il devra préciser aussi le **champ taxinomique** (les groupes retenus, en fonction de divers critères de pertinence) ainsi que le **temps consacré** aux inventaires (pour une standardisation et une reproductibilité optimales).

Dans la suite de l'article, nous distinguons deux situations bien différentes :

- celle des sites équipés de placettes dendrométriques permanentes "PSDRF", pour lesquels nous avons pu mettre au point un protocole reproductible et permettant les comparaisons,
- celle des sites non équipés de telles placettes où ce protocole est inopérant et qui relèvent d'une logique d'inventaire plus « traditionnelle ».

Un protocole reproductible pour les réserves équipées de placettes permanentes "PSDRF"

Le *protocole de suivi dendrométrique des réserves forestières*, qui a également été connu sous le nom de protocole "MEDD", a été élaboré en 2005-2006 sous l'égide du ministère de l'écologie et est devenu un standard national pour le suivi des peuplements forestiers au sein des réseaux des RBI et des Réserves naturelles. Sur un site donné, ce protocole s'appuie sur un réseau de placettes permanentes à raison d'environ une placette par ha⁸. Une originalité de ce protocole, par rapport à des protocoles sylvicoles plus classiques, est le soin particulier apporté à la mesure du compartiment "bois mort". Sur chaque placette, on réalise

⁸ au delà d'une centaine d'ha, la densité d'échantillonnage (en nombre de placettes) décroît avec la surface de la réserve

un inventaire des bois vivants ou morts sur pied dans un rayon de 20 m, complété par un tour relascopique et par un échantillonnage par interception linéaire des bois morts au sol.

Le protocole mycologique proposé ici utilise comme échantillon de la réserve une partie des placettes permanentes du PSDRF. Il s'inspire du protocole mycologique sur placettes mis en place dans le cadre de GNB mais, à la différence de celui-ci, il n'impose pas un repérage de toutes les pièces de bois.

L'objectif est d'obtenir une liste informative d'espèces à l'échelle de la réserve, et surtout que cette liste permette :

- les comparaisons entre réserves, modulo la prise en compte des covariables importantes comme la surface ou l'ancienneté de la réserve⁹ ;
- les comparaisons dans le temps (en répétant l'inventaire), sur le même site ou entre réserves, pour suivre l'évolution de la diversité spécifique (notamment pour les RBI au fur et à mesure de leur renaturation spontanée).

Contraintes et choix méthodologiques

Compte tenu du nombre important de sites à étudier et de la nécessité de maîtriser les coûts d'inventaire, la définition du protocole mycologique intègre la contrainte d'un temps d'inventaire volontairement limité. Sans compter que la ressource en spécialistes est fondamentalement faible (en comparaison de disciplines moins complexes comme la botanique ou l'ornithologie, par exemple). Ainsi -et en ayant ajusté cette limitation a priori d'après un retour d'expérience de 5 années- le temps consacré par le réseau Mycologie à l'inventaire mycologique d'une réserve forestière "moyenne" (en termes de surface comme de diversité des habitats et peuplements forestiers) correspond à la mobilisation sur le terrain de 2 personnes 5 jours par an pendant 3 années consécutives (soit 30 HJ au total). NB : Pour l'estimation complète du temps d'inventaire, il faut multiplier par deux le temps consacré au terrain pour tenir compte du temps de laboratoire (observations microscopiques et détermination des espèces)¹⁰.

Dans le cadre de ce temps de terrain limité, le protocole mycologique opère 3 choix méthodologiques : 1° il privilégie les champignons lignicoles ; 2° il s'appuie sur une sélection

⁹ pour un exemple concernant la flore vasculaire, voir Peterken, G.F., & Francis, J.L. (1999) Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK. *Biological Conservation*, **91**, 55-72.

¹⁰ Le temps de microscopie déjà réalisé pendant la phase de terrain et qui permet de faire les premières approches de détermination est inclus dans le temps terrain

parmi les placettes dendrométriques ; 3° il prévoit un complément d'inventaires hors placettes.

Champ taxinomique

Les espèces fongiques prospectées en priorité et de façon exhaustive sont les champignons lignicoles : espèces dont les "fructifications" se développent sur le bois.

Le choix des champignons lignicoles présente des avantages certains par rapport aux champignons terricoles. Leur apparition est moins dépendante des conditions climatiques qui précèdent immédiatement les relevés, et moins fugace aussi. Certaines espèces sont pérennes (« consoles » grandissant à la manière des cernes du bois) et donc observables toute l'année. D'autres ont des sporophores coriaces qui persistent pendant quelques semaines même lorsqu'ils ne sont plus actifs. Pour d'autres enfin, la fructification s'échelonne sur une période assez longue. Le développement des sporophores dépend en partie des conditions d'humidité des pièces bois. Grâce à cette relative « inertie » des fructifications de champignons lignicoles, nous avons pu retenir le principe d'un seul passage en automne (c'est à cette période qu'on maximise les chances d'observation) pendant trois années consécutives.

Les champignons lignicoles sont des Basidiomycètes et des Ascomycètes¹¹. Certains genres concernés font partie des champignons à lames reconnaissables à leur chapeau (Pleurotes, Plutées...) ou décelables par leur mycélium (rhizomorphes d'Armillaire). Mais les champignons sans lames sont majoritaires : Corticiés, Polypores et Pyrénomycètes. Parmi ces champignons sans lames, de nombreuses espèces forment des fructifications appliquées sur le bois, appelées "croûtes" dans le jargon mycologique. Leur détermination nécessite impérativement, même pour un spécialiste chevronné, l'utilisation du microscope et de réactifs en plus des clés de détermination, de sorte que ces champignons sont généralement exclus des inventaires traditionnels. Or, c'est un point important du protocole, la solidité attendue des résultats suppose d'inventorier tous les lignicoles. Cela a impliqué une spécialisation au sein du réseau Mycologie de l'ONF (à l'instar de la spécialisation du réseau Entomologie sur les coléoptères saproxyliques) et apprentissage nécessitant un fort investissement de la part des membres du réseau.

Description des placettes mycologiques et compléments d'inventaire

¹¹ Les Myxomycètes (qui ne sont plus considérés comme des champignons) sont exclus.

Le nombre de placettes PSDRF retenu par réserve pour les inventaires mycologiques est de 10 à 15 en montagne et de 15 à 20 en plaine. Pour le choix de ces placettes, nous avons opté pour une sélection orientée plutôt que pour un tirage aléatoire. Nous avons retenu en priorité les placettes qui comportent le plus grand nombre de pièces de gros bois mort au sol – en fait un tirage au sort parmi les 20% des placettes les plus riches en bois mort. Ces "hotspots" de bois mort sont susceptibles d'accueillir le plus grand nombre d'espèces lignicoles. Cette sélection donne donc la possibilité d'obtenir une liste la plus étoffée possible. Elle permet aussi d'écartier les placettes qui risquent d'être pauvres en espèces par absence de bois mort au sol (la richesse des placettes en bois mort étant souvent très variable au sein d'une même réserve). Cette sélection est aussi raisonnée en optimisant le cheminement entre placettes. En montagne, cette réflexion est importante pour tenir compte des dénivelés.

Sur chaque placette retenue, les gros bois morts au sol ($\varnothing > 30$ cm, ceux qu'on retrouve sur les 3 années consécutives de l'inventaire et qui sont susceptible d'« exprimer » au mieux le potentiel mycologique) sont échantillonnés en priorité ; ils le sont sur toute leur longueur, même si une partie dépasse les 20 m de rayon de la placette. Puis les autres supports ligneux à l'intérieur du cercle sont examinés. Les champignons non déterminables sur le terrain sont prélevés pour examen microscopique. La durée des relevés sur une placette ne doit pas excéder une heure.

En complément de ce relevé d'espèces lignicoles, les autres champignons rencontrés sur placette ou au cours du cheminement entre placettes peuvent être relevés, en notant le cas échéant le numéro de placette ou le numéro de parcelle. Certains habitats particuliers non représentés dans les placettes peuvent aussi être prospectés. Tous ces relevés complémentaires visent à améliorer la connaissance globale de la biodiversité fongique de la réserve tout en valorisant les déplacements. Rappelons toutefois que la base de comparaison pour les inventaires futurs est constituée par les seuls relevés de lignicoles sur placettes.

Une variante du protocole peut être proposée pour un suivi mycologique individualisé des gros bois morts au sol des placettes. Dans ce cas, il faut veiller à faciliter leur repérage en notant au premier passage la distance et l'azimut de la base de la pièce au centre de la placette (à l'instar de ce qui est fait pour les arbres debout dans les placettes PSDRF). Lors des tests effectués dans la réserve biologique du Haut Chéran (73) en 2007, une identification individuelle des gros bois mort au sol a été faite à l'aide de plaquettes

numérotées, pour pouvoir plus facilement les retrouver et les réexaminer lors des campagnes suivantes, même s'ils descendent entre temps dans la pente (problème avéré).

Périodicité d'application du protocole

Sur une réserve donnée, les inventaires ont vocation à être reproduits dans le temps pour être comparés. Le pas de temps entre deux inventaires reste à définir mais devrait être au minimum de 10 à 20 ans. Cette périodicité est calquée sur celle prévue, en l'état actuel des prévisions et du retour d'expérience, pour le PSDRF¹²). En tout état de cause, la deuxième campagne d'inventaire sur les placettes mycologiques est prévue pour ne venir qu'à la suite de la nouvelle application du PSDRF.

On pourrait être tenté de retenir pour cette deuxième campagne les mêmes placettes que pour l'inventaire initial. Toutefois, entre les deux, les caractéristiques des peuplements auront changé. En particulier, les placettes les plus riches en gros bois mort ne seront peut-être plus les mêmes. Par conséquent, nous préconisons de retenir le même nombre de placettes mais de refaire une sélection parmi les données du deuxième inventaire dendrométrique. Pour éviter les biais méthodologiques, nous préconisons de tirer au sort ces placettes parmi les 20% les plus riches en bois mort au sol –plutôt que de prendre les 15 à 20 placettes les plus riches en bois mort, dont les caractéristiques devraient dépendre pour partie du nombre de placettes dendrométriques effectuées : plus il y a de placettes, plus riches en bois mort seront les 15 à 20 les plus riches.

Récapitulatif pratique

Epoque et durée de l'étude

- Temps terrain : 2 mycologues du réseau pendant 5 jours (délais de route compris) soit 10HJ par an.
- Temps "labo" = temps "terrain" = 10HJ par an.
- A répéter pendant 3 années consécutives, en automne.
- Périodicité : *a priori* 10 à 20 ans (idem PSDRF).

Informations et matériel pour l'implantation

(Nécessité de sélection préalable des placettes)

- Plan de la forêt avec localisation des placettes
- GPS ou à défaut boussole et topofil pour retrouver les centres des placettes PSDRF

¹² les premières applications du PSDRF datent de 2006

- Fichier de l'inventaire dendrométrique des placettes sélectionnées, en particulier pour les données sur les gros bois mort et les signalements de champignons sur les arbres morts ou vivants

Matériel pour la mycologie

- Terrain : boîtes, panier, loupe de terrain, couteau, carnet, crayon, enveloppes, papier journal ou papier aluminium.
- Labo : microscope, loupe binoculaire, réactifs, clés de détermination, livres spécialisés (Nécessité de disposer d'un local sûr et fonctionnel pour installer les microscopes et d'une connexion Internet pour avoir un plus large accès à la documentation).

Saisie des données

Les noms des champignons déterminables à vue sont notés sur un carnet de terrain avec l'indication du numéro de placette ou, à défaut, du numéro de parcelle forestière (lors des cheminements entre placettes). En cas de trouvailles d'espèce remarquable hors placette, on notera leur localisation au GPS.

La liste est complétée par les espèces à déterminer ou à confirmer au microscope, pour lesquelles on devra noter aussi le numéro de placette ou de parcelle forestière. Idéalement les déterminations devraient être terminées pendant la semaine "labo".

La liste, une fois établie, doit alimenter la BDN (Base de Données Naturalistes de l'ONF).

Rapports

A l'issue de ces opérations, le responsable de l'opération établit un rapport intermédiaire précisant le contexte, les modalités de l'inventaire, les placettes inventoriées, les résultats et leur interprétation pour chaque année d'inventaire. En fin de campagne (après la troisième saison), il fournira un rapport final et une liste récapitulative des espèces qui servira de référence pour les futurs inventaires.

Statu quo dans les réserves non équipées de placettes PSDRF

Dans les réserves (existantes ou en projet) non concernées par le *protocole de suivi dendrométrique des réserves forestières*, l'objectif n'est pas de suivre l'évolution dans le temps mais simplement d'améliorer la connaissance de la fonge locale voire d'en établir une première base, la plupart des réserves ne disposant souvent d'aucun inventaire mycologique.

On s'en tient donc à la méthode classique de prospection à l'avancement, telle que la pratiquent généralement les associations mycologiques qui arpentent les forêts pour leur propre compte ou dans le cadre d'une collaboration plus formelle avec l'ONF. Toutes les espèces sont recherchées mais généralement les espèces à lames sont privilégiées (leur détermination n'exigeant pas d'étape « labo »), de sorte que la fonge concernée est plutôt terricole. Ces inventaires « associatifs », qui résultent généralement d'un nombre important de prospections, constituent une source de données précieuse.

Si l'on dispose de ce type d'inventaires pour une réserve donnée, il faut chercher à l'interpréter : intérêt patrimonial, espèces indicatrices de naturalité, espèces spécifiques... Des évolutions et des réflexions sont en cours visant à rapporter les inventaires mycologiques aux associations végétales voire aux habitats forestiers. Cette méthode à l'avancement n'est toutefois pas reproductible à l'identique et ne peut donc en toute rigueur être utilisée pour des comparaisons entre sites.

Dans certains cas, notamment pour l'évaluation préalable des potentialités d'un site (projet de réserve...) exceptionnel ou mal documenté, les membres du réseau Mycologie de l'ONF pratiquent aussi la prospection à l'avancement en ciblant en particulier les espèces lignicoles, selon des modalités qui doivent être précisées dans le rapport (temps passé, espèces recherchées, dispositions pratiques correspondantes...).

En conclusion

L'inventaire mycologique est une discipline exigeante qui se prête mal à la standardisation des relevés. Dans le cas des réserves où s'applique le *protocole de suivi dendrométrique des réserves forestières*, nous avons pu adosser au dispositif dendrométrique un protocole mycologique reproductible (et d'un coût raisonnable), centré sur les espèces lignicoles, qui permettra en particulier de suivre des évolutions dans le temps. Ailleurs, force est d'en rester à l'inventaire classique à l'avancement qui, en principe, embrasse l'ensemble du champ taxonomique et donne une idée plus complète de la fonge locale mais ne permet pas les comparaisons.

Soulignons que ce travail méthodologique doit être considéré non pas comme une référence définitive, mais comme une contribution à la problématique des protocoles d'inventaires de champignons en forêt, domaine complexe et encore peu développé en France. Par delà cette contribution, il apparaît indispensable qu'une réflexion plus large et plus aboutie sur les inventaires mycologiques soit menée au niveau national avec des partenaires comme la SMF et les organismes de recherche (Irstea, Inra) à l'instar de ce qui a été réalisé en

entomologie avec le programme Inv.Ent.For, lequel a produit des préconisations méthodologiques qui sont devenues une référence pour l'étude de l'entomofaune forestière (notamment les coléoptères saproxyliques)¹³.

Soulignons aussi que la détermination des champignons lignicoles nécessite en général des investigations poussées qui les excluent souvent des inventaires classiques. Or ils constituent une part importante de la biodiversité et une porte d'entrée de la biodiversité "saproxylique" ; c'est donc un compartiment à connaître pour appréhender les écosystèmes forestiers. Grâce à un important effort de formation, le réseau Mycologie de l'ONF a acquis dans ce domaine une compétence reconnue dans les cercles spécialisés.

Remerciements

Cette réflexion sur les protocoles mycologiques a pu voir le jour grâce au partenariat avec Irstea (ex Cemagref) dans le cadre du programme GNB : financement du Ministère en charge de l'écologie (convention DEB-Cemagref, Action GNB) et financement BGF (10-MBGD-BGF-1-CVS-092).

¹³ Nageleisen (L.-M.), Bouget (C.), coord., 2009. - L'études insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail "Inventaires entomologiques en forêt" (Inv.Ent.For). - Les Dossiers Forestiers, n° 19, Office national des forêts, 144 p.

**ANNEXE 3 : Résultats du test
d'effet opérateur sur les relevés
bryologiques**

Modèles linéaires généralisés (distribution binomiale, fonction de lien logit) à effet mixtes reliant les variables "taux de détection", "taux d'indentification au niveau espèce" et "taux d'indentification au niveau genre" aux variables explicatives sélectionnées (dont trois aléatoires). Dans les modèles "taux d'indentification", la variable "fréquence de détection" a été ajoutée au modèle. Le modèle ne fournit pas d'estimateur de la précision des coefficients pour les effets aléatoires. Les coefficients donnés pour les effets aléatoires sont les écarts-types, ceux donnés pour les effets fixes sont les coefficients estimés et leurs erreurs-types. Italiques : $P < 0.1$; * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; * : $P < 0.001$**

Variables explicatives	Variables réponses		
	Détection n.obs = 965	Identification au niveau espèce n.obs = 689 (sous-jeu de données : uniquement les espèces détectées par couple support- observateur)	Identification au niveau genre n.obs = 689 (sous-jeu de données : uniquement les espèces détectées par couple support- observateur)
Effets aléatoires			
espèce	0,95 +/-	1,10	1,37
opérateur	0,62 +/-	0,69	<0,001
support	0	0	0
Effets fixes			
Intercept (fructif_C = N, ML = L, LF1 = Cu, Type_support = BMD, période = J1_1)	-2,63+/-1,38	4,1 +/- 3.89	34,3 +/-8524
Recouvrement de l'espèce	0,13 +/- 0,01 ***	0,067+/-0,058	0,01 +/-0,11
Fructification : oui	0,13 +/- 0,3	-0,31+/-0,71	-1,45 +/--1,41
Familiarité opérateur-espèce	0,94 +/- 0,23 ***	0,29+/-0,47	0,43 +/- 0,79
Expérience globale de l'opérateur	-0,09 +/-0,33	0,1+/-0,46	0,31 +/- 0,58
Période :			
J1_3	0,24 +/-0,38	-0,2+/-1,21	-2.77 +/--4,17
J2_1	1,02 +/-0,46 *	-2.68+/- 1.68	-2,43 +/--2,61
J2_2	0,17 +/- 0,44	-0.87 +/- 1,52	0,61 +/- 2,4
J2_3	0,28 +/- 0,35	1,14 +/- 1,2	-1,07 +/- 3.58
Nature du support : Galette de chablis	-1,62 +/- 0,58 **	1,47 +/- 1,78	1,32 +/--2.95
Gros Bois Morts au Sol	-1,12 +/- 0,56 *	-0.95 +/- 1,35	-0,076 +/- 2,15
Gros Bois Vivants	0,03 +/- 0,55	0,71 +/--1,62	4.834 +/- 4.51
Petits Bois Morts au Sol	0,13 +/- 0,66	-2,01 +/- 2,2	17.21 +/- 12420
Pettis Bois Vivants	0,09 +/- 0,48	0,81 +/- 1,7	18.75 +/- 3948
Sol	0,34 +/- 0,66	-1.3 +/- 2,22	0,16 +/- 5,38
Souche	0,4 +/- 0,68	15,1 +/- 5025	17.17 +/- 7183
Mousse	0,97 +/- 0,73	2,4 +/- 2,48	-13,36 +/- 7371
Forme biologique :			
De (dendroïde)	-0,62 +/- 1,12	-0,41 +/- 2,07	1,95 +/--13020
Fa (en éventail)	-0,19 +/-0,84	-1.93 +/- 1,69	-18,49 +/--4283
Mr (tapis dru)	0,19 +/- 0,69	-1.84 +/- 1,65	-17,22 +/--4283
Ms (tapis lisse)	0,22 +/- 0,78	17,8 +/- 1670	1.09+/- 5408
Mt (thalloïde)	0,58 +/- 1,33	18,64 +/--3398	-14,08 +/--9963
Sc (brins dressés isolés)	0,37 +/- 1,83	19,88 +/--43890	-9,32 +/--131400
Tf (gazon)	0,92 +/- 0,63	-0,5 +/- 1,62	-13.86 +/--4283

Variables explicatives	Variables réponses		
	Détection n.obs = 965	Identification au niveau espèce n.obs = 689 (sous-jeu de données : uniquement les espèces détectées par couple support- observateur)	Identification au niveau genre n.obs = 689 (sous-jeu de données : uniquement les espèces détectées par couple support- observateur)
Tp (gazon, protonema)	-0,16 +/- 1,7	17,85 +/-41410	3,34 +/-50490
Tuft (touffes de tiges dressées)	1,97 +/- 1,54	16,7 +/-6817	-16,05 +/-11100
We (trames de tiges lâches)	-0,77 +/- 0,92	-0.71 +/-2,56	-0,99 +/-12810
Richesse spécifique du support	-0,04 +/- 0,06	-0,21 +/- 0,18	-0,16 +/- 0,35
Fréquence de détection de l'esp. sur le support	–	-1,88 +/-1,43	-0,3 +/- 2,79

**ANNEXE 4 : Notice technique sur le
suivi temporel des dynamiques
forestières par photogrammétrie –
28/04/2014, X. Lucie, S. Durrieu, F.
Gosselin**

Programme BGF

Projet GNB

*Notice technique sur le suivi temporel des dynamiques forestières par photogrammétrie –
28/04/2014*

<u>Auteur</u> :	Xavier Lucie Irstea - UMR TETIS Maison de la Télédétection 500 rue Jean-François Breton 34 093 MONTPELLIER Cedex 05 xavier.lucie@teledetection.fr
<u>Relecteurs</u> :	Sylvie Durrieu Irstea Montpellier – UMR TETIS sylvie.durrieu@teledetection.fr Frédéric Gosselin Irstea Nogent-sur-Vernisson – XXX frederic.gosselin@irstea.fr

Table des matières

1	LES SITES D'ETUDE	489
2	TRAITEMENT PHOTOGRAMMETRIQUE AVEC LE LOGICIEL MICMAC	489
2.1	Introduction	489
2.2	Photos numérisées	489
2.3	Conversion au format .tif	490
2.4	Repères de fond chambre.....	490
2.5	Disponibilité des certificats de calibration	491
2.6	Recherche des points d'intérêt (module Tapioca)	492
2.7	Orientation interne des clichés (OI)	493
2.8	Orientation relative des clichés (OR) (module Tapas)	493
2.9	Orientation absolue des clichés (OA)	494
2.10	Compensation avec les points d'intérêt	495
2.11	Génération des MNS	495
2.12	Comparaison des différentes méthodes.....	497
3	COMPARAISON AVEC LES MNS REALISES SUR LPS	498
4	POST-TRAITEMENT SIG SUR ARCMAP	499
5	TRAITEMENT STATISTIQUE SUR R	500

Liste des figures

Figure 1 :	Paramètres de conversion des fichiers jp2	490
Figure 2 :	Extrait d'un certificat de calibration : position des repères de fond de chambre ..	491
Figure 3 :	PVA découpée (à g.) et PVA originelle et son masque de corrélation (à d.).....	492
Figure 4 :	Fichier de description d'une chambre photogrammétrique.....	493
Figure 5 :	Fichier de calibration d'images numériques (unité : px)	494
Figure 6 :	Situation des points de calage du site de Fontainebleau et coordonnées exprimées en m.....	495
Figure 7 :	Géométrie épipolaire d'un couple d'images stéréo	496
Figure 8 :	MNS différence (ana – num), statistiques et localisation des différences.....	498
Figure 9 :	Comparaison des MNS réalisés sur LPS et MicMac (à d.) à partir de PVA scannées	499

Liste des tableaux

Tableau 1 : Sites d'étude par ordre décroissant d'importance	489
Tableau 2 : Extrait d'une table attributaire	500

Les sites d'étude

Les 8 sites de plaine du projet GNB ont fait l'objet de mesures terrain. Les années ont été sélectionnées sur les critères suivants :

- gratuité des données
- date de prise de vue en période estivale (développement foliaire maximal)
- pas de temps d'environ 10 ans
- qualité des prises de vues

ID	Site	Années
FBL	Fontainebleau	1949 – 1961 – 1969 – 1981 – 2000 – 2003
AUB	Auberive	1956 – 1974 – 1984 – 1995 – 2006
CHZ	Chizé	1950 – 1958 – 1969 – 1978 – 1990 – 2002
CIT	Citeaux	1940 – 1953 – 1962 – 1968 – 1978 – 1990 – 2000
HT	Haut-Tuilleau	1948 – 1956 – 1971 – 1978 – 1990 – 2000
BDP	Bois du Parc	1948 – 1953 – 1963 – 1978 – 1984 – 1998

Tableau 1 : Sites d'étude par ordre décroissant d'importance

Les sites **prioritaires** : Fontainebleau, Auberive, Chizé

Les sites **secondaires** : Citeaux, Haut-Tuilleau, Bois du Parc, Rambouillet

Le site de Verrières a été **supprimé** car il n'y existe qu'une couverture photographique partielle à cause de l'aéroport de Villacoublay.

Traitement photogrammétrique avec le logiciel MicMac

Introduction

Les références aux différents chapitres renvoient à la documentation de la suite photogrammétrique open source de l'IGN : *MicMac, Aperio, Pastis and Other Beverages in a Nutshell!* téléchargeable depuis le dépôt Mercurial : <https://geoportail.forge.ign.fr/hg/culture3d> (user : culture3d, mdp : culture3d)

Photos numérisées

Avant 2000, les photographies existent sur différents supports : plaques de verre avec émulsion pour les années avant 1960 et films jusqu'en 2000. L'IGN a scanné ces supports avec différentes résolutions. En général 800 et 1200 dpi (dots per inch). Cette résolution de numérisation est importante car elle permet de calculer la focale en pixels pour la renseigner dans le logiciel MicMac.

$$\frac{F \text{ (mm)}}{\text{inch (mm)}} \cdot R_{\text{scanner}} = F \text{ (px)}$$

F la focale en mm est donnée dans le certificat de calibration du capteur utilisé.

R est la résolution du scanner en dpi.

Un pouce (ou inch) mesure 25,4 mm.

IrfanView donne la résolution du scanner (dpi) et la taille de l'image (mm) en s'appuyant sur les données Exif.

Il est également possible de calculer la focale approchée quand la résolution du scanner est inconnue.

$$\frac{\text{Im width (px)}}{\text{Im width (mm)}} \cdot F \text{ (mm)} = F_{\text{app}} \text{ (px)}$$

Conversion au format .tif

Les fichiers disponibles en libre téléchargement sur le géoportail¹ sont au format .jp2. avec des noms longs. Par facilité, on utilise une commande en batch dans IrfanView.

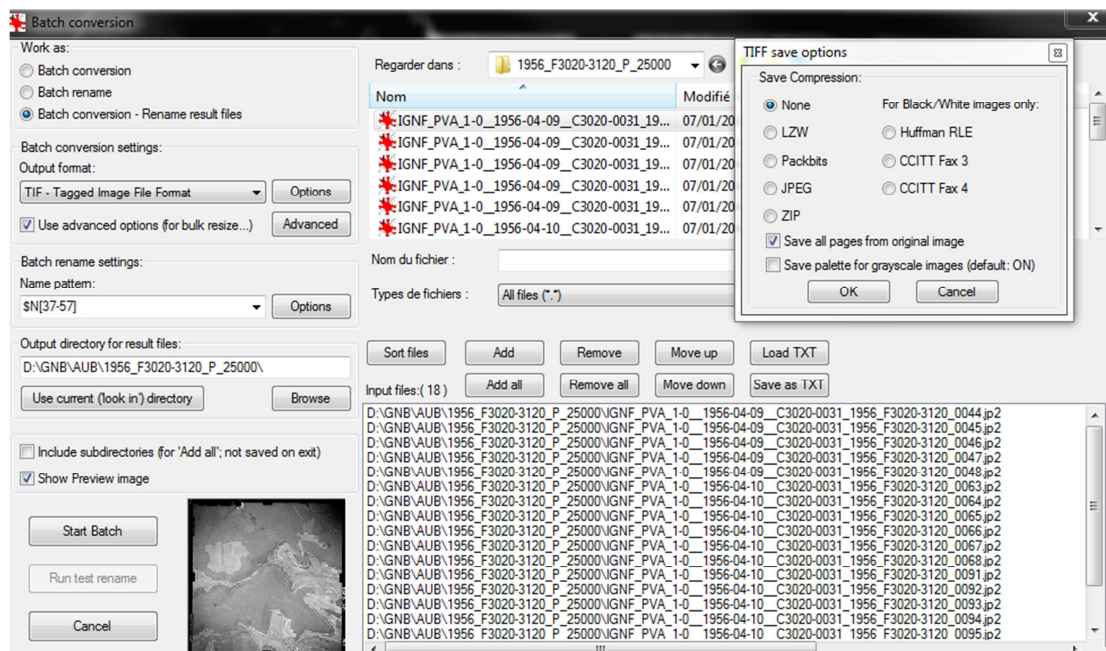


Figure 1 : Paramètres de conversion des fichiers jp2

Repères de fond chambre

La manipulation des photos numérisées oblige à connaître l'affinité entre la géométrie image et la géométrie du capteur. Pour cela, on s'appuie sur un certificat de calibration de ce capteur qui donne notamment la position des repères de fond de chambre dans la géométrie capteur. Connaissant la position de ces repères dans les deux systèmes, il est facile de calculer la transformation affine permettant de passer de l'un à l'autre.

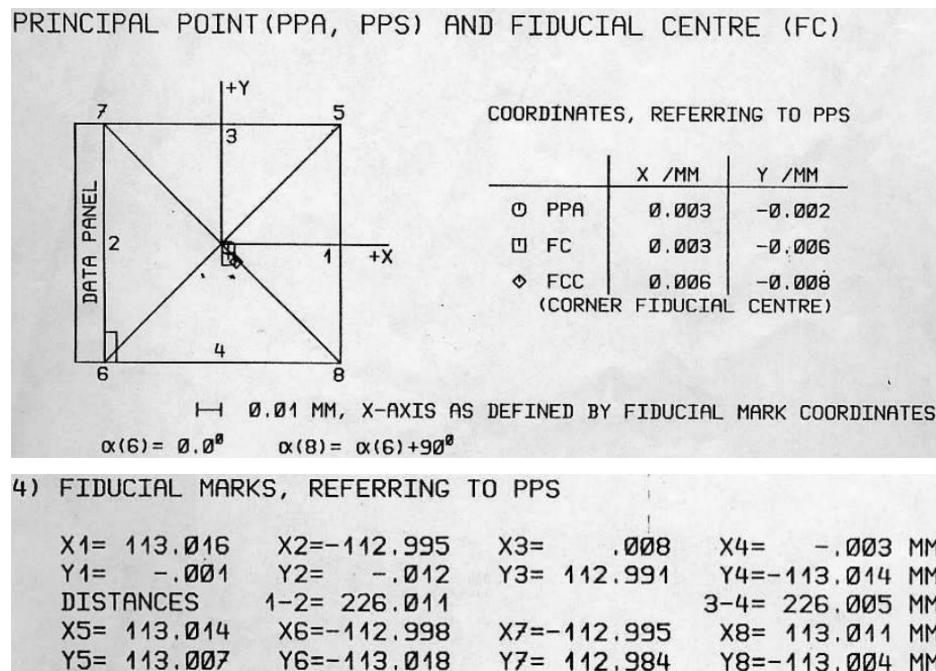


Figure 2 : Extrait d'un certificat de calibration : position des repères de fond de chambre

Disponibilité des certificats de calibration

Pour les années les plus anciennes, les certificats de calibration ont souvent disparus, ce qui pose un problème pour calculer l'orientation interne (OI) des photos.

Deux solutions se sont alors imposées :

- découper les images carrées dans IrfanView et les traiter comme des images numériques
- superposer des masques à chacune des images pour limiter la zone de traitement

La première solution est la plus facile à mettre en œuvre ("batch crop" dans IrfanView) mais elle pose plusieurs problèmes :

- perte de la géométrie originelle des images (position point principal, largeur et hauteur)
- zone de recouvrement des images réduite d'environ 10% dans les deux sens

La deuxième solution a le mérite d'utiliser les images brutes. Des masques sont saisis graphiquement et limitent la zone de recherche des points d'intérêt et l'emprise de la corrélation épipolaire dense.

Cette solution a de nombreux avantages :

- paramètres géométriques inchangés
- zone de recouvrement identique à celle du plan de vol
- davantage de points d'intérêt détectés via l'algorithme SIFT

Mais aussi un inconvénient :

- la saisie des masques pour chaque cliché prend du temps

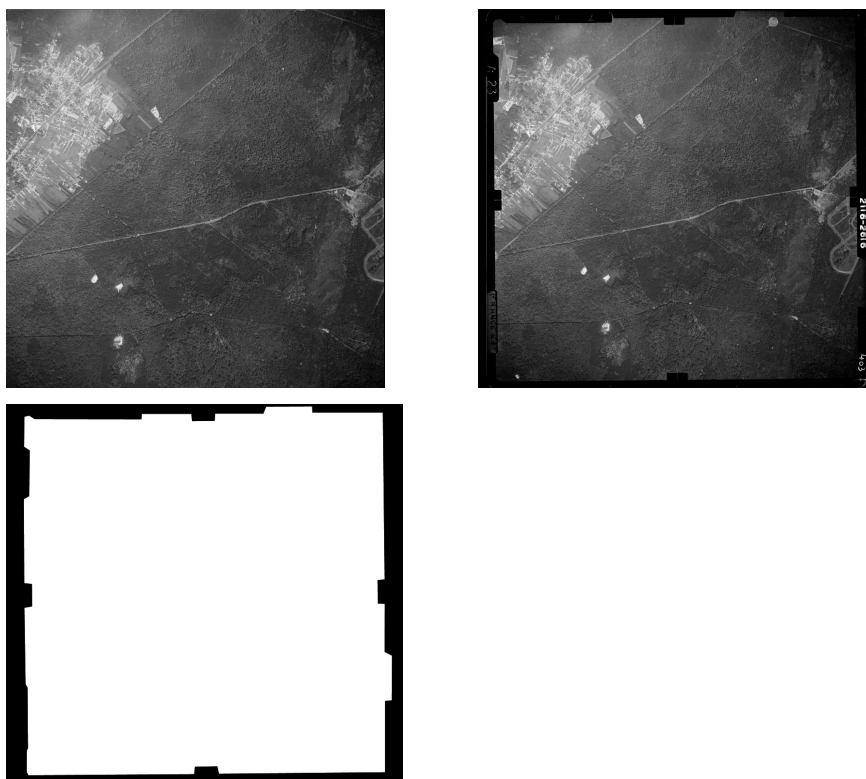


Figure 3 : PVA découpée (à g.) et PVA originelle et son masque de corrélation (à d.)

Les images peuvent ensuite être traitées à l'instar d'images numériques (sans se préoccuper des repères de fond de chambre) ou dans un processus photogrammétrique plus traditionnel par lequel les repères de fond de chambre sont cliqués sur chaque image et l'affinité ainsi calculéeⁱⁱ.

Recherche des points d'intérêt (module Tapioca)

MicMac utilise l'algorithme SIFT pour détecter des points d'intérêts entre les images. Ces points sont ensuite utilisés pour calculer l'orientation relative (OR) des clichés ou encore

dans la compensation des altitudes définitives. Dans le cas d'images de grande dimension il est intéressant de travailler à une résolution plus basse que la résolution originelle.

Orientation interne des clichés (OI)

Quand les images utilisées possèdent toutes les métadonnées Exif requises, il n'est pas nécessaire de renseigner le fichier XML suivant.

En s'aidant du certificat de calibration du capteur, il est possible de compléter le descripteur local qui renseigne la focale, les dimensions du capteur et lui associe une clé qui est utilisée par MicMac dans le processus photogrammétrique. Les unités sont exprimées en millimètres.

```
<Global>
  <ChantierDescripteur >
    <LocCamDataBase>
      <CameraEntry>
        <Name> RMK_TOP_15 </Name>
        <SzCaptMm> 254.00 239.00 </SzCaptMm>
        <ShortName> RMK_TOP_15 </ShortName>
      </CameraEntry>
    </LocCamDataBase>
    <KeyedNamesAssociations>
      <Calcs>
        <Arrite> 1 1 </Arrite>
        <Direct>
          <PatternTransform> .* </PatternTransform>
          <CalcName> RMK_TOP_15 </CalcName>
        </Direct>
      </Calcs>
      <Key> NKS-Assoc-STD-CAM </Key>
    </KeyedNamesAssociations>
    <KeyedNamesAssociations>
      <Calcs>
        <Arrite> 1 1 </Arrite>
        <Direct>
          <PatternTransform> .* </PatternTransform>
          <CalcName> 153.023 </CalcName>
        </Direct>
      </Calcs>
      <Key> NKS-Assoc-STD-POC </Key>
    </KeyedNamesAssociations>
  </ChantierDescripteur>
</Global>
```

Figure 4 : Fichier de description d'une chambre photogrammétrique

Orientation relative des clichés (OR) (module Tapas)

Un fichier de calibration initiale contenant la focale, le point principal et les distorsions, en pixels, est renseigné.

Avec le processus manuel, les unités sont les mm.

Pour plus de cohérence, les chambres photogrammétriques sont considérées stables dans le temps avec des paramètres physiques fixes et des distorsions égales à 0,0 mm. Les paramètres ne sont donc pas recalculés et aucun modèle polynomial de distorsions n'est utilisé.

```

1  <?xml version="1.0" ?>
2  <ExportAPER0>
3    <CalibrationInternConique>
4      <KnownConv>eConvApero_DistM2C</KnownConv>
5      <PP>5649 6374</PP>
6      <F>7229.43</F>
7      <SzIm>11298 12023</SzIm>
8
9      <CalibDistortion>
10     <ModRad>
11       <CDist>5649 6374</CDist>
12       <CoeffDist>0</CoeffDist>
13       <CoeffDist>0</CoeffDist>
14     </ModRad>
15   </CalibDistortion>
16 </CalibrationInternConique>
17 </ExportAPER0>
18

```

Figure 5 : Fichier de calibration d'images numériques (unité : px)

Orientation absolue des clichés (OA)

Comme il s'agit de missions sur lesquelles nous n'avons pas pu effectuer de stéréopréparation car nous traitons les images a posteriori, nous utilisons des points de calage (GCP) connus en coordonnées terrain que nous pouvons identifier sur au minimum deux clichés de chaque année. Il peut s'agir d'intersections de routes, de coins de mur ou de spécificités naturelles. Les coordonnées planimétriques proviennent de la BD Ortho et on estime leur précision à +/- 1m. L'altitude est extraite de la BD Alti au pas de 25 m. Cette altitude est susceptible de varier à chaque changement abrupt de pente, c'est la raison pour laquelle les coordonnées sont exprimées au mètre près.

Pour pouvoir orienter en bloc les images, il faut calculer une similitude spatiale à 7 paramètres (3R, 3T, 1E). D'après les équations de colinéarité, 3 points connus en X, Y, Z sont alors nécessaires et 4 ou plus pour faire une compensation. En photogrammétrie aérienne, 6 points sont utilisés pour l'aérotriangulation. Les points doivent être présents sur chaque année du début à la fin d'une série pour assurer un géoréférencement identique.

Par exemple, les points 10, 12, 14, 22 25 et 28 ont servi pour les 4 années du site de Fontainebleau.

#F=N	X	Y	Z
10	671032.93	6818065.49	80.00
11	672377.81	6817182.38	83.00
12	673615.26	6816003.05	90.00
13	675487.38	6815745.37	138.00
14	676698.35	6814736.70	88.00
15	676699.46	6817062.37	94.00
16	677104.91	6815534.51	86.00
17	676405.54	6819801.83	85.00
18	672394.66	6819571.69	79.00
19	674293.05	6819901.20	84.00
20	670350.51	6812785.38	81.00
21	672240.06	6812896.03	102.00
22	673672.54	6812653.20	131.00
23	676080.73	6811747.78	84.00
24	677302.56	6812495.89	101.00
25	673583.09	6808100.07	129.00
26	674825.63	6807268.79	125.00
27	671188.54	6807933.82	127.00
28	669569.90	6806496.48	125.00
29	674668.80	6809184.19	86.00
30	672583.25	6810471.03	131.00
31	668710.87	6810740.99	78.00
32	675032.62	6814535.16	139.00
100	670798.80	6815538.78	120.31

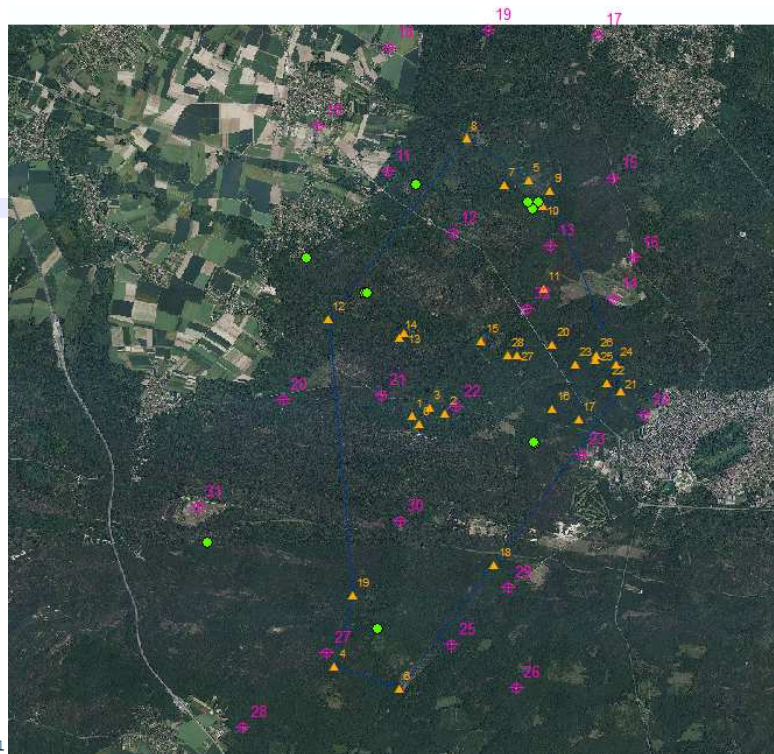


Figure 6 : Situation des points de calage du site de Fontainebleau et coordonnées exprimées en m

Compensation avec les points d'intérêt^v

Les observations peuvent être compensées en ajoutant les points d'intérêt détectés par l'algorithme SIFT. Toutefois, ceux-ci sont beaucoup plus nombreux que les points de calage (plusieurs milliers par couple de photos) et pourraient avoir un poids beaucoup trop grand dans la compensation ; par défaut, MicMac choisit les 100 premiers. Il est possible de spécifier la précision de chaque point de calage indépendamment. Ici, le choix a été fait de spécifier une précision unique (altimétrique et planimétrique) pour tous les points de calage. En leur ajoutant les points d'intérêt, les coordonnées des points de calage sont alors modifiées. Si l'on estime que les points de calage sont suffisamment nombreux, bien répartis et ont une précision plus grande que les points d'intérêt, il n'est alors pas nécessaire d'ajouter les points d'intérêt à la compensation.

Génération des MNS

Un MNS réalisé avec MicMac est un raster qui se présente sous la forme d'une maille régulière, dont chaque cellule possède un attribut d'altitude. Les techniques de corrélation d'images utilisées en photogrammétrie reposent sur la corrélation épipolaire dense (CED). Cette méthode s'appuie sur la stéréoscopie qui tend à reconstituer une scène en 3D à partir de mesures de parallaxe entre des points homologues.

Lorsqu'un objet est pointé sur une image, la recherche de cet objet sur une autre image est restreinte à la projection centrale du rayon sur cette image. Ces projections appelées lignes épipolaires (en vert sur la figure 7) correspondent à l'intersection des plans épipolaires et des images normales. Le triangle $P O' O''$ de la figure 7 est le plan épipolaire. La recherche de l'objet pointé à la position P' sur l'image 1 et restreinte à une ligne sur l'image 2.

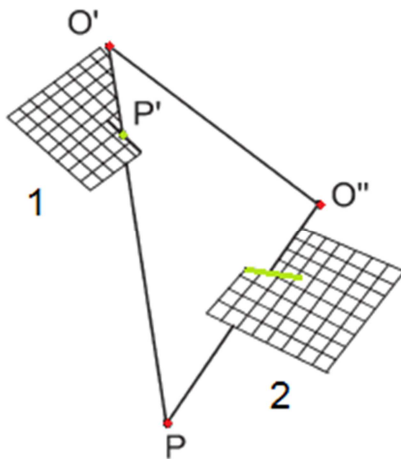


Figure 7 : Géométrie épipolaire d'un couple d'images stéréo

Dans le cadre de cette étude, le pipeline simplifié Tapioca-Tapas-Malt a été utilisé. Par l'intermédiaire de lignes de commandes, la chaîne photogrammétrique est réalisée intégralement et reste largement paramétrable. Cet outil a été préféré à la chaîne Pastic-Apéro-MicMac qui nécessite un paramétrage étape par étape via le renseignement de fichiers XML et dont les effets ne sont pas visibles pour des clichés à la résolution de ceux dont nous disposons sur les séries temporelles anciennes.

Paramètres utilisés

NbVI

Dans le cadre de cette étude, nous disposons de photographies dont le recouvrement longitudinal n'excède pas 60% et le recouvrement latéral 20%. Cela signifie que lors de la mise en correspondance des clichés, une image est visible au maximum sur deux autres images. MicMac fonctionne en multi-vues et cherche donc des points homologues sur tous les clichés qui possèdent une zone de recouvrement commune. Or, un paramètre qu'est le nombre minimum d'images visibles a une valeur par défaut fixée à 3 qui convient davantage pour les prises de vues à fort recouvrement (80%). Pour assurer la corrélation sur toute la zone, ce paramètre est fixé à 2.

SzW

La taille de fenêtre de corrélation joue sur la robustesse du modèle. La fenêtre par défaut mesure 5x5 px ce qui signifie qu'un point d'une image sera homologue si son voisinage de 2

pixels est identique sur les autres images. Le choix d'une grande taille de fenêtre va avoir tendance à lisser le MNS mais diminue le risque d'apparier des points non homologues. Dans le cas des sites de plaines étudiés, la valeur par défaut s'avère un bon compromis.

DefCor et BoxClip

Du fait de la qualité assez variable des PVA anciennes (manque de contraste, rayures...), le coefficient de corrélation croisée qui est un seuil en dessous duquel MicMac cesse la mise en correspondance des clichés a été conservé à 0,2 pour éviter d'obtenir des valeurs d'altitudes aberrantes. La zone de corrélation a été réduite de 5% pour éliminer les effets de bords.

Regul

Un critère indispensable est le facteur de régularisation qui permet de décrire toutes les singularités de la canopée quand on lui fixe une valeur faible (0,005).

Comparaison des différentes méthodes

Afin d'évaluer la robustesse des différentes méthodes évoquées en 2.5., celles-ci ont été comparées sur un jeu de données de l'année 2000 du site de Fontainebleau composé de 3 photos d'hiver. Deux MNS ont été calculés à partir des mêmes orientations et en utilisant un paramétrage de MicMac identique. Le premier est obtenu à partir des images originelles en tenant compte des repères de fond de chambre, le deuxième en découpant les images. Le MNS différence est calculé sur la figure 8. On observe un écart-type de 3,70 m entre les deux MNS. Les différences sont localisées sur deux bandes qui correspondent à la zone où l'appariement a eu lieu sur trois images dans le cas des images originelles et seulement deux images dans le cas des images découpées. On peut donc faire la remarque d'ordre général suivante : les résultats issus de la stéréoscopie multi-vues sont différents de ceux obtenus par stéréoscopie classique.

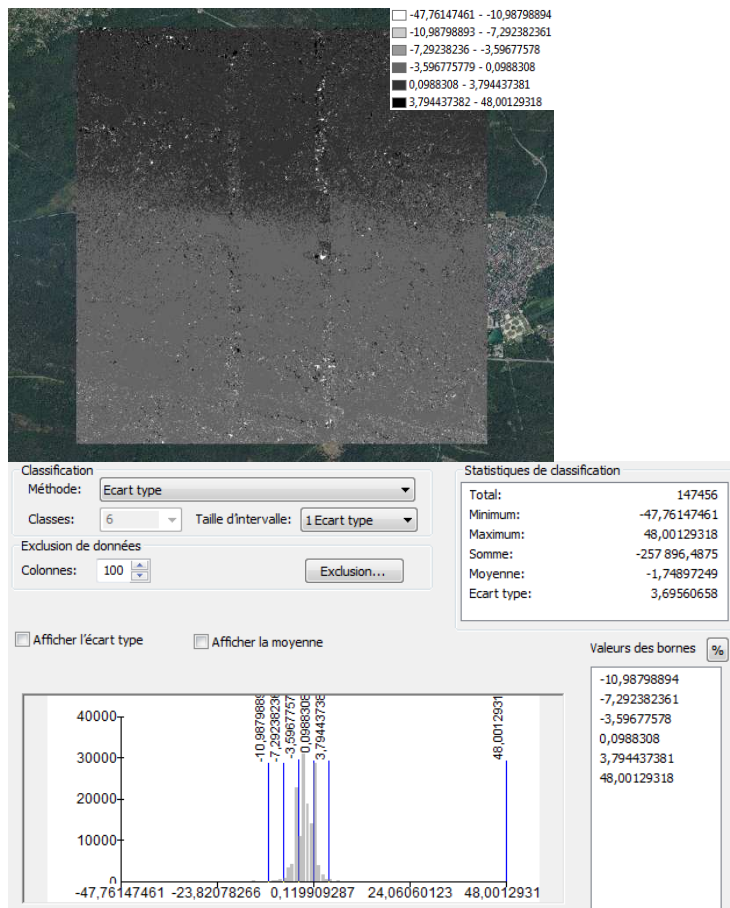


Figure 8 : MNS différence (ana – num), statistiques et localisation des différences

Comparaison avec les MNS réalisés sur LPS

La figure 9 compare deux MNS réalisés sur la même zone d'intérêt à partir de PVA argentiques digitalisées. Le premier MNS a été calculé en 2012 sur le logiciel Erdas LPS 2011 en utilisant les repères de fond de chambre et la stratégie de corrélation implémentée par défaut.

Le second a été créé à partir des mêmes images scannées sur lesquelles on a appliqué un masque de corrélation puis traité comme des images numériques sur le logiciel MicMac.

On observe notamment une meilleure délimitation du couvert forestier et des tronçons de route sur le MNS créé avec MicMac.

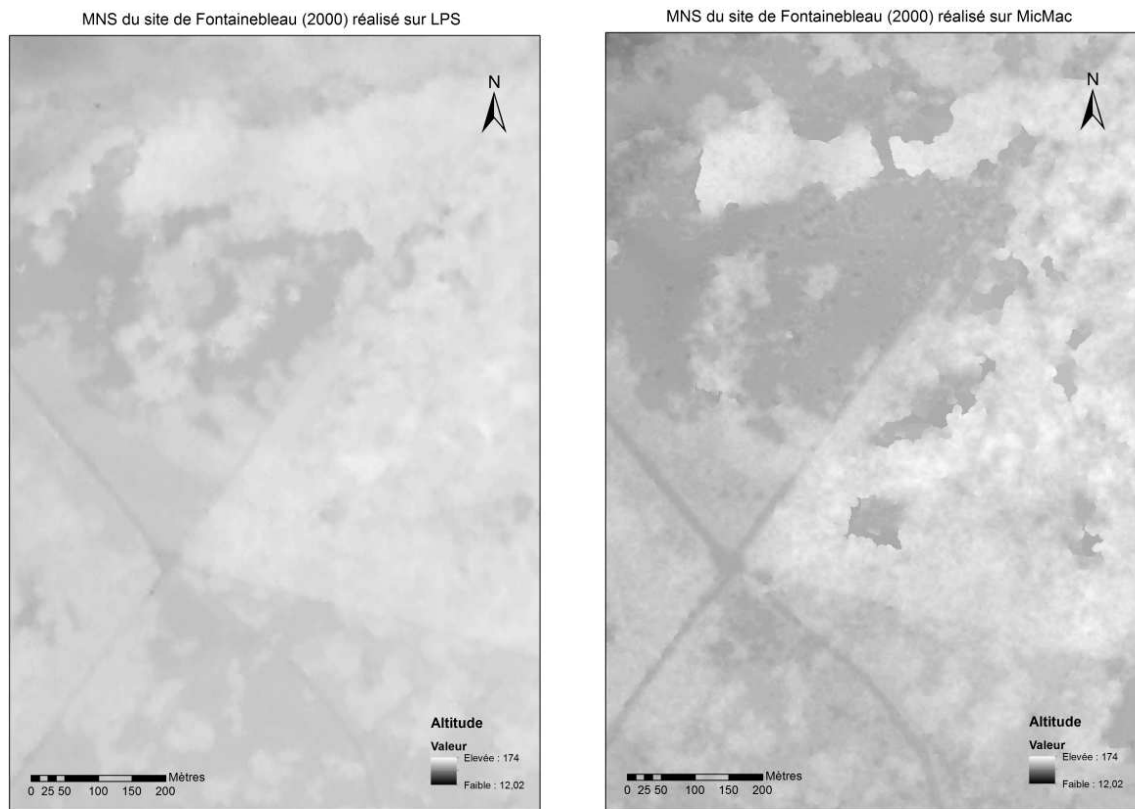


Figure 9 : Comparaison des MNS réalisés sur LPS et MicMac (à d.) à partir de PVA scannées

Post-traitement SIG sur ArcMap

Le fichier raster généré avec le logiciel MicMac porte l'extension *.tif* et un fichier de géoréférencement *.fw* lui est associé. Les étapes 1 à 3 sont à réaliser une fois par site d'étude. Les étapes 4 à 8 sont à réaliser pour toutes les années qui constituent une série temporelle. Les fichiers en sortie serviront au traitement statistique pour la classification des trouées.

- 1) Réaliser une zone tampon de rayon R (R = 250, 500, 1000 m) autour des points GNB ;

Géotraitement → Zone tampon

- 2) Création d'un quadrillage avec des cellules de 44 m*44 m (soit environ 0,2 ha) ;

Outil de gestion des données → Classe d'entités → Créer un quadrillage

- 3) Intersection du quadrillage et des zones tampons de R m ;

Géotraitement → Intersecter

4) Changement de la référence altimétrique

Calculatrice raster → $MNS = OrigineAlti + Raster \times RésolutionAlti$

5) Extraction des valeurs pour chaque MNS à l'intérieur des zones tampons ;

Outils Spatial Analyst → Extraction → Extraction par masque

6) Conversion des zones extraites (raster) vers des points pour chaque année ;

Outils de conversion → À partir d'un raster → Raster vers points

7) Jointure spatiale entre le fichiers de points et la couche créée en 2) pour récupérer les champs ID_buff et ID_cell ;

Table attributaire → Jointure et relation → Joindre → Joindre les données d'une autre couche selon l'emplacement

8) Enregistrement de la table attributaire au format .csv en mettant comme séparateur un point-virgule

FID_	FID_1	ID_POINT	Z	FID_2	ID_CELL	ID_BUFF
	5017	5018	89.730	2779	33900	8
	5018	5019	89.325	2779	33900	8
	3189	3190	92.160	2780	33901	8
	3190	3191	93.375	2780	33901	8
	3191	3192	93.780	2780	33901	8

Tableau 2 : Extrait d'une table attributaire

Traitement statistique sur R

Le traitement sur R a 3 objectifs :

- réaliser des histogrammes d'évolution de couvert par zone tampon
- réaliser des histogrammes d'évolution de couvert par méta-classe de hauteur
- créer une classification de l'évolution du couvert à partir des règles de décision

Les colonnes en jaune du tableau 2 sont importées dans R pour répondre aux différents objectifs. Elles correspondent respectivement à l'identifiant d'un point, son altitude interpolée sur le MNS, la zone tampon et la cellule à laquelle il appartient.

Le script qui permet cette analyse sur des buffers de 25 m autour de chaque point GNB est quasi-opérationnel. Ce n'est pas encore le cas pour l'analyse multi-échelles sur des buffers allant de 250 m à 1000 m, notamment en raison de temps nécessaire à la jointure spatiale dans ArcMap.

i : <http://www.geoportail.gouv.fr>

ii : cf 14.4 Using scanned Analog images

iii : <http://professionnels.ign.fr/bdortho>

iv : <http://professionnels.ign.fr/bdalti>

v : cf 6.2.6.5 Weighting of homogeneous and heterogeneous observations

Annexe 5 : Choix des variables explicatives

Tableau 3. Variables explicatives retenues et écartées, après étude des corrélations.

Variable	Nom	Choix
N.BV.AUTRES.LWL	Densité d'essences autres que chêne, hêtre, charme, en plaine (nb tiges/ha)	Maintenu
Nr.BV.ERA	Densité relative d'érable (en % du nb de tiges/ha)	Maintenu
N.BV.CHE	Densité de chênes (nb tiges/ha)	Maintenu
RSA	Richesse en essences (nombre d'essences par placette)	Maintenu
G.BV	Surface terrière des bois vivants (m ² /ha)	Maintenu
G.TGBV	Surface terrière des très gros bois vivants (diamètre ≥ 67.5 cm) (m ² /ha)	Maintenu
G.GBV	Surface terrière des gros bois vivants (47.5 ≤ d < 67.5 cm) (m ² /ha)	Maintenu
G.MBV	Surface terrière des moyens bois vivants (22.5 ≤ d < 47.5 cm) (m ² /ha)	Maintenu
G.PBV	Surface terrière des petits bois vivants (d < 22.5 cm) (m ² /ha)	Maintenu
G.BV.HET	Surface terrière en hêtre (bois vivant) (m ² /ha)	Maintenu
G.BV.CHE	Surface terrière en chêne (bois vivant) (m ² /ha)	Maintenu
G.BV.CHA	Surface terrière en charme (bois vivant) (m ² /ha)	Maintenu
G.BV.AUTRES.LWL	Surface terrière en essences autres que chêne, hêtre, charme, en plaine (bois vivant, m ² /ha)	Maintenu
G.BV.SAP	Surface terrière en sapin (bois vivant) (m ² /ha)	Maintenu
G.BV.EPC	Surface terrière en épicéa (bois vivant) (m ² /ha)	Maintenu
G.BV.AUTRES.MON	Surface terrière en essences autres que sapin ou épicéa, en montagne (bois vivant, m ² /ha)	Maintenu
N.CHAND.ha	Densité de chandelles (nb tiges/ha)	Maintenu
N.S.ha	Densité de souches/ha	Maintenu
V.CHAND	Volume de chandelles (m ³ /ha)	Maintenu
V.S	Volume de souches (m ³ /ha)	Maintenu
V.BMS	Volume de bois mort au sol (m ³ /ha)	Maintenu (quoique très corrélé à V.BM)
V.TGCHAND	Volume de très grosses chandelles (diamètre ≥ 67.5 cm) (m ³ /ha)	Maintenu
V.GCHAND	Volume de grosses chandelles (47.5 ≤ d < 67.5 cm) (m ³ /ha)	Maintenu
V.PS	Volume de petites souches (d < 22.5 cm) (m ³ /ha)	Maintenu
V.TGBMS	Volume de très gros bois morts au sol (diamètre ≥ 67.5 cm) (m ³ /ha)	Maintenu
V.PBMS	Volume de petits bois morts au sol (d < 22.5 cm) (m ³ /ha)	Maintenu
Dq	Diamètre quadratique moyen	Maintenu
V.CHAND.TD	Volume de chandelles très décomposées (codes : 14, 15, 24, 25, 34, 35, 44, 45, et les bizarres: 54, 55) (m ³ /ha)	Maintenu
V.S.PD	Volume de souches peu décomposées (codes : 11, 12, 13, 21, 22, 23, 31, 32, 33) (m ³ /ha)	Maintenu
V.BMS.TD	Volume de bois morts au sol très décomposés (codes : 14, 15, 24, 25, 34, 35, 44, 45, et les bizarres: 54, 55) (m ³ /ha)	Maintenu
V.BM	Volume total de bois mort (m ³ /ha)	Maintenu (quoique très corrélé à ratio.BM)
ratio.BM	Pourcentage du volume de bois mort par rapport au volume total	Maintenu (quoique très corrélé à V.BM)
P.BM.TD	Présence de bois morts très décomposés (codes : 14, 15, 24, 25, 34, 35, 44, 45, et les bizarres: 54, 55) – 1 ou 0	Maintenu
N.microhabs.BV	Nombre de microhabitats sur bois vivants, par placette	Maintenu
N.microhabs.BMD	Nombre de microhabitats sur bois mort debout (chandelles), par placette	Maintenu
RDW	Richesse en type de bois morts	Maintenu
Alti	Altitude (facteur : plaine LWL ou montagne MON)	Maintenu
IBP	Indice de Biodiversité Potentielle	Maintenu
ALDOUS	Note de relevé d'abrouissement Aldous	Maintenu
DUR.UNM	Durée depuis la dernière exploitation	Maintenu
Management	Gestion (Facteur : géré MAN ou non-géré UNM)	Maintenu
Surf_arbo_100	Surface de forêts dans un rayon de 100 m autour de la placette. (m ²)	Maintenu
Surf_arbo_500	Surface de forêts dans un rayon de 500 m autour de la placette. (m ²)	Maintenu
dist_lis_int	Distance à une lisière interne (m)	Maintenu

Variable	Nom	Choix
dist_lis_ext	Distance à une lisière externe (m)	Maintenu
dist_rout	Distance à la route la plus proche (m)	Maintenu
exposition	Exposition (grades)	Maintenu
DIST_RBI	Distance à la RBI la plus proche (m)	Maintenu
SURF_RBI_500	Surface de peuplements en RBI dans un rayon de 500 m autour de la placette. (m ²)	Maintenu (quoique corrélé à Management)
dist_eau		Maintenu
N.BV.ha	Densité de bois vivants	Supprimé (très corrélé à G.PBV)
N.TGBV.ha	Densité de très gros bois vivants (diamètre ≥ 67.5 cm)	Supprimé (très corrélé à G.TGBV)
N.GBV.ha	Densité de gros bois vivants (47.5 ≤ d < 67.5 cm)	Supprimé (très corrélé à G.GBV)
N.MBV.ha	Densité de moyens bois vivants (22.5 ≤ d < 47.5 cm)	Supprimé (très corrélé à G.MBV)
N.PBV.ha	Densité de petits bois vivants (d < 22.5 cm)	Supprimé (très corrélé à G.PBV)
N.BV.HET	Densité de hêtres (nb tiges/ha)	Supprimé (très corrélé à G.BV.HET)
N.BV.CHA	Densité de charme (nb tiges/ha)	Supprimé (très corrélé à G. BV.CHA)
N.BV.ERA	Densité d'érables (nb tiges/ha)	Supprimé (très corrélé à N.BV.AUTRES.LWL)
N.BV.SAP	Densité de sapins (nb tiges/ha)	Supprimé (très corrélé à G.BV.SAP)
N.BV.EPC	Densité d'épicéas (nb tiges/ha)	Supprimé (très corrélé à G.BV.EPC)
N.BV.AUTRES.MON	Densité d'essences autres que sapin et épicéa en montagne (nb tiges/ha)	Supprimé (très corrélé à G.BV.AUTRES.MON)
V.BV	Volume de bois vivant (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à G.BV)
V.BMD	Volume total de bois mort debout (chandelles et souches) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.CHAND)
V.MCHAND	Volume de moyennes chandelles (22.5 ≤ d < 47.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à N.microhabs.BMD)
V.PCHAND	Volume de petites chandelles (d < 22.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à N.CHAND.ha)
V.TGS	Volume de très grosses souches (diamètre ≥ 67.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.S)
V.GS	Volume de grosses souches (47.5 ≤ d < 67.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.S)
V.MS	Volume de moyennes souches (22.5 ≤ d < 47.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à N.S.ha)
V.GBMS	Volume de gros bois morts au sol (47.5 ≤ d < 67.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.BM)
V.MBMS	Volume de moyens bois morts au sol (22.5 ≤ d < 47.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.BMS)
V.PCBMS	Volume de bois morts au sol précomptables (diamètre ≥ 17.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.BM.S)
V.PCBMD	Volume de bois morts debout (chandelles et souches) précomptables (diamètre ≥ 17.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.CHAND)
V.PCBM	Volume total de bois mort précomptable (diamètre ≥ 17.5 cm) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.BM)
V.CHAND.PD	Volume de chandelles peu décomposées (codes : 11, 12, 13, 21, 22, 23, 31, 32, 33) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.CHAND)
V.S.TD	Volume de souches très décomposées (codes : 14, 15, 24, 25, 34, 35, 44, 45, et les bizarres: 54, 55) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.S)
V.BMS.PD	Volume de bois mort au sol peu décomposé (codes : 14, 15, 24, 25, 34, 35, 44, 45, et les bizarres: 54, 55) (m ³ /ha)	Supprimé (très corrélé à V.BM)

Variable	Nom	Choix
V.T	Volume total sur pied (bois mort et bois vivant)	Supprimé (très corrélé à G.BV)
ratio.BV	Pourcentage du volume de bois vivant par rapport au volume total	Supprimé (très corrélé à ratio.BM)
SURF_RBI_100	Surface de peuplements en RBI dans un rayon de 100 m autour de la placette. (m ²)	Supprimé (très corrélé à Management)
SURF_RBI_1000	Surface de peuplements en RBI dans un rayon de 1000 m autour de la placette. (m ²)	Supprimé (très corrélé à Management)
Surf_arbo _1000	Surface de forêts dans un rayon de 1000 m autour de la placette (m ²)	Supprimé (très corrélé à Surf_arbo _500)

ANNEXE 6 : Caractérisation de la pression d'herbivorie et ses effets potentiels sur la biodiversité dans des forêts gérées et non-gérées

Caractérisation de la pression d’herbivorie et ses effets potentiels sur la biodiversité dans des forêts gérées et non-gérées

Rapport final du volet « grands herbivores » du projet GNB

Anders Mårell, Agnès Rocquencourt, Christophe Baltzinger, Rachel Barrier, Yves Boscardin, Philippe Ballon

UR EFNO, Equipe FONA, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

2014-04-23

Résumé

1. Introduction. L’arrêt de l’exploitation et la création de zones de quiétude dans des espaces naturels protégés (par exemple les réserves biologiques intégrales) pourraient modifier l’habitat pour les grands herbivores et changer leur comportement. Dans un contexte de généralisation des hausses des populations d’ongulés sauvages en France, ces réserves pourraient servir de zones de refuge contre le dérangement humain et indirectement augmenter localement la pression et l’impact sur les écosystèmes forestiers et leur environnement.

2. Objectifs. Nous évaluerons si la disponibilité alimentaire et la répartition spatiale de la pression d’herbivorie des grands herbivores (le Chevreuil, le Cerf élaphe et le Chamois) diffèrent au sein des massifs forestiers entre forêt gérée et non-gérée, et quelles sont leurs potentielles conséquences pour la biodiversité.

3. Méthodes. Nous avons effectué des relevés de végétation (relevés de type Aldous), sur 187 points répartis dans treize massifs forestiers à part égale entre des parties gérées et non-gérées, pour caractériser la disponibilité alimentaire et la pression d’herbivorie.

4. Résultats—disponibilité alimentaire. Nous avons trouvé que la disponibilité alimentaire était sensiblement similaire à l’échelle de la station alimentaire (40m²) entre forêt gérée et non-gérée et qu’elle variait en fonction de la lumière et des conditions environnementales spécifiques aux massifs.

5. Résultats—préférences alimentaires. Nous avons trouvé que l’appétence des espèces variait entre espèces et en fonction de l’appétence des espèces voisines, mais nous n’avons pas pu mettre en évidence de variations au sein du massif entre la forêt gérée et non-gérée. La Ronce était l’espèce la plus recherchée par les animaux. En comparant l’écart entre les espèces les plus appétentes et les espèces les moins appétentes, nous pensons que nous pourrions obtenir un indice global de la pression d’herbivorie à l’échelle du massif qui pourrait être utilisé à des fins de comparaison entre les massifs.

6. Résultats—pression d’herbivorie. Nous avons trouvé que la masse abrutie et le taux d’abrutissement moyen étaient légèrement plus forts en forêt non-gérée qu’en forêt gérée, et nous avons observé moins souvent la note de taux d’abrutissement la plus petite (classe O) et plus souvent la note la plus grande (classe E) en forêt non-gérée. Nous conseillons l’un des deux indices (la masse abrutie ou le taux d’abrutissement moyen) comme une mesure de la pression d’herbivorie à l’échelle du point afin de l’intégrer comme une co-variable dans les analyses sur les effets sur la biodiversité.

7. Résultats—effets sur la biodiversité. Nous avons trouvé une corrélation significative entre le taux d’abrutissement moyen et le recouvrement et la richesse spécifique des herbacées (effet positif) et de la végétation lignifiée (effet négatif). La présence du Cerf, quant à elle, a un impact négatif sur le recouvrement et la richesse spécifique de la végétation lignifiée uniquement. Nous pensons qu’il sera opportun de poursuivre ces analyses en différenciant plus que deux groupes fonctionnels et en élargissant aux bryophytes terricoles.

8. Conclusions. Les résultats montrent une tendance à une pression d’herbivorie par les grands herbivores légèrement plus forte en forêt non-gérée qu’en forêt gérée. Cette différence reste très faible et marginale par rapport aux différences de pression d’herbivorie entre massifs. Cependant, nous avons mis en évidence un lien entre la pression d’herbivorie estimée à l’échelle du point et le recouvrement et la richesse de deux groupes fonctionnels de végétaux (végétation herbacée et lignifiée). Il nous paraît pertinent que ce facteur soit pris en compte à la fois à l’échelle de la placette comme une co-variable dans les analyses pour tester l’effet de l’arrêt d’exploitation et à l’échelle du massif comme facteur environnemental pour étudier un éventuel effet sur les autres taxons étudiés, et par ordre de priorité la flore (vasculaire et bryophytes), l’entomofaune (insectes carabidés) et l’avifaune dans le cadre du projet GNB.

Introduction

La croissance non maîtrisée des effectifs d'ongulés sauvages dans certaines régions en France et notamment dans certains sites à statut de protection, comme les réserves naturelles et les parcs nationaux, interpelle les gestionnaires des espaces naturels sur leurs effets sur la biodiversité. En effet, en forte densité, les ongulés sauvages sont capables de modifier la structure, la composition et la diversité des communautés végétales par le biais de l'herbivorie (HESTER *et al.*, 2006; SKARPE et HESTER, 2008). En Amérique du Nord par exemple, des fortes densités de cerfs à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) ont modifié les successions forestières (WALLER et ALVERSON, 1997; MARTIN et BALZINGER, 2002; HORSLEY *et al.*, 2003; POTVIN *et al.*, 2003; NUTTLE *et al.*, 2013) et les assemblages de communautés végétales du sous-bois (AUGUSTINE et FRELICH, 1998; ROONEY, 2009) à tel point qu'on considère que les écosystèmes ont basculé vers des états alternatifs (STROMAYER et WARREN, 1997; AUGUSTINE *et al.*, 1998; SCHEFFER *et al.*, 2001). Des effets similaires ont été observés dans certaines régions en France (Figure 10). Dans l'est de l'Amérique du Nord, les densités de cerfs atteignent aujourd'hui des niveaux record et la présence en grand nombre des animaux pose de sérieux problèmes de gestion des milieux naturels et semi-naturels dans des zones rurales, péri-urbaines et urbaines (HEWITT, 2011). Ceci met en péril la gestion durable des forêts et les objectifs de conservations dans des réserves naturelles et des parcs nationaux (ROYO *et al.*, 2010; MARTIN *et al.*, 2011).



Figure 10. Illustration des effets sur la végétation du sous-bois. A gauche du chemin, un sous-bois dense qui est composé principalement d'arbustes ligneux et semi-ligneux. A droite du chemin, un enclos de chasse avec des fortes densités d'animaux dans lequel la strate arbustive est quasiment absente et la strate herbacée est dominée par des graminées. La photo a été prise en Sologne avec aucun lien de parenté avec le projet GNB. Photographe : Anders Mårell.

Les ongulés sauvages sont également des éléments structurant par le biais de leurs actions en tant qu'ingénieur de l'écosystème (CÔTÉ *et al.*, 2004; BAISER *et al.*, 2008). En labourant du sol par le piétinement et en cherchant de la nourriture, et en véhiculant quotidiennement et de façon sélective des graines issues du pool d'espèces régional sur des distances supérieures à 100 m, ils peuvent contribuer à la conservation et/ou à la prolifération des espèces indigènes ou exotiques (WILLIAMS et WARD, 2006; BOULANGER *et al.*, 2011; DITOMMASO *et al.*, 2014). Ils sont aussi impliqués dans les flux d'énergie et le cycle des nutriments, essentiellement dus au fait que les ongulés sauvages ne consomment pas la totalité de la plante, excrètent de la matière organique et des nutriments en déféquant et en urinant, consomment de façon sélective la végétation et font mourir des plantes (PASTOR *et al.*, 2006). Le fait que ces animaux utilisent différents habitats et se déplacent de l'un vers l'autre au gré de leurs activités, contribue à transférer de l'énergie et des nutriments d'un habitat vers un autre comme ça a été montré pour une population de Chevreuil dans le sud de la France (ABBAS *et al.*, 2012). Ainsi, les ongulés sauvages modifient le milieu et les micro-habitats pour d'autres organismes de l'écosystème, avec

comme conséquence des modifications en cascades concernant l'abondance et/ou l'assemblage des insectes (SUOMINEN *et al.*, 1999; ALLOMBERT *et al.*, 2005b) et des oiseaux (ALLOMBERT *et al.*, 2005a; GILL et FULLER, 2007; BAISER *et al.*, 2008; MARTIN *et al.*, 2011; CHOLLET et MARTIN, 2013).

La répartition temporelle et spatiale des ongulés sauvages dépend de nombreux facteurs, notamment de la disponibilité alimentaire (WIDMER *et al.*, 2004; HEINZE *et al.*, 2011), du risque de prédation par les grands prédateurs (BERGERUD *et al.*, 1984), du dérangement par les humains (MCLOUGHLIN *et al.*, 2011; SAID *et al.*, 2012; BONNOT *et al.*, 2013; THURFJELL *et al.*, 2013), de l'accès aux points d'eau et à des sources d'oligo-éléments (ANDREW, 1988; LAURIAN *et al.*, 2008), de la fidélité aux sites (VAN BEEST *et al.*, 2010b) et du comportement social (ALVES *et al.*, 2013). Du fait de ces facteurs, la répartition spatiale des animaux et leur pression sur le milieu sont distribuées de façon hétérogène au sein du paysage avec des fluctuations à différentes échelles de temps (journalières, saisonnières, annuelles ou décennales). L'homme peut influencer sur l'utilisation de l'habitat par les animaux par le biais de la gestion en modifiant la disponibilité alimentaire (aménagement des pré-bois, entretiens des bords de route et des prairies, nourrissage artificiel, cultures à gibier,...), le dérangement par les humains (zones de quiétude,...), l'accès aux points d'eau et d'oligo-éléments et la libre circulation des animaux (routes, chemins de fer, clôtures,...).

Par conséquent, les animaux pourraient exercer une pression locale plus forte sur certains milieux en matière de piétinement ou d'herbivorie (VAN BEEST *et al.*, 2010a; MATHISEN *et al.*, 2014). En particulier, les concentrations d'animaux sont particulièrement fortes au niveau des éléments limitant du paysage tels que les points d'eau, les souilles et les zones d'agraine où l'impact sur le milieu peut être particulièrement élevé (Figure 11).



Figure 11. Illustrations des impacts locaux dans des zones de fortes concentrations d'animaux : (A) Piétinements autour d'un point d'eau, (B) souille de sanglier associée aux frottis sur les arbres avoisinants, (C) frottis de cerf dans un peuplement de pin sylvestre au sein d'une zone de brame. Les photos ont été prises en Sologne sans aucun lien de parenté avec le projet GNB. Photographes : Anders Mårell et Christophe Baltzinger.

Pendant la période de chasse et la saison touristique, les animaux changent leurs habitudes en modifiant leur rythme journalier (PODGÓRSKI *et al.*, 2013) et en cherchant à échapper au dérangement dans des zones inaccessibles (JEPPESEN, 1987; HAMANN *et al.*, 1997; TOLON *et al.*, 2009). La création des zones de quiétude en limitant le dérangement par les humains que ce soit pour des activités de chasse ou de récréation peut servir comme des refuges pour les animaux et provoquer de fortes concentrations

locales temporaires, et par conséquent augmenter localement les impacts sur le milieu. Cependant, l'efficacité en tant que refuge de ces réserves, dans lesquelles l'accès par les humains est restreint, dépend de leur taille et de la présence d'une zone tampon quand la périphérie est très exploitée par les chasseurs (TOLON *et al.*, 2012).

La valeur alimentaire d'un milieu dépend de nombreux facteurs dont l'apport en lumière est particulièrement important pour déterminer l'offre alimentaire pour les grands herbivores. Elle détermine, en combinaison avec d'autres conditions environnementales telles que les réserves en eau et en nutriments du sol, l'abondance et la composition de la végétation accessible au gibier (BARBIER *et al.*, 2008). En jouant sur l'intensité des coupes et le mode de traitement (par exemple en futaie régulière ou irrégulière), la sylviculture influe sur l'apport en lumière et modifie la quantité et la qualité de l'offre alimentaire dans l'espace et dans le temps (BALANDIER *et al.*, 2006). En futaie régulière, une ouverture de la canopée se traduit généralement par une hausse de la disponibilité en nourriture. Cette dernière diminue ensuite avec la fermeture subséquente du milieu (GILL *et al.*, 1996; VOSPERNIK et REIMOSER, 2008). Le traitement en futaie irrégulière se distingue par rapport à la futaie régulière par une diversification de la structure. Elle offre en règle générale une alimentation répartie de manière homogène à l'échelle du massif (LAKIÈRE *et al.*, 2001) et relativement constante dans le temps à l'échelle de l'unité de gestion. L'offre alimentaire est ainsi généralement spatialement plus hétérogène à l'échelle paysagère dans des massifs gérés en futaie régulière par rapport aux massifs gérés en futaie irrégulière.

L'arrêt de l'exploitation forestière entraîne dans un premier temps un changement au niveau de la structure du peuplement engendré par une dynamique par trouées (PONTAILLER *et al.*, 1997). Les jeunes trouées offrent une alimentation abondante et diversifiée à cause de l'apport en lumière et elles constituent des stations alimentaires préférentielles des cervidés (KUIJPER *et al.*, 2009). Les forêts non-gérées sont également caractérisées par un plus grand volume de bois mort (VIDOT *et al.*, 2011; BURRASCANO *et al.*, 2013), en particulier de nombreux chablis. La présence de nombreux chablis en forêt constitue des obstacles pour les grands herbivores en cas de fuite devant un éventuel prédateur. En présence de grands prédateurs, les grands herbivores les perçoivent comme des milieux à risque ; la pression d'herbivorie est par conséquent plus faible à ces endroits et la régénération forestière y trouve un refuge (KUIJPER *et al.*, 2013).

Les effets connus de l'herbivorie sur les communautés végétales sont un impact négatif sur le recouvrement de la végétation (ROSSELL JR *et al.*, 2005; CASABON et POTHIER, 2008), la diversité et la richesse spécifique (HORSLEY *et al.*, 2003). Ces effets sont étroitement liés aux préférences alimentaires des herbivores, ainsi qu'à la capacité des espèces à tolérer l'herbivorie (AMMER, 1996; HORSLEY *et al.*, 2003; CASABON et POTHIER, 2008). Ainsi, l'abrutissement va être défavorable au développement d'espèces préférentiellement abruties ou peu tolérantes à l'herbivorie, alors que les espèces évitées ou tolérantes vont être avantagées. En effet, la réduction du recouvrement ou l'élimination de certaines espèces permet l'installation et/ou le développement d'autres espèces, du fait d'une compétition moindre pour les ressources (lumière, eau, nutriments...). Horsley *et al.* (2003) mettent en évidence que l'herbivorie peut modifier l'espèce dominante dans le milieu, ce qui affecte ensuite l'ensemble de la communauté par modification des espèces accompagnatrices. La tolérance à l'herbivorie est étudiée à diverses échelles : espèce, groupes fonctionnels plus ou moins détaillés. En particulier, les espèces lignifiées et herbacées sont susceptibles de présenter des tolérances différentes à l'herbivorie. Les herbacées (notamment graminées et dicotylédones non pérennes) ont en général

une croissance rapide et présentent donc une meilleure capacité de repousse après une perte de biomasse, par comparaison aux espèces lignifiées, à croissance relativement lente (SKARPE et HESTER, 2008). Les préférences alimentaires des cervidés sont quant à elles complexes à étudier, notamment à des échelles multi-massifs. Elles varient notamment selon le cortège floristique et la densité d'animaux sur le massif (MAIZERET *et al.*, 1989). Cependant, il est possible d'identifier des différences de régime alimentaire entre Cerf et Chevreuil (HOFMANN, 1989). Le Chevreuil est un brouteur ; il est plutôt sélectif et se nourrit presque exclusivement de certaines espèces ligneuses et semi-ligneuses. Le Cerf élaphe est un paisseur-brouteur. S'il se nourrit préférentiellement d'herbacées, il va s'adapter à la végétation disponible, en fonction des saisons par exemple ; ainsi, il va pouvoir se nourrir de ligneux ou semi-ligneux en absence d'herbacées. Le Chamois est également paisseur-brouteur comme le Cerf ; il consomme également des graminées et des dicotylédones en grandes quantités (REDJADI *et al.*, 2014).

L'objectif principal de cette étude est d'évaluer l'influence de l'arrêt de l'exploitation forestière et de la création de zones de quiétude sur la disponibilité alimentaire et la répartition spatiale de la pression d'herbivorie des grands herbivores au sein des massifs forestiers du projet GNB « Gestion, Naturalité et Biodiversité : développements méthodologiques et étude de la biodiversité des forêts exploitées et non-exploitées », et leurs potentiels impacts sur la biodiversité. Dans un premier temps, nous testerons si la forêt non-gérée se distingue de la forêt gérée au niveau (i) de la disponibilité alimentaire, (ii) de la préférence alimentaire et (iii) de la pression d'herbivorie. Dans un second temps, nous essayerons d'évaluer l'impact des grands herbivores sur la flore vasculaire afin d'évaluer les potentiels effets en cascades sur d'autres taxons.

Matériel et méthodes

Sites d'études

Les inventaires de gagnage ont été effectués les années 2009, 2011, 2012 et 2013 dans 13 massifs forestiers (Figure 12), dont 9 massifs en plaine et 4 en montagne (Tableau 4). Dans les massifs de plaines, le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) était présent comme la seule espèce d'ongulés herbivores dans 3 massifs (Bois du Parc, Chizé et Verrières) et en présence de Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) dans les 6 autres massifs de plaine. Dans les 4 massifs de montagne, il y avait aussi le Chamois (*Rupicapra rupicapra*) comme troisième espèce d'ongulés herbivores. Les massifs de la Haute Chaîne du Jura et d'Engins seront inventoriés au printemps 2014 car l'enneigement en 2013 a gêné notre intervention sur ces massifs.

Le plan d'échantillonnage était le même que celui du projet général avec des points aléatoires inventoriés à la fois dans des forêts gérées et non-gérées à part égale (cf. Matériel et Méthodes du rapport final du projet GNB).

Tableau 4. Liste des massifs inventoriés.

Massif	Année d'inventaire	Plaine/montagne	Ongulés herbivores
Auberive	2009	Plaine	Chevreuril + Cerf
Ballons-Comtois	2011	Montagne	Chevreuril + Cerf + Chamois
Bois du Parc	2012	Plaine	Chevreuril
Chizé	2011	Plaine	Chevreuril
Citeau	2011	Plaine	Chevreuril + Cerf
Combe Lavaux	2011	Plaine	Chevreuril + Cerf
Fontainebleau	2009	Plaine	Chevreuril + Cerf
Haut Tuileau	2012	Plaine	Chevreuril + Cerf
Lure	2012	Montagne	Chevreuril + Cerf + Chamois
Rambouillet	2013	Plaine	Chevreuril + Cerf
Ventoux	2012	Montagne	Chevreuril + Cerf + Chamois
Ventron	2009	Montagne	Chevreuril + Cerf + Chamois
Verrières	2013	Plaine	Chevreuril

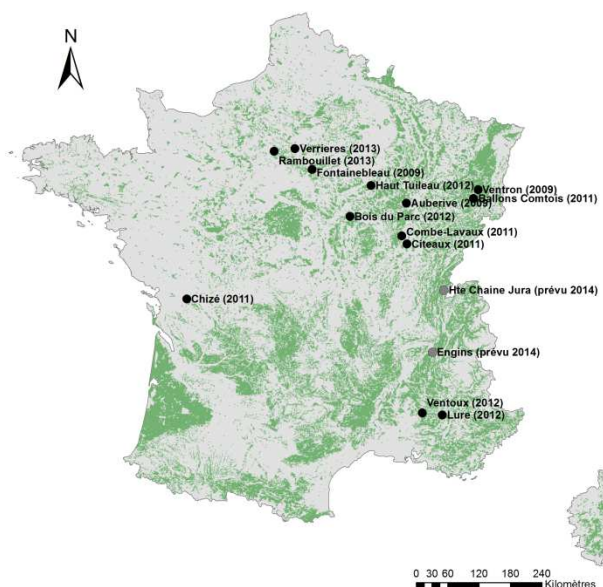


Figure 12. Carte de localisation des massifs inventoriés.

Relevés de végétation – relevés d'Aldous

Les mesures réalisées sur la végétation permettent d'évaluer l'abondance et la composition de la végétation disponible pour les cervidés (Chevreuril et Cerf élaphe) et les bovidés (Chamois), ainsi que son utilisation par ces animaux. Sur les sites d'étude, des relevés de végétation de type Aldous ont été effectués. Nous avons employé la méthode Aldous (ALDOUS, 1944), modifiée par le Cemagref (BALLON *et al.*, 1992).

Sur un point d'échantillonnage, nous avons inventorié trois sous-placettes circulaires de 40 m² de superficie, soit 3.57 m de rayon. Sur ces sous-placettes, nous avons fait un inventaire exhaustif des espèces ligneuses et semi-ligneuses présentes. Puis, pour chaque espèce, nous avons évalué la proportion de surface occupée par chaque espèce (taux de recouvrement, %), ainsi que la proportion

de tiges abroustées par les animaux (taux d'abroustement, %). L'évaluation repose sur l'estimation visuelle des proportions de recouvrement et d'abroustement selon des classes (0-1%, 1-5%, 5-20%, 20-50%, 50-75%, 75-100%).

Les relevés sont réalisés à la fin de l'hiver, avant le débourrement de la végétation lignifiée. Dans le cas des massifs à Chevreuil, l'évaluation s'est faite sur une hauteur de 1,2 mètre, correspondant à la limite accessible par l'animal et en présence de Cerf élaphe l'évaluation s'est faite sur une hauteur de 2,0 mètres (Figure 13).

Au total, nous avons inventorié 187 points d'échantillonnage des 213 placettes GNB, soit 561 sous-placettes (Tableau 5). Du fait de la pose d'une clôture et du gyrobroyage, nous n'avons pas effectué d'estimations de taux d'abroustement sur les 3 sous-placettes d'un point d'échantillonnage à Rambouillet (RMB-967).

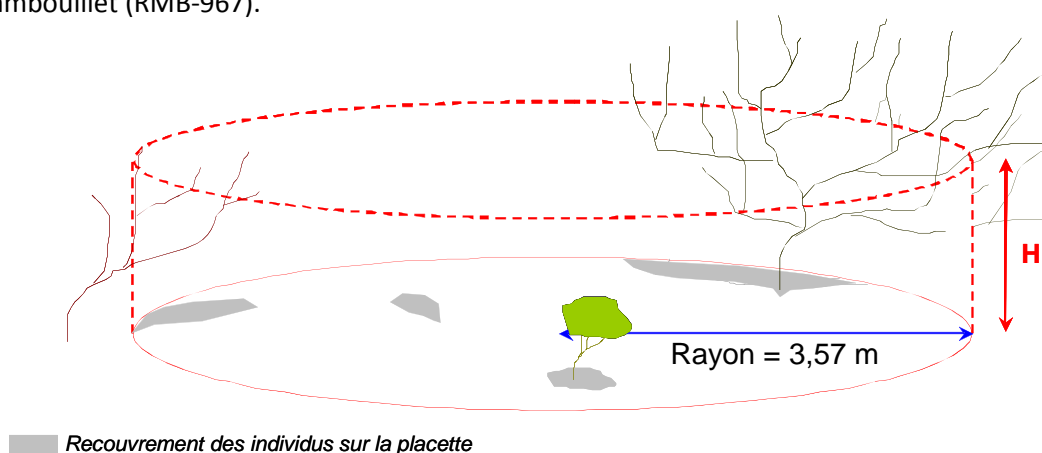


Figure 13. Dispositif d'inventaire de gainage selon le protocole Aldous (ALDOUS, 1944; modifiée par BALLON *et al.*, 1992). Hauteur de l'inventaire, H = 1,2 m si Chevreuil uniquement ; H = 2,0 m en présence de Cerf élaphe.

Tableau 5. Nombre de points d'échantillonnage par massif et le nombre de sous-placettes Aldous inventoriées.

Massif	Nombre points			Nombre sous-placettes		
	total	géré	non géré	total	géré	non géré
Auberive	24	12	12	72	36	36
Ballons-Comtois	16	8	8	48	24	24
Bois du Parc	10	5	5	30	15	15
Chizé	24	12	12	72	36	36
Cîteau	12	6	6	36	18	18
Combe Lavaux	8	4	4	24	12	12
Fontainebleau	29	16	13	87	48	39
Haut Tuileau	14	7	7	42	21	21
Lure	8	4	4	24	12	12
Rambouillet	16	8	8	48	24	24
Ventoux	10	5	5	30	15	15
Ventron	8	4	4	24	12	12
Verrières	8	4	4	24	12	12

Disponibilité alimentaire

Pour comparer la disponibilité alimentaire entre la forêt gérée et non-gérée, nous avons effectué des tests à la fois à l'échelle de la communauté et à l'échelle de l'espèce.

A l'échelle de la communauté, nous avons calculé la somme des recouvrements, REC_j (%), de chaque espèce présente sur la sous-placette selon la formule suivante :

$$REC_j = \sum_{i=1}^n rec_{ij}$$

L'indice i fait référence à une espèce végétale (variant de 1 à n), l'indice j se rapporte à la sous-placette considérée et rec_{ij} correspond à la médiane de la classe de recouvrement (par exemple pour la classe 1-5%, la médiane vaut 3%). REC_j est un indice global de la disponibilité alimentaire. Pour les analyses, nous avons retenu une valeur moyenne, REC_k , calculée à l'échelle de la placette, en moyennant la somme des recouvrements (REC_j) des trois sous-placettes.

A l'échelle de l'espèce, nous avons comparé le recouvrement des espèces entre la forêt gérée et non-gérée. Nous avons utilisé le recouvrement de l'espèce à l'échelle du point qui correspond à la moyenne des trois sous-placettes du recouvrement de l'espèce.

Comme co-variables dans nos modèles, nous avons utilisé la surface terrière, les couverts de la canopée et du sous-étage comme des indices de la fermeture/ouverture du peuplement.

Préférences alimentaires

Nous avons utilisé l'indice de sélectivité de Jacobs (1974), S_{ij} , pour évaluer les préférences alimentaires. Il est basé d'une part sur le recouvrement relatif, $rec.r_{ij}$, de l'espèce et de sa consommation relative, $con.r_{ij}$, de façon suivante :

$$S_{ij} = \frac{con.r_{ij} - rec.r_{ij}}{con.r_{ij} + rec.r_{ij} - 2 \times (con.r_{ij} \times rec.r_{ij})}$$

Le recouvrement relatif, $rec.r_{ij}$, de l'espèce i fait référence à la proportion entre le recouvrement, rec_{ij} , de l'espèce i et la somme des recouvrements, REC_j , de toutes les espèces présentes sur la placette j . La consommation relative, $con.r_{ij}$, de l'espèce i fait référence au produit du taux de recouvrement, rec_{ij} , de l'espèce i par son taux d'abrutissement, abr_{ij} , divisé par la somme des produits taux de recouvrement par taux d'abrutissement de chacune des espèces présentes sur la placette.

S_{ij} varie de -1 à +1, une valeur négative indique une consommation plus faible que sa disponibilité et une valeur positive indique une consommation plus forte. La valeur de zéro indique une consommation égale à sa disponibilité. Nous avons calculé la moyenne et son intervalle de confiance à 95% de S_{ij} pour chaque espèce en se basant sur l'ensemble du jeu de données. Nous avons ensuite trié les espèces en fonction de leur appétence et nous leur avons attribué un rang croissant d'appétence. Les espèces ont été classées en trois groupes : (i) espèces préférées avec $S_i > 0$ et la limite inférieure de l'intervalle de confiance supérieure à zéro, (ii) espèces évitées avec $S_i < 0$ et la

limite supérieure de l'intervalle de confiance inférieure à zéro, et (iii) espèces indifférentes avec l'intervalle de confiance qui englobe la valeur zéro.

Comme co-variables dans nos modèles, nous avons utilisé la somme des recouvrements, **REC_j** (%), et un indice de l'appétence générale de la communauté de la placette **j**, calculé comme la moyenne des rangs d'appétence des espèces présentes sur la placette.

Pression d'herbivorie

Nous avons choisi d'utiliser deux indices de la pression d'herbivorie. Le premier reflète la quantité de nourriture consommée par les animaux, la masse abrutie, et le deuxième indice reflète la consommation pondérée par la disponibilité alimentaire.

La consommation totale, la masse abrutie, sur la sous-placette **j** est la somme des produits du taux de recouvrement, **rec_{ij}**, par le taux d'abrutissement, **abr_{ij}**, pour chaque espèce, **i**. Un facteur 100 intervient afin d'exprimer la consommation totale en pourcentage. On obtient ainsi une estimation de la surface de la placette qui a été abrutie (en % de la surface totale) :

$$CON_{.j} = \frac{1}{100} \sum_{i=1}^n rec_{ij} \times abr_{ij}$$

Le taux d'abrutissement moyen de la sous-placette **j** est la somme des produits du taux de recouvrement, **rec_{ij}**, par le taux d'abrutissement, **abr_{ij}**, pour chaque espèce, **i**, divisé par la somme des recouvrements, **REC_j** (%), de chaque espèce présente sur la sous-placette :

$$ABR_{.j} = \frac{\sum_{i=1}^n rec_{ij} \times abr_{ij}}{REC_{.j}}$$

Pour les analyses, nous avons retenu des valeurs moyennes, **CON_k** et **ABR_k**, calculées à l'échelle de la placette, en moyennant la masse abrutie (**CON_k**) ou le taux d'abrutissement moyen (**ABR_j**) des trois sous-placettes.

Comme co-variables dans nos modèles, nous avons utilisé les couverts de la canopée et du sous-étage comme des indices de la fermeture/ouverture du peuplement.

Effet de l'herbivorie sur la biodiversité

Nous avons étudié les effets de l'herbivorie sur le recouvrement et la richesse spécifique de la flore vasculaire, ventilée en deux groupes fonctionnels : végétation herbacée et végétation lignifiée. Ces variables sont calculées à partir des relevés de végétation effectués et chronométrés (35 minutes à deux botanistes) sur une surface circulaire (1 018 m²) autour du point central (placette **k**) avec une estimation de l'abondance-dominance selon la méthode de Braun-Blanquet des espèces inférieures à 2 m de hauteur. Les relevés ont été réalisés en milieu de saison de végétation à savoir, idéalement juin pour les massifs de plaine et juillet pour les massifs de montagne.

Le recouvrement du groupe fonctionnel h , $REC_{h,k}$ (%), correspond à la somme des recouvrements de chaque espèce i du groupe h présente sur la placette k , selon la formule suivante :

$$REC_{h,k} = \sum_{i=1}^n rec_{hik}$$

Le recouvrement rec_{ij} correspond à la médiane de la classe de recouvrement.

La richesse spécifique du groupe fonctionnel h , $RS_{h,k}$, correspond au nombre d'espèces i du groupe h présentes sur la placette k , selon la formule suivante :

$$RS_{h,k} = \sum_{i=1}^n 1_{hik}$$

L'indice de pression d'herbivorie retenu pour cette partie est le taux d'abrouissement moyen (ABR_k). Ce dernier a été calculé à l'échelle de la placette, en moyennant les taux d'abrouissement (ABR_j) des trois sous-placettes. Comme co-variables dans nos modèles, nous avons utilisé la modalité de gestion (forêt gérée vs. non-gérée) et la présence du Cerf (oui vs. non). Les effets attendus étant différents selon le groupe fonctionnel, le modèle complet présente pour chacune des variables explicatives précédentes une interaction avec la variable groupe fonctionnel (herbacées vs. lignifiées).

Analyses statistiques

Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes, GLMM, pour tester l'effet de l'arrêt de l'exploitation sur la disponibilité alimentaire, les préférences alimentaires, la pression d'herbivorie et les effets sur la flore vasculaire. Nous avons paramétré ces modèles en utilisant soit une loi de distribution gaussienne, soit une loi binomiale ou de poisson. Afin de prendre en compte l'emboîtement du plan d'échantillonnage, nous avons précisé comme effet aléatoire le massif. L'effet aléatoire placette a également été ajouté dans les modèles sur la richesse spécifique utilisant la loi de distribution de poisson ; ceci permet une prise en compte de la sur-dispersion, fréquente pour ce type de modèle (MILLAR, 2009). Toutes les données issues des sous-placettes ont été moyennées à l'échelle du point. Comme variables explicatives, nous avons systématiquement ajouté la modalité de gestion (gérée vs. non-gérée) dans nos modèles. Nous avons également testé l'effet du relief (plaine vs. montage) pour la plupart des variables à expliquer et différentes co-variables en fonction des variables à expliquer (voir ci-dessus sous chaque thème). Nous avons choisi d'utiliser la procédure de sélection pas à pas en commençant par le modèle le plus complexe pour sélectionner le meilleur modèle.

Les analyses statistiques ont été effectuées avec la version 2.13.1 du logiciel R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011). Les bibliothèques suivantes ont été utilisées pour les graphiques et les GLMM : lattice (SARKAR, 2008); nlme (PINHEIRO *et al.*, 2011) pour les GLMM_{normal} ; lme4 (BATES *et al.*, 2011) pour GLMM_{poisson} et GLMM_{binomial}.

Résultats

Sur l'ensemble des treize massifs et des 187 points d'échantillonnage (561 sous-placettes), nous avons inventorié un total de 63 espèces ligneuses ou semi-ligneuses (ou groupes d'espèces), dont 58 espèces dans les parties gérées et 56 espèces dans les parties non-gérées (Annexe 1). A l'échelle du massif (diversité gamma), nous avons trouvé en moyenne $19,6 \pm 6,8$ espèces (moyenne \pm écart-type ; min=9 ; max=30) par massif, les massifs les plus riches étant Auberive (30 espèces, n=24), Chizé (28 espèces, n=24) et Bois du Parc (26 espèces, n=10) en plaine et les moins riches Ventron (9 espèces, n=8), Lure (10 espèces, n=8) et Ventoux (11 espèces, n=10) en montagne. La richesse gamma était en moyenne $16,5 \pm 6,1$ espèces (min=8 ; max=26) dans la partie gérée et $15,7 \pm 6,5$ espèces (min=6 ; max=27) dans la partie non-gérée (Figure 14).

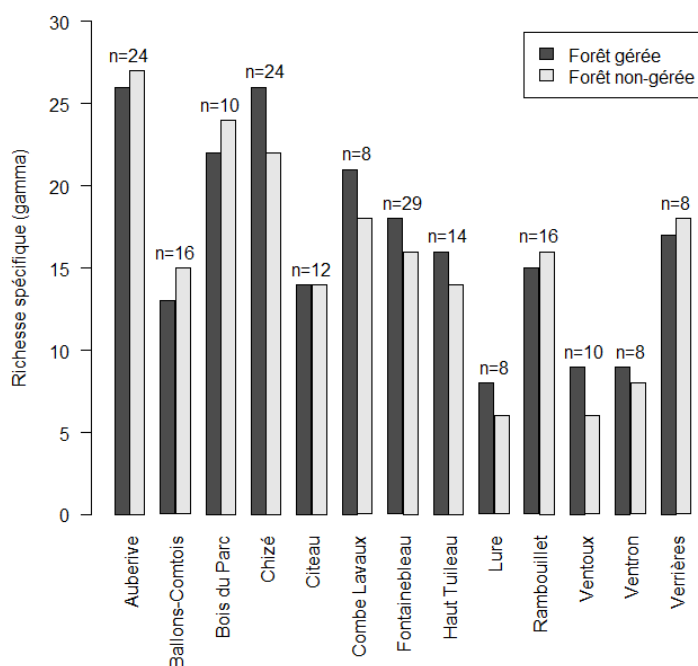


Figure 14. Richesse spécifique à l'échelle du massif (richesse gamma). Détail le n correspond à la somme des points en gérés et non gérés, équilibrés généralement sauf pour Fontainebleau 16 et 13).

La richesse alpha à l'échelle du point était en moyenne $9,4 \pm 4,4$ espèces en forêt gérée et $9,1 \pm 4,3$ espèces en forêt non-gérée. La richesse alpha à l'échelle de la sous-placette était en moyenne $6,6 \pm 3,3$ espèces en forêt gérée et $6,4 \pm 3,3$ espèces en forêt non-gérée (Figure 15).

Quelle que soit l'échelle (gamma ou alpha), la **richesse spécifique** en espèces ligneuses et semi-ligneuses étaient **similaire entre forêt gérée et non-gérée** (GLMM_{poisson} gamma_{massif} : $\chi^2=0,24$; p=0,62 ; GLMM_{poisson} alpha_{point} : $\chi^2=0,52$; p=0,47 ; GLMM_{normal} alpha_{sous-placette} : L.ratio=0,66 ; p=0,42), mais les massifs de plaine étaient en moyenne 9,9 espèces plus riches que les massifs de montagne à l'échelle gamma (Tableau 6).

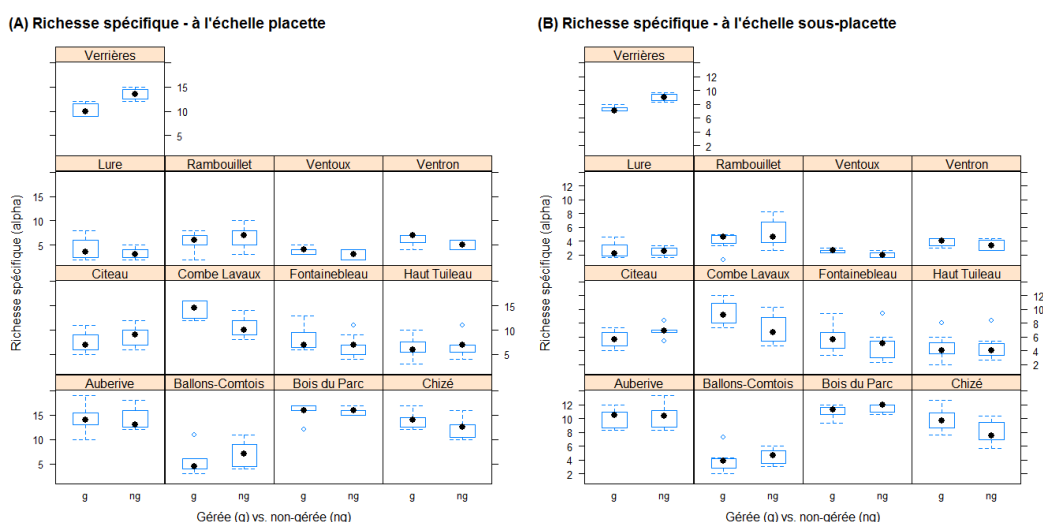


Figure 15. Richesse spécifique (richesse alpha) à l'échelle du point d'échantillonnage placette (A) et de la sous-placette (B) en fonction du massif et de la modalité de gestion (forêts gérées versus non-gérées). L'espèce la plus commune était le Hêtre (*Fagus sylvatica*) qui était présent sur l'ensemble des 13 massifs. D'autres espèces communes étaient la Ronce (*Rubus sect. fruticosi*) présente sur 11 massifs, le Lierre (*Hedera helix*) et le Charme (*Carpinus betulus*) présents sur 9 massifs et les chênes (*Quercus* groupe *petraea/robur*) présents sur 8 massifs. En montagne, les espèces les plus communes étaient le Hêtre et le Sapin pectiné (*Abies alba*) qui étaient présents dans les 4 massifs de montagne, et dans une moindre mesure la Ronce et l'Érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*) présents sur 2 massifs de montagne.

Tableau 6. Résumé de la modélisation par GLMM de la richesse spécifique aux échelles gamma (massif) et alpha (point ou sous-placette), en fonction du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng) et le relief (plaine vs. montagne, MON). L'intercepte correspond à la forêt gérée en massifs de plaine. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,001$.**

		Estimations des paramètres				Statistiques	
		Intercepte	ng	MON	ng × MON	logLik	AIC
γ_{massif} (GLMM _{poisson})	Nul	2,72	-	-	-	-17,9	39,8
	Complet	2,96	-0,035	-0,69 ***	-0,073	-10,8	31,5
	Meilleur	2,94	-	-0,73 ***	-	-10,9	27,8
α_{point} (GLMM _{poisson})	Nul	2,08	-	-	-	-75,9	155,7
	Complet	2,33	-0,040	-0,80 ***	0,040	-70,2	150,4
	Meilleur	2,31	-	-0,78 ***	-	-70,5	147,0
$\alpha_{\text{sous-placette}}$ (GLMM _{normal})	Nul	6,18	-	-	-	-369,8	745,6
	Complet	7,61	-0,24	-4,42 **	0,24	-364,9	741,8
	Meilleur	7,49	-	-4,30 **	-	-365,3	738,6

Disponibilité alimentaire

L'espèce la plus couvrante était le Buis (*Buxus sempervirens*) avec un recouvrement de $46,3 \pm 28,3\%$ (moyenne \pm écart type), mais cette espèce était surtout très dominante dans le massif de Combe Lavaux et ce buisson était présent seulement sur un autre massif (le Ventoux). Parmi les autres espèces nous avons noté des taux de recouvrement élevés pour : la Callune (*Calluna vulgaris*) ($15,7 \pm 27,6\%$) ; le Fragon (*Ruscus aculeatus*) ($10,6 \pm 16,8\%$) ; le Lierre ($10,2 \pm 14,8\%$) ; le Sapin pectiné ($10,0 \pm 14,0\%$) ; le Hêtre ($10,0 \pm 14,1\%$) ; le Houx (*Ilex aquifolium*) ($8,6 \pm 16,2\%$) ; le Troène commun (*Ligustrum vulgare*) ($8,0 \pm 12,2\%$) ; le Genêt à balais (*Cytisus scoparius*) ($7,5 \pm 11,7\%$) ; la Myrtille

(*Vaccinium myrtillus*) (7,3±11,0%) ; la Ronce (6,5±11,4%). Les espèces les plus abondantes variaient fortement en fonction du massif (Annexe 1).

Parmi les 64 espèces, seulement 30 espèces étaient suffisamment présentes (présentes sur au minimum 3 points dans chacune des parties gérée et non-gérée) pour une analyse comparative du recouvrement entre la forêt gérée et non-gérée (12 espèces uniquement présentes sur un massif et 18 espèces présentes sur au moins deux massifs). Parmi ces 30 espèces, le recouvrement était supérieur dans la forêt non-gérée par rapport à la forêt gérée pour le Fragon (*Ruscus aculeatus*) (Tableau 7). Le mode de gestion n'avait pas d'influence sur les autres espèces (Tableau 7). Parmi les co-variables testées, la fermeture de la canopée est la variable qui explique le mieux le recouvrement des espèces étudiées.

Tableau 7. Résumé de la modélisation par GLMM_{normal} du recouvrement (transformation logarithmique) des espèces en fonction du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng) et de la structure du peuplement : surface terrière (G) et densité de tiges (N) ; fermeture de la canopée (CAN) et sous-étage (SS-ET). L'intercepte correspond à la forêt gérée. Les statistiques pour les espèces suivantes ne sont pas affichées car aucun modèle n'était meilleur que le modèle nul : *Abies alba*, *Acer monspessulanum*, *Acer pseudoplatanus*, *Castanea sativa*, *Cornus mas/sanguinea*, *Corylus avellana*, *Crataegus* sp., *Euonymus europaeus*, *Hedera helix*, *Ilex aquifolium*, *Lonicera periclymenum*, *Populus tremula*, *Prunus spinosa*, *Quercus* sp., *Ribes alpinum*, *Ribes rubrum*, *Rosa* sp., *Sorbus* sp., *Vaccinium myrtillus*, *Viburnum lantana*. *p<0,05 ; **p<0,01 ; *p<0,001.**

	Estimations des paramètres					Statistiques		Estimations des paramètres					Statistiques	
	Inter.	ng	G	N	G × N	logLik	AIC	Inter.	ng	CAN	SS-ET	CAN × SS-ET	logLik	AIC
<i>Acer campestre</i>														
Nul	-0,31	-	-	-	-	-44,6	95,1	-0,31	-	-	-	-	-44,6	95,1
Complet	0,62	-0,062	-0,051	-0,0010	0,000050	-42,7	99,3	0,51	-0,068	-0,012	-0,0062	-0,00010	-36,9	87,8
Meilleur	-0,31	-	-	-	-	-44,6	95,1	0,13	-	-0,013*	-	-	-39,3	86,5
<i>Carpinus betulus</i>														
Nul	0,46	-	-	-	-	-162,7	331,3	0,46	-	-	-	-	-162,7	331,3
Complet	0,20	-0,0034	0,0073	0,00057	-0,000018	-162,5	338,9	0,84	-0,040	-0,015	0,0053	0,000047	-159,4	332,8
Meilleur	0,46	-	-	-	-	-162,7	331,3	1,03	-	-0,013*	-	-	-70,5	147,0
<i>Fagus sylvatica</i>														
Nul	1,46	-	-	-	-	-208,9	423,9	1,46	-	-	-	-	-208,9	423,9
Complet	1,57	0,12	0,017	-0,00049	-0,000020	-203,6	421,1	1,85	0,045	0,0016	-0,012	-0,000066	-204,3	422,7
Meilleur	1,99	-	-	-0,00091*	-	-204,3	416,6	1,94	-	-0,14**	-	-	-204,4	416,9
<i>Fraxinus excelsior</i>														
Nul	0,34	-	-	-	-	-35,7	77,3	0,34	-	-	-	-	-35,7	77,3
Complet	2,66	-0,034	-0,012	-0,0030	0,00016	-31,8	77,6	2,83	-0,066	-0,044	-0,090	0,0015	-29,1	72,1
Meilleur	0,34	-	-	-	-	-35,7	77,3	1,56	-	-0,023*	-	-	-32,8	73,6
<i>Ligustrum vulgare</i>														
Nul	1,33	-	-	-	-	-89,7	185,3	1,33	-	-	-	-	-89,7	185,3
Complet	3,07	-0,31	-0,018	-0,0035	0,00010	-84,6	183,2	2,99	-0,48	-0,024	-0,021	0,00025	-85,2	184,5
Meilleur	2,18	-	-	-0,00093*	-	-86,9	181,9	2,36	-	-0,022*	-	-	-87,2	182,5
<i>Lonicera xylosteum</i>														
Nul	0,07	-	-	-	-	-26,7	59,4	0,07	-	-	-	-	-26,7	59,4
Complet	-0,040	0,062	0,078	-0,0030	0,000063	-22,0	58,0	-0,99	-0,11	0,035*	0,0087	-0,00039	-21,8	57,7
Meilleur	0,07	-	-	-	-	-26,7	59,4	-0,64	-	0,021**	-	-	-22,7	53,4
<i>Quercus groupe petraea/robur</i>														
Nul	0,13	-	-	-	-	-129,7	265,3	0,13	-	-	-	-	-129,7	265,3
Complet	1,41	-0,31	-0,047	-0,0020	0,000077	-124,3	262,5	1,63	-0,23	-0,019*	-0,027	0,00029	-121,5	257,0
Meilleur	0,92	-	-0,035*	-	-	-126,7	261,4	1,20	-	-0,017**	-0,010	-	-123,2	256,4
<i>Rubus sect. Fruticosi</i>														
Nul	0,73	-	-	-	-	-218,1	442,1	0,73	-	-	-	-	-218,1	442,1
Complet	1,95	-0,13	-0,034	-0,0016	0,000037	-211,8	437,6	1,84	-0,25	-0,015	-0,028	0,00040	-214,1	442,2
Meilleur	1,25	-	-	-0,00099**	-	-214,0	435,9	0,73	-	-	-	-	-218,1	442,1
<i>Ruscus aculeatus</i>														
Nul	0,90	-	-	-	-	-75,8	157,7	0,90	-	-	-	-	-75,8	157,7
Complet	-0,065	0,85	0,0055	0,0029	-0,00011	-71,3	156,5	0,26	1,06	-0,013	0,0088	0,00018	-72,2	158,4
Meilleur	0,32	1,07*	-	-	-	-73,2	154,4	0,32	1,07*	-	-	-	-73,2	154,4
<i>Sorbus terminalis</i>														
Nul	-0,50	-	-	-	-	-27,5	61,0	-0,50	-	-	-	-	-27,5	61,0
Complet	-1,03	0,028	0,042	-0,00013	-0,000012	-25,0	63,9	-0,97	0,046	0,017	0,0023	-0,00021	-23,6	61,3
Meilleur	-0,50	-	-	-	-	-27,5	61,0	-0,89	-	0,012*	-	-	-24,7	57,3

A l'échelle de la station alimentaire (40m²) et au niveau de la communauté, la disponibilité alimentaire, *REC_k*, était similaire entre la forêt gérée et non-gérée et variait en fonction de la disponibilité en lumière et des conditions environnementales spécifiques au massif (Figure 16 et Figure 17). La disponibilité alimentaire était corrélée négativement avec la surface terrière (GLMM_{normal} : F=-3,50 ; p=0,0006) et la fermeture de la canopée (GLMM_{normal} : F=3,98 ; p=0,0001).

Cette relation négative n'était pas observée (ou très faiblement) en montagne dans la forêt non-gérée (Figure 17) ; l'interaction entre la modalité de gestion (gérée vs. non-gérée) et le relief (plaine vs. montagne) était significatif pour la modélisation par GLMM avec la fermeture de la canopée comme co-variable (Tableau 8).

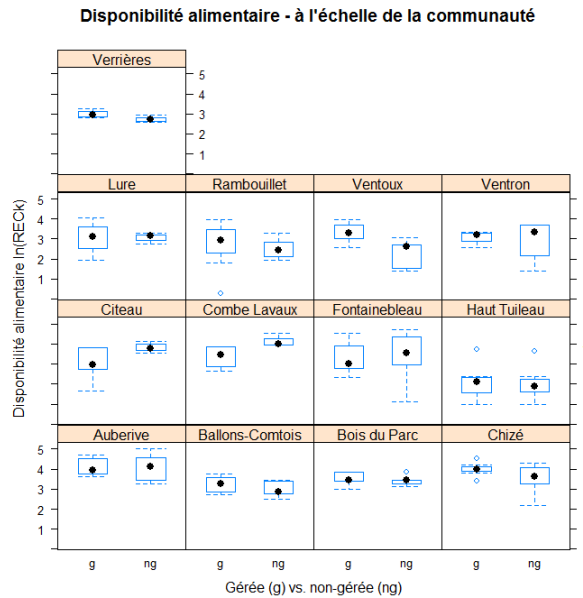


Figure 16. La disponibilité alimentaire, REC_k , estimée à l'échelle de la communauté dans la forêt gérée et non-gérée par massif.

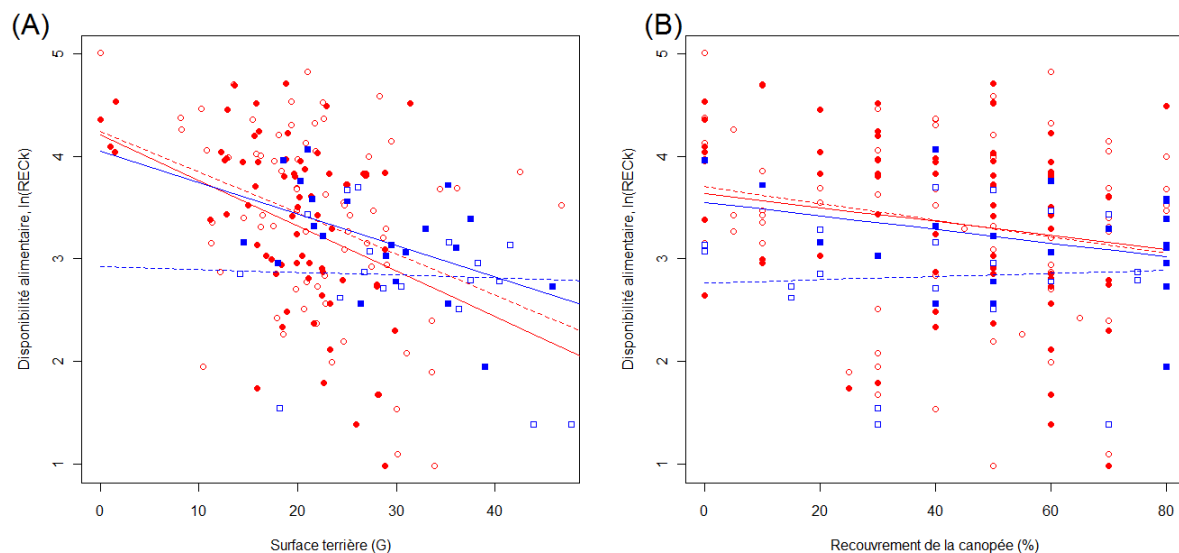


Figure 17. La disponibilité alimentaire, REC_k , en fonction (A) de la surface terrière, G , du bois vivant et (B) du degré de fermeture de la canopée. Forêt gérée = symbole/ligne plein(e) ; Forêt non-gérée = symbole ouvert et ligne en tiret ; Massifs en plaine = cercle/ligne rouge ; Massifs en montagne = carré/ligne bleu.

Tableau 8. Résumé de la modélisation par $GLMM_{normal}$ de la disponibilité alimentaire, REC_k (avec transformation logarithmique), en fonction du mode de gestion (géré, g , vs. non-géré, ng), le relief (plaine vs. montagne, MON) et de la structure du peuplement : surface terrière (G) et densité de tiges (N) ;

fermeture de la canopée (CAN) et sous-étage (SS-ET). L'intercepte correspond à la forêt gérée en massif de plaine. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

	Paramètres des modèles				Paramètres des modèles		
	Nul	Complet	Meilleur		Nul	Complet	Meilleur
Intercepte	3,19	3,78	3,70	Intercepte	3,19	3,98	3,98
ng	-	0,095	0,087	Non-G	-	0,039	0,039
MON	-	0,070	0,083	MON	-	-0,054	-0,054
ng × MON	-	-0,34	-0,32	Non-G × MON	-	-0,57*	-0,57*
G	-	-0,023*	-0,022**	CAN	-	-0,0095*	-0,0095**
N	-	-0,00024	-	SS-ET	-	-0,0085	-0,0086*
G × N	-	-0,000007	-	CAN × SS-ET	-	-0,00001	-
logLik	-201,4	-194,2	-194,4	logLik	-201,4	-188,6	-188,6
AIC	408,7	406,4	402,8	AIC	408,7	395,2	393,2

Préférences alimentaires

L'appétence des espèces variait entre espèces et en fonction de l'appétence des espèces voisines, mais pas au sein du massif entre la forêt gérée et non-gérée (Figure 18 et Tableau 9). La ronce, la myrtille, les Rosiers (*Rosa* sp.), le Troène commun (*Ligustrum vulgare*) et les Cornouiller mâle et sanguin (*Cornus mas* et *C. sanguinea*) étaient des espèces préférées (Figure 18). Le Charme (*Carpinus betulus*), le Merisier (*Prunus avium*), les Aubépines (*Crataegus* sp.), le Viorne lantane (*Viburnum lantana*), l'Érable champêtre (*Acer campestre*), le Petit-houx (*Ruscus aculeatus*), les Tilleuls (*Tilia* sp.), le Houx (*Ilex aquifolium*), le Noisetier (*Corylus avellana*), l'Alisier torminal (*Sorbus torminalis*), le Frêne élevé (*Fraxinus excelsior*), les Alisier et Sorbier (*Sorbus* sp.), le Bouleau verruqueux (*Betula pendula*), les Ormes (*Ulmus* sp.), les Chênes (*Quercus* sp.), le Chèvrefeuille à balais (*Lonicera xylosteum*), l'Érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le Lierre grimpant (*Hedera helix*), le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), le Hêtre (*Fagus sylvatica*), les Daphnés (*Daphne* sp.), la Callune (*Calluna vulgaris*) et l'Érable de Montpellier (*Acer monspessulanum*) étaient des espèces évitées (Figure 18).

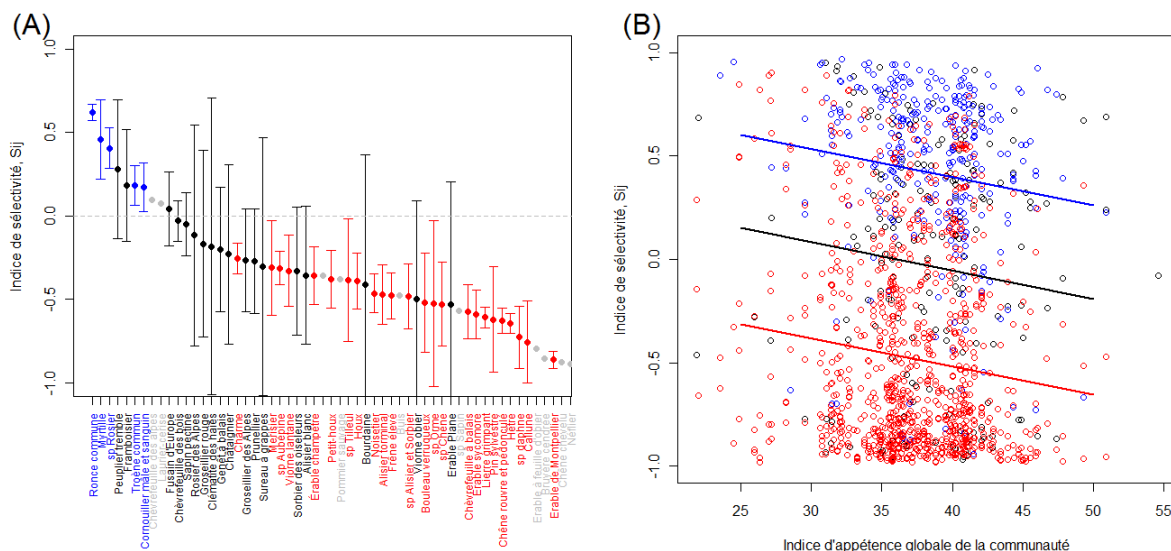


Figure 18. (A) L'indice de sélectivité, S_{ij} , (JACOBS, 1974) des espèces (moyenne \pm intervalle de confiance). (B) L'indice de sélectivité en fonction de l'appétence globale de la communauté à l'échelle de la placette. Espèces préférées = bleu, évitées = rouge et indifférentes = noir.

Tableau 9. Résumé de la modélisation par GLMM_{normal} de l'indice de sélectivité, S_{ij} , (JACOBS, 1974) en fonction du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng), de la disponibilité alimentaire, REC_j, de

L'appétence de l'espèce et de l'appétence globale de la communauté végétale locale. L'intercepte correspond à la forêt gérée. *p<0,05 ; **p<0,01 ; *p<0,001.**

	Paramètres des modèles		
	Nul	Complet	Meilleur
Intercepte	-0,24	0,13	0,030
ng	-	0,0037	-
Espèce favorisée	-	0,89**	0,91***
Espèce indifférente	-	0,054	0,46***
REC _j	-	0,00016	-
Appétence globale	-	-0,017***	-0,014***
Espèce favorisée × ng	-	-0,031	-
Espèce indifférente × ng	-	0,13	-
Espèce favorisée × REC _j	-	-0,0012	-
Espèce indifférente × REC _j	-	-0,0026	-
Espèce favorisée × Appétence globale	-	0,0024	-
Espèce indifférente × Appétence globale	-	0,011	-
logLik	-1404,5	-1051,0	-1056,6
AIC	2819,0	2134,1	2129,2

Pression d'herbivorie

La classe représentant le taux d'abrouissement le plus petit, la classe O ($\leq 1\%$), était la classe la plus utilisée avec en moyenne une notation sur deux (47.9%) par sous-placette (Tableau 7). Les notes les moins utilisées étaient les classes les plus élevées : D ($50\% < x \leq 75\%$) et E ($> 75\%$) (Tableau 7). En moyenne, la note la plus petite (classe O) était utilisée légèrement plus souvent (GLMM_{binomial} : $Z = -2.38$; $p = 0,017$) dans la forêt gérée (50,2%) que dans la forêt non-gérée (45,5%) (Tableau 7). Au contraire, la note la plus grande (classe E) était utilisée légèrement plus souvent (GLMM_{binomial} : $Z = 2.79$; $p = 0,0052$) dans la forêt non-gérée (5,3%) par rapport à la forêt gérée (3,5%) (Tableau 7). Pour les autres classes du taux d'abrouissement, il n'y avait pas de différence entre la forêt gérée et non-gérée (Tableau 7).

La variabilité de la masse abroutie était largement plus forte entre massifs forestiers qu'entre placettes au sein du même massif forestier (88,3% vs. 11,7%). La masse abroutie était la plus forte au sein des massifs d'Auberive et de Fontainebleau, et la moins forte dans les massifs du Ventoux, du Haut Tuileau, du Citeau, du Combe Lavaux, Lure et du Bois du Parc (Tableau 11). La masse abroutie était positivement corrélée à la disponibilité alimentaire et légèrement supérieure en forêt non-gérée qu'en forêt gérée (Figure 19 et Tableau 12).

Tableau 10. Résumé de la modélisation par GLMM_{binomial} de la proportion des notes du taux d'abroustissement (O, A, B, C, D et E) en fonction de la disponibilité alimentaire, REC_k, du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng).et du relief (plaine vs. montagne, MON). L'intercepte correspond à la forêt gérée en massif de plaine. *p<0,05 ; **p<0,01 ; *p<0,001.**

	Estimations des paramètres					Statistiques	
	Intercepte	ng	MON	ng × MON	Log (REC _k)	logLik	AIC
Note O - [0;1%]							
Nul	-0.085	-	-	-	-	-375.3	758.6
Complet	0.39	-0.16	0.17	-0.28	-0.12	-370.3	754.7
Meilleur	0.0081	-0.19*	-	-	-	372.5	753.1
Note A - [1;5%]							
Nul	-2.05	-	-	-	-	-288.9	585.7
Complet	-2.68	0.030	-0.14	0.17	0.19*	-286.2	586.5
Meilleur	-2.67	-	-	-	0.19*	-286.5	581.
Note B - [5;20%]							
Nul	-1.64	-	-	-	-	-320.5	649.1
Complet	-1.37	-0.012	-0.59*	-0.27	-0.043	-314.5	642.9
Meilleur	-1.52	-	-0.71***	-	-	-314.9	637.9
Note C - [20;50%]							
Nul	-2.03	-	-	-	-	-319.0	646.1
Complet	-1.81	0.059	-0.64	0.53	-0.052	-316.5	647.0
Meilleur	-2.03	-	-	-	-	-319.0	646.1
Note D - [50;75%]							
Nul	-2.92	-	-	-	-	-252.1	512.1
Complet	-3.68	0.21	0.57	0.24	0.15	-248.0	510.0
Meilleur	-3.05	-	0.62*	-	-	-249.9	507.7
Note E - [75;100%]							
Nul	-3.10	-	-	-	-	-237.7	483.3
Complet	-3.60	0.51**	1.20*	-0.29	-0.0056	-231.6	477.3
Meilleur	-3.32	0.44**	-	-	-	-233.8	475.6

Tableau 11. Les moyennes de la masse abroustie, CON_k, et du taux d'abroustissement moyen, ABR_k, au sein des massifs et entre la partie gérée (g) et non-gérée (ng) des massifs. Le rang du massif est indiqué entre parenthèse.

	Masse abroustie, CON _k			Taux d'abroustissement moyen, ABR _k		
	Global	G	ng	Global	G	ng
Auberive	6.2 (2)	5.2	7.2	9.4 (10)	8.4	10.3
Ballons-Comtois	3.4 (7)	3.1	3.7	14.3 (7)	12.4	16.2
Bois du Parc	2.8 (8)	2.3	3.3	8.6 (11)	6.2	10.9
Chizé	4.7 (3)	3.7	5.7	9.6 (9)	6.3	13.0
Citeau	2.5 (10)	1.6	3.4	7.8 (12)	7.6	7.9
Combe Lavaux	2.5 (10)	3.4	1.7	6.4 (13)	9.5	3.2
Fontainebleau	6.5 (1)	6.9	5.9	14.9 (6)	16.6	12.8
Haut Tuileau	2.1 (12)	2.0	2.1	17.8 (3)	16.4	19.1
Lure	2.7 (9)	3.8	1.6	9.7 (8)	10.5	9.0
Rambouillet	3.6 (5)	5.3	2.0	17.9 (2)	19.6	16.5
Ventoux	2.0 (13)	0.8	3.1	17.1 (5)	4.5	29.8
Ventron	4.0 (4)	5.0	3.1	18.1 (1)	22.0	14.2
Verrières	3.6 (5)	4.5	2.6	17.5 (4)	18.3	16.6

Tableau 12. Résumé de la modélisation par GLMM_{normal} de la masse abroutie, CON_k, (transformation logarithmique) en fonction de la disponibilité alimentaire, REC_k, (transformation logarithmique) du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng) et du relief (plaine vs. montagne, MON). L'intercepte correspond à la forêt gérée en massif de plaine. *p<0,05 ; **p<0,01 ; *p<0,001.**

	Estimations des paramètres					Statistiques	
	Intercepte	ng	MON	ng × MON	Log (REC _k)	logLik	AIC
Nul	0,83	-	-	-	-	-286,0	577,9
Complet	-2,62	0,15	-0,30	0,37	1,06***	-224,7	463,5
Meilleur	-2,67	0,23*	-	-	1,06***	-365,3	738,6

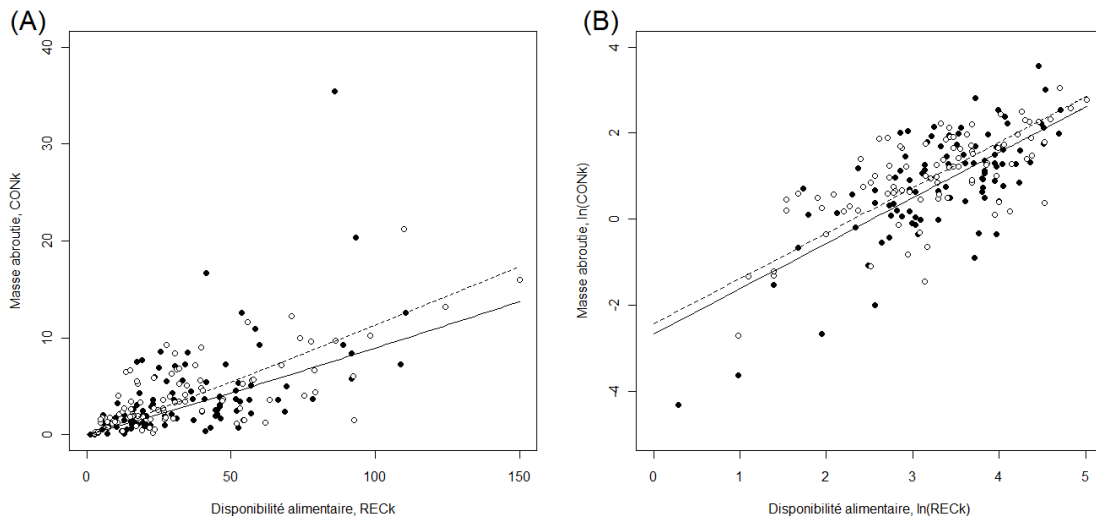


Figure 19. La masse abroutie, CON_k, en fonction de la disponibilité alimentaire, REC_k. Forêt gérée = symbole/ligne plein(e) ; Forêt non-gérée = symbole ouvert et ligne en tiret.

Le taux d'abrouissement moyen, **ABR_k**, était largement plus fort entre massifs forestiers qu'entre placettes au sein du même massif forestier (87,1% vs. 12,9%). Le taux d'abrouissement moyen était le plus fort au sein des massifs de Ventron, Rambouillet, Haut Tuileau, Verrières et Ventoux, et le moins fort dans les massifs de Combe Lavaux, Citeau, Bois du Parc, Auberive, Chizé et Lure (Tableau 11). Le taux d'abrouissement moyen, **ABR_k**, était corrélé à la fermeture de la canopée et du sous-étage (Figure 20 et Tableau 13). Il était en moyenne légèrement plus fort en forêt non-gérée qu'en forêt gérée (Figure 20 et Tableau 13). Il faut noter le cas du massif du Ventoux avec un abrouissement moyen 6 à 7 fois plus fort en forêt non-gérée que gérée.

Tableau 13. Résumé de la modélisation par GLMM_{normal} du taux d'abrouissement moyen, ABR_k, (transformation logarithmique) en fonction de la fermeture de la canopée (%) et du sous-étage (clair, moyen et dense), du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng) et du relief (plaine vs. montagne, MON). L'intercepte correspond à la forêt gérée en massif de plaine. *p<0,05 ; **p<0,01 ; *p<0,001. Les valeurs de la fermeture de la canopée et du sous-étage ont été centrées autour de la moyenne.**

	Estimations des paramètres							Statistiques	
	Inter.	ng	MON	ng × MON	CAN	SS-ET	CAN × SS-ET	logLik	AIC
Nul	2,26	-	-	-	-	-	-	-222,5	450,9
Complet	2,26	0,16	-0,20	0,27	0,0011	-0,0026	0,00021	-216,8	451,5
Meilleur	2,21	0,22*	-	-	0,00081	-0,0026	0,00023*	-217,3	448,6

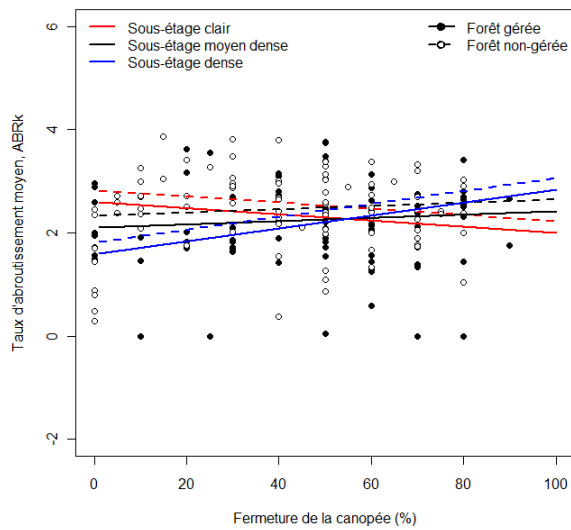


Figure 20. Le taux d'abrouissement moyen, ABR_k , en fonction de la fermeture de la canopée (%) et du sous-étage (clair, moyen et dense). Forêt gérée = symbole/ligne plein(e) ; Forêt non-gérée = symbole ouvert et ligne en tiret.

Effet de l'herbivorie sur la biodiversité

Le taux d'abrouissement moyen montre une corrélation significative avec le recouvrement (Tableau 14) et la richesse spécifique (Tableau 15) des groupes fonctionnels définis. La corrélation est positive pour les herbacées et négative pour la végétation lignifiée (Figure 21 et Figure 22). La modalité de gestion n'est pas retenue dans le modèle définitif, que ce soit pour expliquer le recouvrement ou la richesse des groupes fonctionnels. La présence du Cerf a un effet significatif négatif sur le recouvrement et la richesse spécifique de la végétation lignifiée (Tableau 14, Tableau 15 et Figure 23).

Tableau 14. Résumé de la modélisation par $GLMM_{normal}$ du recouvrement de la végétation par groupe fonctionnel, $REC_{h,k}$, (transformation logarithmique) en fonction du taux d'abrouissement moyen, ABR_k , (transformation logarithmique), du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng), la présence du Cerf (Cerf) et végétation herbacée vs. végétation lignifiée (Lig). L'intercepte correspond aux herbacées en forêt gérée dans les massifs sans Cerf. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

	Estimations des paramètres							Statistiques		
	Inter.	ABR_k	Lig	$ABR_k \times Lig$	ng	$ng \times Lig$	Cerf	Cerf \times Lig	logLik	AIC
Nul	3,22	-	-	-	-	-	-	-	-409,2	824,3
Complet	2,61	0,36 ***	1,68 ***	-0,47 ***	-0,03	-0,24	-0,37	-0,40 *	-391,8	803,5
Meilleur	2,61	0,35 ***	1,61 ***	-0,49 ***	-	-	-0,38	-0,40 *	-392,3	800,6

Tableau 15. Résumé de la modélisation par $GLMM_{poisson}$ de la richesse spécifique par groupe fonctionnel, $RS_{h,k}$, en fonction du taux d'abrouissement moyen, ABR_k , (transformation logarithmique), du mode de gestion (géré, g, vs. non-géré, ng), la présence du Cerf (Cerf) et végétation herbacée vs. végétation lignifiée (Lig). L'intercepte correspond aux herbacées en forêt gérée dans les massifs sans Cerf. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

	Estimations des paramètres							Statistiques		
	Inter.	ABR_k	Lig	$ABR_k \times Lig$	ng	$ng \times Lig$	Cerf	Cerf \times Lig	logLik	AIC
Nul	2,67	-	-	-	-	-	-	-	-414,2	834,4
Complet	2,44	0,20 ***	0,47 ***	-0,21 ***	0,04	-0,07	-0,14	-0,33 ***	-318,3	656,6
Meilleur	2,45	0,21 ***	0,45 ***	-0,22 ***	-	-	-0,14	-0,33 ***	-319,3	654,5

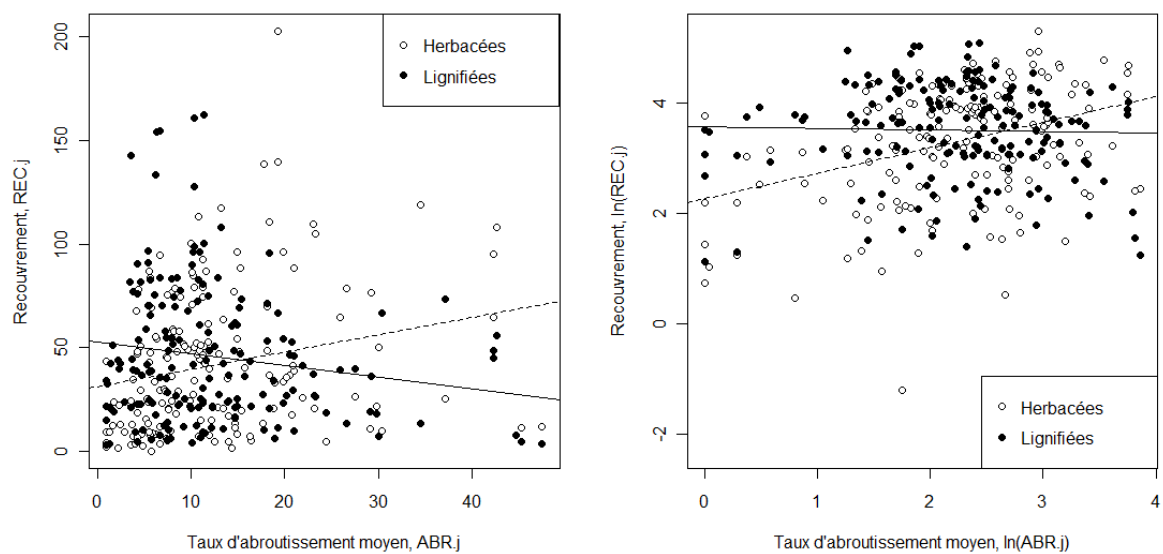


Figure 21. Le recouvrement, $REC_{h,k}$, en fonction du taux d'abrouissement moyen, ABR_k et du groupe fonctionnel. Herbacées = symbole ouvert et ligne en tiret ; lignifiées = symbole/ligne plein(e). A gauche, les données sont transformées en logarithme.

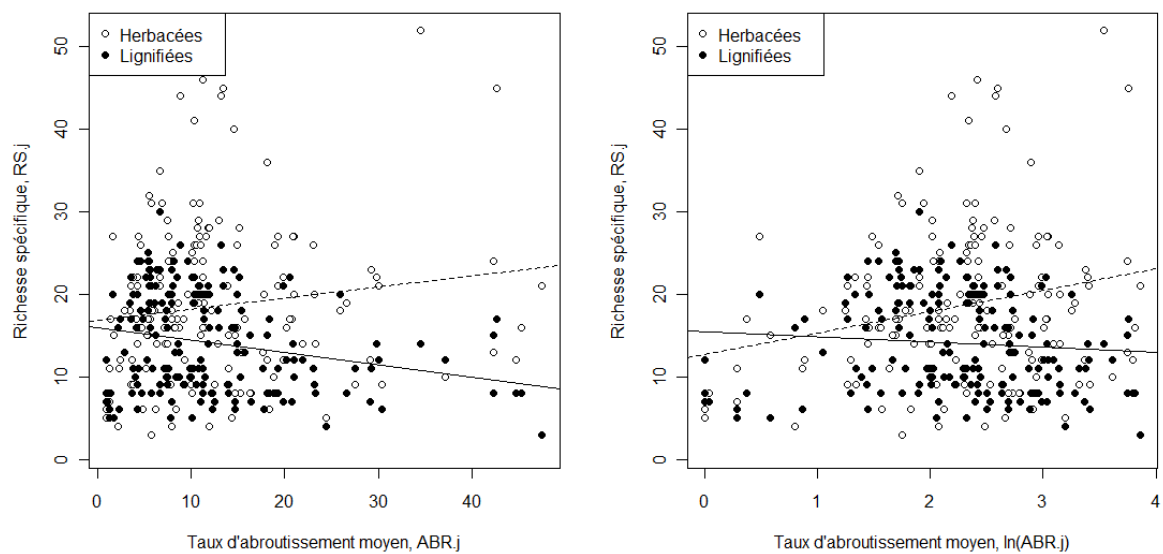


Figure 22. La richesse spécifique, $RS_{h,k}$, en fonction du taux d'abrouissement moyen, ABR_k à droite et de $\ln(ABR.j)$ à gauche et du groupe fonctionnel. Herbacées = symbole ouvert et ligne en tiret ; lignifiées = symbole/ligne plein(e).

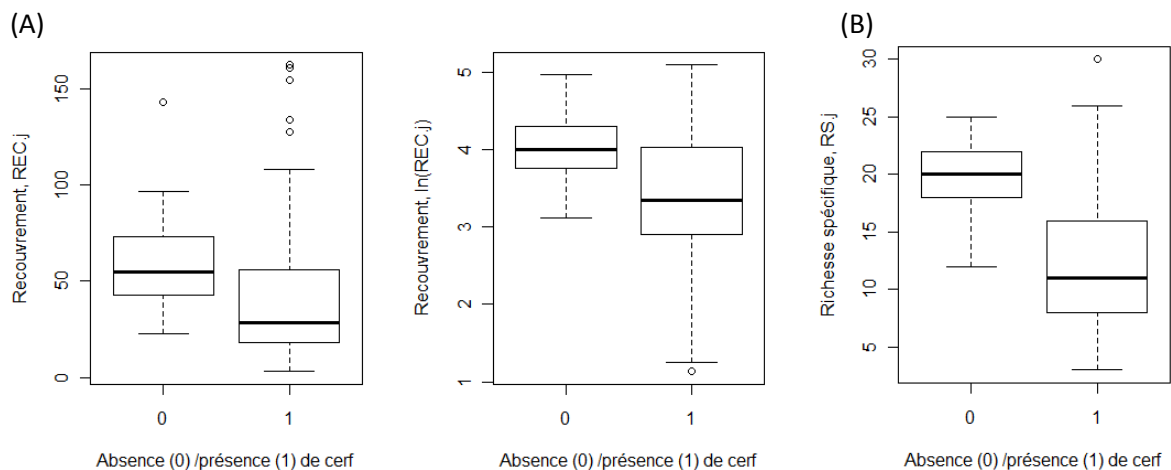


Figure 23. (A) Le recouvrement, $REC_{h,k}$, et (B) la richesse spécifique, $RS_{h,k}$, en fonction de la présence (1) ou non (0) du Cerf, pour le groupe fonctionnel des lignifiées.

Discussion

Nous n'avons pas pu mettre en évidence de différence significative de l'**offre alimentaire** à l'échelle du patch alimentaire (40 m^2) entre forêt gérée et non-gérée. Ceci est probablement lié à une très grande hétérogénéité des conditions d'éclaircissement à l'échelle de nos points de mesures avec des placettes très lumineuses et d'autres très sombres à la fois dans les forêts gérées et dans les forêts non-gérées. Nous restons prudents car il s'agit d'analyses préliminaires et il est possible que la disponibilité alimentaire soit répartie spatialement différemment entre forêt gérée et non-gérée, et au sein des forêts gérées entre les traitements en futaie régulière et irrégulière et/ou entre massifs de plaine et de montagne. Cela reste cependant à tester avec des analyses complémentaires et éventuellement à des échelles supérieures à celle du patch alimentaire. Nous avons aussi pu constater que, localement à l'échelle du massif forestier, l'offre alimentaire peut être sensiblement différente entre la partie gérée et celle non-gérée, mais plutôt du fait de facteurs spécifiques au massif autres que l'arrêt de l'exploitation (conditions stationnelles, historique du site...). De façon générale, nous pensons que l'offre alimentaire est sensiblement similaire entre forêt gérée et non-gérée. Il est également très probable que les éventuelles différences que nous n'avons pas pu observer ne soient pas suffisamment fortes pour pouvoir influencer sur une sélection différentielle d'habitat basée sur la disponibilité alimentaire entre forêt gérée et non-gérée.

Contrairement aux résultats sur l'offre alimentaire, nous avons montré que la **pression d'herbivorie** était légèrement supérieure en forêt non-gérée qu'en la forêt gérée, et cela quels que soient les différents indices testés. Cette différence est probablement due au fait que les parties non-chassées peuvent jouer un rôle de refuge pour les animaux qui y trouvent de la tranquillité par rapport aux dérangements liés aux activités humaines (exploitation forestière, randonnée, chasse, cueillettes...). Cet effet reste néanmoins très faible et nous ne pensons pas que cette légère différence puisse avoir des conséquences significatives pour les autres taxons étudiés et ainsi expliquer les différences observées entre forêt gérée et non-gérée. Suite aux observations de terrain, nous pensons que l'effet potentiel de refuge est très dépendant des conditions locales spécifiques à chaque massif. Notamment la taille de la ou des zones en réserve et leur arrangement spatial par rapport aux parties

gérées, l'accès à ces dernières par différents types de chemins (GR, routes carrossables, pistes forestières, ...) et l'éloignement (temporel et physique) associé, le type (intensité, fréquence, amplitude) de dérangement et l'ancienneté de mise en réserve de la zone concernée sont probablement des facteurs majeurs à considérer dans les critères de sélection de l'habitat par les ongulés sauvages. Nous constatons aussi que la taille moyenne des réserves étudiées était relativement faible et qu'il est vraisemblable qu'un potentiel effet refuge aurait pu être plus marqué dans des réserves plus grandes entourées d'une zone tampon.

Si la différence de pression d'herbivorie restait faible entre forêt gérée et non-gérée, elle n'était pas uniformément répartie, et nous avons ainsi observé de grandes disparités entre points d'échantillonnage au sein d'un même massif. Toutefois la variabilité observée était nettement plus forte entre les différents massifs qu'en leur sein. Etant données les différences de niveaux entre massifs, la pression d'herbivorie devrait être considérée comme un des facteurs environnementaux à l'échelle du massif pouvant expliquer des patrons contradictoires de réponses de la biodiversité entre forêt gérée et non-gérée. **Pour ces raisons, nous conseillons que ce facteur soit pris en compte comme une co-variable à l'échelle du massif dans les analyses comparatives de la réponse des taxons à l'arrêt de l'exploitation.**

Pour ce faire, des travaux seront nécessaires pour définir un indicateur global de pression d'herbivorie permettant de comparer les différents massifs. Ces réflexions seront menées dans un premier temps à partir des préférences alimentaires et du cortège d'espèces appétentes et évitées sur chaque massif. Par ailleurs, nous envisageons de prendre en compte d'autres indices de présence des ongulés sauvages (retournement du sol, décapage de la litière, fèces, ...) pour mieux englober le rôle des ongulés sauvages au sein de l'écosystème forestier.

Nous avons aussi montré que les grands herbivores influencent la composition et la structure de la végétation du sous-bois, d'autant plus en présence du Cerf élaphe. En cohérence avec d'autres études (voir par exemple ARCHAUX *et al.*, 2009), nous montrons que les grands herbivores diminuent la strate arbustive au profit de la strate herbacée. Ces modifications du milieu pourraient avoir des conséquences en cascades sur d'autres taxons qui en dépendent entièrement ou en partie. Parallèlement à la comparaison entre forêt gérée et non-gérée, il pourrait être intéressant de profiter de l'approche multi-taxinomique de ce projet pour étudier les potentiels effets indirects de la pression exercée par les grands herbivores sur d'autres taxons en complément des effets directs et indirects sur la flore vasculaire.

Conclusion

Nos résultats montrent une tendance à une pression d'herbivorie par les grands herbivores légèrement plus forte dans la forêt non-gérée par rapport à la forêt gérée. Cette différence reste très faible et marginale par rapport aux différences de pression d'herbivorie entre massifs. Cependant, nous avons mis en évidence un lien entre la pression d'herbivorie, estimée à l'échelle du point d'échantillonnage, et le recouvrement et la richesse de deux groupes fonctionnels de végétaux (végétation herbacée et lignifiée). Il nous paraît pertinent que la pression d'herbivorie soit prise en compte à la fois à l'échelle de la placette comme une co-variable dans les analyses pour tester l'effet de l'arrêt d'exploitation et à l'échelle du massif comme facteur environnemental pour étudier un

éventuel effet sur les autres taxons étudiés, et par ordre de priorité la flore (vasculaire et bryophytes), l'entomofaune (insectes carabidés) et l'avifaune dans le cadre du projet GNB.

Si la pression d'herbivorie entre forêt gérée et forêt non-gérée apparaît peu importante, il nous semble important de signaler que la création de ces réserves est encore récente, aussi l'impact différencié de la pression des herbivores sur la flore vasculaire n'a pour le moment pas modifié la trajectoire des espèces.

Références

- ABBAS F., MERLET, J., MORELLET, N., VERHEYDEN, H., HEWISON, A.J.M., CARGNELUTTI, B., ANGIBAULT, J.M., PICOT, D., RAMES, J.L., LOURTET, B., AULAGNIER, S. et DAUFRESNE, T., 2012. Roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorus budgets across Europe. *Oikos* 121: 1271-1278.
- ALDOUS S.E., 1944. A deer browse survey method. *Journal of Mammalogy* 25: 130-136.
- ALLOMBERT S., GASTON, A.J. et MARTIN, J.L., 2005a. A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation* 126: 1-13.
- ALLOMBERT S., STOCKTON, S. et MARTIN, J.L., 2005b. A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology* 19: 1917-1929.
- ALVES J., DA SILVA, A.A., SOARES, A. et FONSECA, C., 2013. Sexual segregation in red deer: is social behaviour more important than habitat preferences? *Animal Behaviour* 85: 501-509.
- AMMER C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* 88: 43-53.
- ANDREW M.H., 1988. Grazing impact in relation to livestock watering points. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 336-339.
- ARCHAUX F., BOULANGER, V., CAMARET, S., CORCKET, E., DUPOUEY, J.-L., FORGEARD, F., HEUZÉ, P., LEBRET-GALLET, M., MARELL, A., PAYET, K., ULRICH, E., ANTONETTI, P., BEHR, P., BOURJOT, L., BRÊTHES, A., CHEVALIER, R., DOBREMÉZ, J.-F., DUMAS, Y., DUMÉ, G., FORÊT, M., KIEFFER, C., MIRLYAZ, W., PICARD, J.-F., RICHARD, F., SAVOIE, J.-M., SEYTRE, L., TIMBAL, J., TOUFFET, J. et TRIESCH, S., 2009. RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005). Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, Fontainebleau, France: 456 p.
- AUGUSTINE D.J. et FRELICH, L.E., 1998. Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conservation Biology* 12: 995-1004.
- AUGUSTINE D.J., FRELICH, L.E. et JORDAN, P.A., 1998. Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system. *Ecological Applications* 8: 1260-1269.
- BAISER B., LOCKWOOD, J.L., LA PUMA, D. et ARONSON, M.F.J., 2008. A perfect storm: two ecosystem engineers interact to degrade deciduous forests of New Jersey. *Biological Invasions* 10: 785-795.
- BALANDIER P., COLLET, C., MILLER, J.H., REYNOLDS, P.E. et ZEDAKER, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79: 3-27.
- BALLON P., GUIBERT, B., HAMARD, J.P. et BOSCARDIN, Y. (1992). Evolution of roe deer browsing pressure in the forest of Dourdan. In: *International symposium Ongulés - Ungulates 91* Toulouse, France.
- BARBIER S., GOSELIN, F. et BALANDIER, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved--A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254: 1-15.
- BATES D., MAECHLER, M. et BOLKER, B., 2011. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. R package version 0.999375-42. URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- BERGERUD A.T., BUTLER, H.E. et MILLER, D.R., 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1566-1575.
- BONNOT N., MORELLET, N., VERHEYDEN, H., CARGNELUTTI, B., LOURTET, B., KLEIN, F. et HEWISON, A.J.M., 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research* 59: 185-193.
- BOULANGER V., BALTZINGER, C., SAÏD, S., BALLON, P., NINGRE, F., PICARD, J.-F. et DUPOUEY, J.-L., 2011. Deer-mediated expansion of a rare plant species. *Plant Ecology* 212: 307-314.
- BURRASCANO S., KEETON, W.S., SABATINI, F.M. et BLASI, C., 2013. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *Forest Ecology and Management* 291: 458-479.
- CASABON C. et POTHIER, D., 2008. Impact of deer browsing on plant communities in cutover sites on Anticosti Island. *Ecoscience* 15: 389-397.
- CHOLLET S. et MARTIN, J.L., 2013. Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi? *Diversity and Distributions* 19: 481-483.

- CÔTÉ S.D., ROONEY, T.P., TREMBLAY, J.P., DUSSAULT, C. et WALLER, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 113-147.
- DITOMMASO A., MORRIS, S.H., PARKER, J.D., CONE, C.L. et AGRAWAL, A.A., 2014. Deer browsing delays succession by altering aboveground vegetation and belowground seed banks. *PLoS ONE* 9: e91155.
- GILL R.M.A. et FULLER, R.J., 2007. The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis* 149: 119-127.
- GILL R.M.A., JOHNSON, A.L., FRANCIS, A., HISCOCKS, K. et PEACE, A.J., 1996. Changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L) population density in response to forest habitat succession. *Forest Ecology and Management* 88: 31-41.
- HAMANN J.L., KLEIN, F., SAINT-ANDRIEUX, C., TARAN, E. et EBNER, K., 1997. Domain vital diurne et déplacements de biches (*Cervus elaphus*) sur le secteur de la Petite Pierre (Bas-Rhin). *Gibier Faune Sauvage* 14:
- HEINZE E., BOCH, S., FISCHER, M., HESSENMOLLER, D., KLENK, B., MULLER, J., PRATI, D., SCHULZE, E.D., SEELE, C., SOCHER, S. et HALLE, S., 2011. Habitat use of large ungulates in northeastern Germany in relation to forest management. *Forest Ecology and Management* 261: 288-296.
- HESTER A.J., BERGMAN, M., IASON, G.R. et MOEN, J., 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. Dans: *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (eds. DANELL K., DUNCAN P., BERGSTRÖM R. et PASTOR J.). Cambridge University Press, Cambridge: pp. 97-141.
- HEWITT D.G., 2011. *Biology and management of white-tailed deer*. CRC Press Taylor & Francis Group, New York: 674 p.
- HOFMANN R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants - a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.
- HORSLEY S.B., STOUT, S.L. et DECALESTA, D.S., 2003. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications* 13: 98-118.
- JACOBS J., 1974. Quantitative measurement of food selection. *Oecologia* 14: 413-417.
- JEPPESEN J.L., 1987. Impact of human disturbance on home range, movements and activity of red deer (*Cervus elaphus*) in a Danish environment. *Danish Review of Game Biology* 13: 1-37.
- KUIJPER D.P.J., CROMSIGT, J.P.G.M., CHURSKI, M., ADAM, B., JEDRZEJEWSKA, B. et JEDRZEJEWSKI, W., 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management* 258: 1528-1535.
- KUIJPER D.P.J., DE KLEINE, C., CHURSKI, M., VAN HOOFT, P., BUBNICKI, J. et JĘDRZEJEWSKA, B., 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* 36: 1263-1275.
- LAKIÈRE V., NORMANT, P. et BALLON, P., 2001. Disponibilités alimentaires pour le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans deux Sapinières régulière et jardinée du Second Plateau du Jura. *Révue Forestière Française* 53: 511-526.
- LAURIAN C., DUSSAULT, C., OUELLET, J.-P., COURTOIS, R., POULIN, M. et BRETON, L., 2008. Behavioral adaptations of moose to roadside salt pools. *Journal of Wildlife Management* 72: 1094-1100.
- MAIZERET C., BOUTIN, J.-M., CIBIEN, C. et CARLINO, J.-P., 1989. Effects of population density on the diet of roe deer and the availability of their food in Chizé Forest. *Acta Theriologica* 34: 235-246.
- MARTIN J.L. et BALTZINGER, C., 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32: 1254-1264.
- MARTIN T.G., ARCESE, P. et SCHEERDER, N., 2011. Browsing down our natural heritage: Deer impacts on vegetation structure and songbird populations across an island archipelago. *Biological Conservation* 144: 459-469.
- MATHISEN K.M., MILNER, J.M., VAN BEEST, F.M. et SKARPE, C., 2014. Long-term effects of supplementary feeding of moose on browsing impact at a landscape scale. *Forest Ecology and Management* 314: 104-111.
- MCLOUGHLIN P.D., VANDER WAL, E., LOWE, S.J., PATTERSON, B.R. et MURRAY, D.L., 2011. Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human activity. *Basic and Applied Ecology* 12: 654-663.
- MILLAR R.B., 2009. Comparison of hierarchical bayesian models for overdispersed count data using DIC and bayes' factors. *Biometrics* 65: 962-969.
- NUTTLE T., ROYO, A.A., ADAMS, M.B. et CARSON, W.P., 2013. Historic disturbance regimes promote tree diversity only under low browsing regimes in eastern deciduous forest. *Ecological Monographs* 83: 3-17.
- PASTOR J., DANELL, K., BERGSTRÖM, R. et DUNCAN, P., 2006. Themes and future directions in herbivore-ecosystem interactions and conservation. Dans: *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (eds. DANELL K., DUNCAN P., BERGSTRÖM R. et PASTOR J.). Cambridge University Press, Cambridge: pp. 468-478.
- PINHEIRO J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D. et R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-98. URL <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- PODGÓRSKI T., BAŚ, G., JĘDRZEJEWSKA, B., SÖNNICHSEN, L., ŚNIEŻKO, S., JĘDRZEJEWSKI, W. et OKARMA, H., 2013. Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. *Journal of Mammalogy* 94: 109-119.
- PONTAILLER J.Y., FAILLE, A. et LEMÉE, G., 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: A case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecology and Management* 98: 1-15.
- POTVIN F., BEAUPRE, P. et LAPRISE, G., 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec: A 150-year process. *Ecoscience* 10: 487-495.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011. R: A language and environment for statistical computing. URL <http://www.R-project.org/>
- REDJADJ C., DARMON, G., MAILLARD, D., CHEVRIER, T., BASTIANELLI, D., VERHEYDEN, H., LOISON, A. et SAÏD, S., 2014. Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a largeherbivore community. *PLoS ONE* 9: e84756.

- ROONEY T., 2009. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology* 202: 103-111.
- ROSSELL JR C.R., GORSIRA, B. et PATCH, S., 2005. Effects of white-tailed deer on vegetation structure and woody seedling composition in three forest types on the Piedmont Plateau. *Forest Ecology and Management* 210: 415-424.
- ROYO A.A., STOUT, S.L., DECALESTA, D.S. et PIERSON, T.G., 2010. Restoring forest herb communities through landscape-level deer herd reductions: Is recovery limited by legacy effects? *Biological Conservation* 143: 2425-2434.
- SAID S., TOLON, V., BRANDT, S. et BAUBET, E., 2012. Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *European Journal of Wildlife Research* 58: 107-115.
- SARKAR D., 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York: 265 p.
- SCHEFFER M., CARPENTER, S., FOLEY, J.A., FOLKE, C. et WALKER, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- SKARPE C. et HESTER, A.J., 2008. Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. Dans: *The ecology of browsing and grazing* (eds. GORDON I.J. et PRINS H.H.T.). Springer-Verlag, Heidelberg, Germany: pp. 217-261.
- STROMAYER K.A.K. et WARREN, R.J., 1997. Are overabundant deer herds in the eastern United States creating alternate stable states in forest plant communities? *Wildlife Society Bulletin* 25: 227-234.
- SUOMINEN O., DANELL, K. et BRYANT, J.P., 1999. Indirect effects of mammalian browsers on vegetation and ground-dwelling insects in an Alaskan floodplain. *Ecoscience* 6: 505-510.
- THURFJELL H., SPONG, G. et ERICSSON, G., 2013. Effects of hunting on wild boar *Sus scrofa* behaviour. *Wildlife Biology* 19: 87-93.
- TOLON V., DRAY, S., LOISON, A., ZEILEIS, A., FISCHER, C. et BAUBET, E., 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology* 87: 1129-1137.
- TOLON V., MARTIN, J., DRAY, S., LOISON, A., FISCHER, C. et BAUBET, E., 2012. Predator-prey spatial game as a tool to understand the effects of protected areas on harvester-wildlife interactions. *Ecological Applications* 22: 648-657.
- VAN BEEST F.M., GUNDERSEN, H., MATHISEN, K.M., MILNER, J.M. et SKARPE, C., 2010a. Long-term browsing impact around diversionary feeding stations for moose in Southern Norway. *Forest Ecology and Management* 259: 1900-1911.
- VAN BEEST F.M., MYSTERUD, A., LOE, L.E. et MILNER, J.M., 2010b. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology* 79: 910-922.
- VOSPERNIK S. et REIMOSER, S., 2008. Modelling changes in roe deer habitat in response to forest management. *Forest Ecology and Management* 255: 530-545.
- VUIDOT A., PAILLET, Y., ARCHAU, F. et GOSSELIN, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation* 144: 441-450.
- WALLER D.M. et ALVERSON, W.S., 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. *Wildlife Society Bulletin* 25: 217-226.
- WIDMER O., SAID, S., MIROIR, J., DUNCAN, P., GAILLARD, J.M. et KLEIN, F., 2004. The effects of hurricane Lothar on habitat use of roe deer. *Forest Ecology and Management* 195: 237-242.
- WILLIAMS S.C. et WARD, J.S., 2006. Exotic seed dispersal by white-tailed deer in southern Connecticut. *Natural Areas Journal* 26: 383-390.

ANNEXE 7 : Comptes-rendus des comités de pilotage

**Annexe 7.1 : Comité de pilotage du
15 décembre 2010, ONF Paris**

Comité de pilotage GNB (Gestion, Naturalité, Biodiversité), le 15 décembre 2010, ONF Paris

Présents : G. Landmann (GIP-Ecofor), C. Gauberville (IDF-CNPF), N. Drapier (ONF DEDD), P. Hirbec (ONF DEDD), JP Torre (MEDDM), V. Boulanger (ONF DRDT), N. Debaive (RNF), M. Fuhr (Cemagref Grenoble), M. Toigo (Cemagref Nogent), F. Gosselin (Cemagref Nogent), Y. Paillet (Cemagref Nogent)

GNB financé AO DEB et BGF : historique, architecture, état d'avancement, perspectives, discussion

Présentation du projet (début de la présentation FG)

La présentation aborde les points suivants : contexte général ; objectifs de GNB ; rappels sur les méthodes du projet ; l'architecture du projet (projet DEB et projet BGF)

Contexte

Par rapport au contexte général, Guy Landmann fait remarquer que les travaux de Berg¹⁴ présentent une image plus négative qu'admise en France.

Objectifs

Christian Gauberville trouve que GNB a des objectifs de connaissance pure, avec peu de lien avec la gestion. Si des groupes sont fortement impactés par la gestion, (i) quels conseils pourra-t-on donner aux gestionnaires pour prendre en compte ces groupes et (ii) quels outils d'aide à la décision en cas de réponse différente des différents groupes?

Frédéric Gosselin répond qu'effectivement il n'y a pas de travail directement sur la seconde question. Par contre, par la comparaison de modèles associés à différents indicateurs de biodiversité, GNB n'est pas si loin de la gestion que cela. Si les modèles associés à l'arrêt de l'exploitation sont les meilleurs modèles, cela devrait indiquer que la mise en réserve ou des stratégies type parcelles de sénescence sont intéressantes. Si ce sont d'autres modèles qui apparaissent les meilleurs (dendrométrie par exemple), il y aura des indications qui pourront être pris en compte dans la gestion.

Guy Landmann se pose la question de l'articulation entre objectif 1 (recherche de facteurs explicatifs des différences de biodiversité entre exploité et non-exploité) et l'objectif 2 (tester des indicateurs de biodiversité sur un gradient étendu d'intensité de gestion).

¹⁴ Berg, A., B. Ehnstrom, L. Gustafsson, T. Hallingback, M. Jonsell, and J. Weslien. 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology* **8**:718-731.

Berg, A., B. Ehnstrom, L. Gustafsson, T. Hallingback, M. Jonsell, and J. Weslien. 1995. Threat levels and threats to red-listed species in Swedish forests. *Conservation Biology* **9**:1629-1633.

Notamment, quelles est la population – ou le stock - des zones d'études disponibles? Frédéric Gosselin précise que le stock de massifs en France qui peuvent entrer dans GNB est limité par les critères de sélection (date d'arrêt de l'exploitation ; équivalence stationnelle entre partie exploitée et partie non exploitée). Donc le plan d'échantillonnage de GNB n'est pas représentatif de la forêt française, mais ce n'est pas son but. Pour ce qui est de la partie facteurs explicatifs, les facteurs explicatifs et les indicateurs font souvent appel aux mêmes paramètres statistiques voire parfois aux mêmes modèles.

Vincent Boulanger demande si les indicateurs seront des indicateurs de naturalité ou des indicateurs de biodiversité. Frédéric Gosselin répond que ce sont des indicateurs de biodiversité, qui souvent seront des indicateurs déjà utilisés au niveau national – ou du même type, mais qui incluront aussi de nouveaux indicateurs dont la conception sera plus proche de la notion de naturalité – pour les microhabitats par exemple. Mais les indicateurs sont testés par rapport à la biodiversité des groupes taxonomiques. Donc ce sont clairement des indicateurs de biodiversité. Les nouveaux indicateurs pourraient ne pas être calculables au niveau national (FG). Ceci étant, d'après Christian Gauberville, il ya un intérêt à l'avenir de suivre ce type d'indicateurs.

Méthodes / plan d'échantillonnage

Nicolas Drapier se pose la question de la part relative entre naturalité et ancienneté de l'état boisé sur les variations de biodiversité. Il demande aussi si l'ancienneté du peuplement boisé est renseignée.

Une autre question sur la définition de l'arrêt d'exploitation (Christian Gauberville) : est-ce l'arrêt des coupes ou l'arrêt de tous travaux. D'après Frédéric Gosselin, c'est l'arrêt de toute intervention sylvicole. Patrice Hirbec rappelle néanmoins que l'exploitation est associée étymologiquement à la vente de bois. peut-être faudrait-il trouver un autre terme qu'"arrêt de l'exploitation".

Patrice Hirbec pose une autre question : pourrait-on contrôler l'intensité de gestion dans le plan d'échantillonnage en définissant des strates différentes en partie exploitée ? Frédéric Gosselin répond qu'on ne l'a pas fait même si cette éventualité avait été débattue en début de projet. On ne l'a pas fait car d'une part on ne voyait pas comment définir de manière suffisamment claire – notamment suffisamment constante en inter-massifs - et avec suffisamment d'ancienneté les différents types d'intensité de gestion

Christian Gauberville demande si on ne considère en partie exploitée que des parcelles en futaie régulière ? Frédéric Gosselin répond que non : les contraintes de choix en partie exploitée sont : grande majorité d'essences autochtones dans chaque placette ; équivalence stationnelle avec une placette non exploitée. Sur le même sujet, Vincent Boulanger demande

quels sont les types de peuplements en exploité. F. Gosselin précise qu'ils sont variables – modulo les restrictions ci-dessus.

Christian Gauberville évoque la grande variabilité stationnelle et un éventuel déséquilibre de l'échantillon entre acidiphile et neutrophile. Si la réponse à l'arrêt d'exploitation dépend de la station, cela peut poser des problèmes. F. Gosselin précise qu'il n'y a pas de contrôle stationnel national mais qu'il y en a un au niveau des massifs pour équilibrer parties exploitées et non-exploitées.

Vincent Boulanger demande si la banque de graines des herbacées est étudiés. F. Gosselin répond que non et que la problématique est à sa connaissance moins pertinente pour les espèces forestières que pour les espèces de début de succession ou de milieu ouvert.

Christian Gauberville demande pourquoi faire des surfaces de relevé floristique si grandes. Risque de donner du flou à l'estimation de l'abondance-dominance. F. Gosselin précise que le but de la taille de relevé était de capter les espèces rares. A noter que ce sont les mêmes observateurs qui officient à l'intérieur de chaque massif.

Dans la même veine, Christian Gauberville demande si les relevés STOC ne sont pas un peu courts (5'), avec le problème du dérangement des oiseaux, y compris en période de reproduction. En fait ces relevés sont surtout intéressants pour accéder à des informations de richesse spécifique

Nicolas Drapier suggère que les bryologues de l'ONF soient consultés pour le protocole bryologique. F. Gosselin précise que c'est bien le cas: le protocole est construit entre le Cemagref et l'ONF.

Patrice Hirbec souligne que pour la base de données naturalistes, il y a un intérêt à relever tous les champignons, y compris les non-pérennes.

Est discuté aussi le problème des groupes taxonomiques avec forte variabilité inter annuelle, qui ne sont relevés qu'une seule année. Il y aura donc clairement des problèmes pour effectuer les comparaisons entre massifs. Ceci étant, ces comparaisons ne sont pas au coeur du projet.

Etat avancement projet (présentation « Etat des lieux », YP)

Présentation des massifs sélectionnés : actuels et futurs. 2011 : 4 groupes de deux massifs déjà identifiés (cf. graphe).

Nicolas Drapier pense que dans les Pyrénées le site des Gorges de la frou pourrait être un bon candidat pour exploité notamment.

Au niveau organisation, on souligne un pb avec la contact local Rambouillet/Verrières et Bois du Parc (volet ONF). Pour les bryophytes, le Cemagref devrait faire la Combe Lavaux et l'ONF Auberive.

Patrice Hirbec précise que le réseau myco de l'ONF prévoit de faire les cases avec ? dans le tableau de Yoan.

Pour les chiroptères, on se met d'accord pour ne pas faire Mont Ventoux et Montagne de Lure, notamment pour des raisons de sécurité.

Nicolas Drapier (ou Debaive) se demande si la nouvelle clé micro-habitat est mieux que l'ancienne. D'après Yoan Paillet, la clé actuelle alphanumérique (RNF ou GNB) est mieux que la clé Prosylva. La clé GNB étant probablement moins complète.

Structure du projet et présentation des taches (fin de la présentation,FG)

Nicolas Drapier fait état d'une demande de retour sur le projet de la part des réseaux et des gestionnaires avant 2013.

Nicolas Drapier et Patrice Hirbec mentionnent la possibilité de publications techniques sur les protocoles mycologique, bryo et dendro (N.Debaive). Nous avons mentionné la RFF comme revue. Patrice Hirbec contacte le comité éditorial.

Patrice Hirbec mentionne la possibilité de faire une convention tripartite particulière pour l'échange de données GNB.

Vincent Boulanger demande si l'IBP est relevé à différentes échelles. F. Gosselin précise que l'IBP sera relevé à plusieurs échelles entre 1/3 et 1ha. A ce sujet, Christian Gauberville précise qu'un travail est en cours en région méditerranéenne avec P. Gonin pour une approche statistique de l'IBP (abordant les échelles supérieures).

Marc Fuhr demande s'il sera possible de différencier les perturbations naturelles des perturbations artificielles sur la base des analyses de photos aériennes.

Discussion

Vincent Boulanger demande si les labours par les sangliers sont pris en compte dans les relevés abrutissement. Car pour le moment, il n'y a rien dans la littérature. Et car les données plan de chasse soumises à caution (très influencées par politique, intérêt dans l'observation de la tendance). Pour Christian Gauberville, le relevé de labour est lui aussi soumis à caution.

Vincent Boulanger demande si les RBI sont situées préférentiellement dans les zones de faible production. Nicolas Drapier précise que c'est un peu une légende, les RBI étant installées sans tenir compte de la fertilité de la station.

Nous avons mentionné la possibilité d'une réunion Cemagref, MEEDM, MAP à la mi-2011.

**Annexe 7.2 : Comité de pilotage du
24 janvier 2012, ONF Paris**

Second Comité pilotage du projet GNB, (Gestion, Naturalité, Biodiversité), 24/01/2012, ONF - Paris

Présents :

- Irstea Nogent : Frédéric Gosselin, Yoan Paillet, Coryse Pernot, Emmanuelle Dauffy-Richard
- IDF : C. Gauberville,
- Ministère écologie : Sabine Moraud, Jean-Paul Torre
- ONF : Michel Hermeline,
- INRA Dynafor : Laurent Larrieu
- RNF : Nicolas Debaive, L. Duchamp
- GIP-ecofor : Guy Landmann

Point sur avancement projet

Rappel sur les Grands objectifs de GNB : (FG)

Par rapport à la littérature scientifique sur le sujet de la comparaison de la biodiversité entre forêts exploitées et non exploitées, le projet GNB présente des améliorations sur plusieurs points: un grand nombre de massifs ; un contrôle stationnel plus rigoureux ; la prise en compte de la pseudo-réplication dans l'analyse des données. De plus c'est un projet qui étudie sept groupes taxonomiques, ce qui est assez rare pour les projets sur cette question.

Dans le cadre du projet, plusieurs indicateurs de biodiversité seront testés sur un gradient élargi d'intensité de gestion : parmi les indicateurs envisagés :

- o des "classiques" : mélange d'essences, volume de bois mort, surface réserves, densité cervidés
- o des plus nouveaux : les micro-habitats, l'IBP, le régime de perturbation.

Le projet sera par ailleurs l'occasion de plusieurs développements méthodologiques : protocoles ; effets observateurs sur plusieurs relevés, quantification de l'ouverture de la canopée dans le paysage, outils d'analyse statistique prenant en compte l'espace.

Inflexions suite au comPil 2010/2011 (premier copil)

Par rapport au premier comité de pilotage :

Ont été pris en compte :

- renseigner l'ancienneté état forestier et les informations de gestion des placettes : prévu dans stage Coryse Pernot,
- résumé données / massif : prévu stage Coryse Pernot;
- publications protocoles bryo et myco en cours,
- myco : relevé des champis lignicoles pour la base naturaliste de l'onf;

En suspens

- ornitho : relevés oiseaux + longs que 5 min (stoc-eps) ? CG : à 20 min courbe de détection commence à s'infléchir, LL : 5 min, détecte que les oiseaux communs
- site gorge de la Frau ? contact avec NDrapier ,
- tâche photo aérienne : distinction perturbations naturelles / artificielles dans le paysage ? Détecter déjà les perturbations sous forme de baisse du couvert (automatique) (FG) ; GL: essayer de diagnostiquer a posteriori? JPT : aller dans les sommiers? FG : mais trop lourd à l'échelle du paysage (notamment s'il y a de la forêt privée autour)
- labours de sangliers (V. Boulanger) ? à intégrer lors des mesures de tassement du sol de la thèse de L. Wei ? effet eutrophique sur flore ? (CG)

Point d'avancement du terrain (YP)

A l'issue de 2011, 12 massifs ont été installés : Chizé, Fontainebleau, Bois du Parc, Haut-Tuilleau, Auberive, Combe Lavaux, Citeaux, Engins, Lure, Ventoux, Ballons Comtois et Ventron. Pour un total de 173 placettes.

En 2012, 3 massifs supplémentaires seront installés : Rambouillet, Verrières et Haute Chaîne du Jura. On aura donc à la fin de l'année entre 200 et 210 placettes installées.

Questions :

Pourquoi ne relève-t-on pas les chiroptères pas en montagne (LL) ?

MH : à cause de problème de budget*disponibilité*dangerosité

LL : Mercantour et Parc Pyrénées relevés intéressants avec recul de 10 ans.

Pourquoi pas de sites Pyrénées et massif central (ND) ?

YP : peu de sites et/ou pas de répondant localement.

Des questions sur la durée depuis l'arrêt de gestion : Chizé : réserves jeunes (LD) ; or d'après LL, dans les Pyrénées on a besoin de 100 ans pour récupérer les μ -hab (diversité et qualité) et la maturité (ventilation du bois mort). Si une dryade (sapin) est déjà disparue,

encore plus de temps pour récupérer la dryade. (article paru dans European Journal of Forest research).

Point sur un problème rencontré relatif au plan d'échantillonnage (FG)

Plan échantillonnage actuellement basé sur l'appariement des stades entre placettes non exploitées et exploitées au lieu de représenter statistiquement la forêt. C'est-à-dire que nous avons les mêmes stades (entre stade ouvert/jeune (en gros jusqu'au stade gaulis) et stade fermé/mature).

Alors qu'il était initialement prévu dans le projet de ne pas faire un tel appariement (seulement un appariement stationnel était prévu)

Nous avons fait le point sur les placettes qui n'ont pas été retenues à cause du couplage des stades alors qu'elles l'auraient été sinon. Il n'y en a pratiquement pas en montagne. En plaine:

	Nb de placettes des Stades jeunes écartées / Nb stades jeunes totales géré	Nombre total placettes stades jeunes réalisé/prévu
Auberives-Chalmessin	?	4/4
Bois du Parc	0/5	0/pas de cible
Chizé	22/12	2/4
Citeaux	2/6	0/pas de cible
Combe Lavaux	?	0/pas de cible
Fontainebleau	1/14	5/4
Haut-Tuilleau	2/7	0/4

Il y a donc surtout un problème à Chizé, puis à Citeaux et Haut-Tuilleau. Il est proposé d'aller installer les deux placettes dé-sélectionnées à Haut-Tuilleau et de basculer l'installation des nouveaux massifs sur la philosophie prévue initialement.

Discussions :

CG : si veut porter un diagnostic sur la forêt française, autre projet, autre logique. Approche par appariement plus adaptée à GNB.

FG: le point sur les conséquences de ce choix (appariement par stade) :

inconvenient : csq : peu de données sur stades jeunes : quasiment pas analysables; difficulté d'interprétation quand on a plus d'espèces de milieux ouverts en RBI.

avantage : bonne puissance pour aborder la comparaison en peuplements "adultes" ou matures

LD : saproxylos : effort d'échantillonnage est-il suffisant pour détecter les espèces les plus rares et les plus inféodées aux réserves ? Prise en compte du paysage autour placettes?

LL : besoin de la date de dernière exploitation.

Définition stades jeunes = gaulis. Jeune futaie = stade adulte.

LD : aller chercher des stades sur-âgés, comme pour les stades adultes et jeunes ?

CG : échantillonnage aléatoire se transforme en échantillonnage + ou – stratifié, quels problèmes sur le plan statistique ?

LD : si veut pouvoir traiter les stades jeunes, il faut s'en donner les moyens avec suffisamment de réplicats.

YP : difficulté de changer de philosophie vers la fin du projet (plus que 3 massifs à installer)

CG : comparaison à %age cst de stades jeunes, issu de RBI. Bdv comparée entre RBI et géré sur ce critère qui ne reflète pas la réalité. 1^{ère} étape de compréhension un peu fondamentale.

Deuxième étape : passer à une échelle + réaliste de ces %ages en géré et non-géré.

ND : on a changé d'objectif en cours de projet par rapport à ce qui avait été décidé lors des appels d'offre, besoin de communiquer sur ce choix déjà acté (appariement).

Pas de consensus n'a émergé sur ce point.

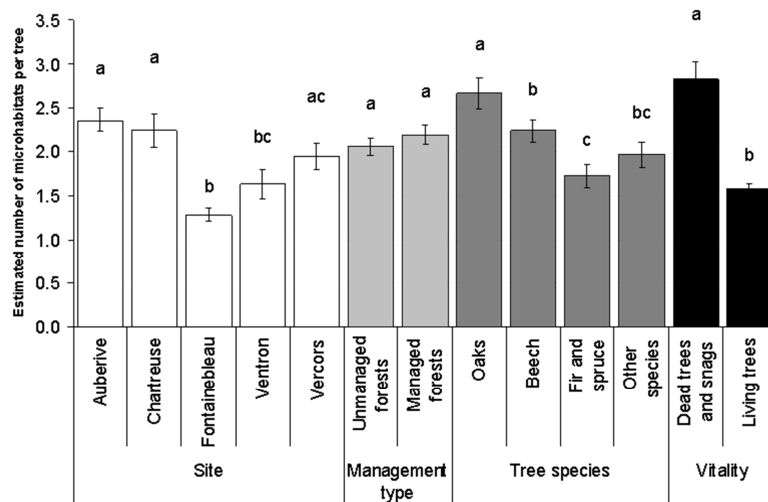
Productions

Travail sur les microhabitats du plan d'échantillonnage GNB :

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

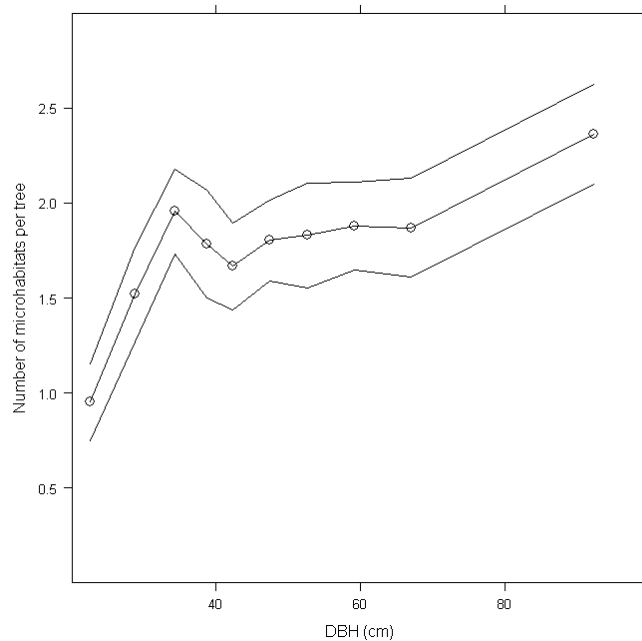
Gosselin, F., Y. Paillet, P. Hirbec, and N. Debaive. 2011. La fréquence des micro-habitats sur les arbres est-elle vraiment liée au mode de gestion? *Espaces Naturels* **36**:2828.

Nous avons trouvé des effets nets de l'essence, du massif, de la vitalité de l'arbre, mais pas du caractère exploité de la parcelle sur le nombre de microhabitats :



Tous les microhabitats ne réagissent pas comme le nombre de microhabitats. Mais nous n'avons pas trouvé de microhabitat plus fréquent en non-exploité une fois prises en compte les autres variables explicatives.

Nous avons aussi constaté une augmentation du nombre de microhabitats avec le diamètre, surtout pour les faibles diamètres.



Cela ne signifie pas qu'il n'y a pas plus de microhabitats en exploité qu'en non-exploité. Plutôt qu'il n'y a pas de trace d'appauvrissement à essence et diamètre constants en exploité par rapport à non-exploité.

CG : effet seuil à 30 cm de diamètre : que signifie-t-il ? mélange arbres vivants / morts (LD) ? LL : vient du mélange avec le non-exploité? pas le cas ici.

LL : caractéristiques de l'écorce : seul μ hab qui réagit à l'exploitation : + en exploité = dégâts exploitation ?

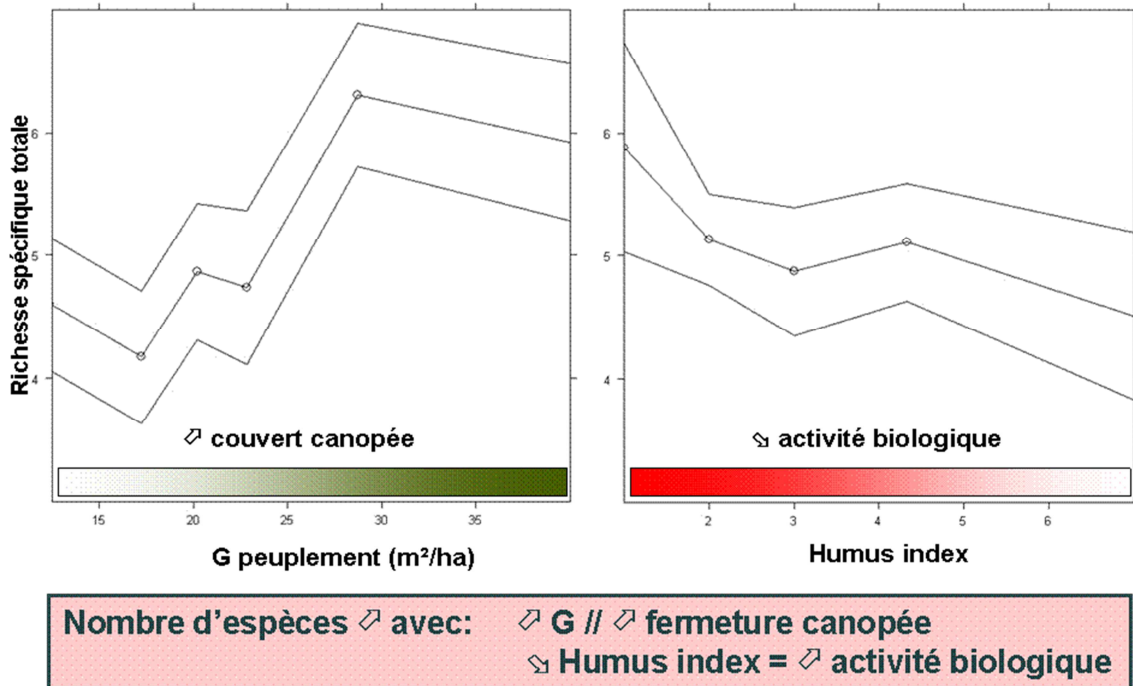
Travail en cours sur l'effet observateur sur les relevés de micro-habitats : montrant un fort effet observateur, sur la détection des micro-habitats et parfois sur leur invention.

- sélectionner des observateurs fiables (CG, LD, GL) ?
- adapter le protocole (JPT) ? définition des seuils (LL)?
- effet houppier (LL), conditions météo.

Travail en cours sur les premières analyses taxonomiques: biodiversité floristique et biodiversité carabiques :

- Carabiques (EDR) : analyse des données de 7 massifs ; comparaison de modèles incluant soit l'arrêt de l'exploitation soit des descripteurs d'habitat (surface terrière,

présence de régénération...) ou de station ou microhabitat (humus, pH...). Analyse par richesse spécifique de groupe écologique. Globalement pour beaucoup de groupes écologiques la surface terrière a un effet positif sur la richesse des carabes et l'indice d'humus (corrélé négativement à l'activité biologique) un effet négatif. Pour quelques groupes écologiques (carabes forestiers spécialistes et carabes de milieux ouverts), il y a plus de richesse en non-exploité qu'en exploité.



Question CG: aspect biogéographique : zones variées : atlantique / medio-européen / montagnard-méditerranéen : fonctionnement de l'écosystème différent : comment prendre en compte par exemple un gradient de continentalité dans les analyses ?

C'est vrai que nous recherchons ici une réponse moyenne. Ce que nous pouvons espérer c'est éventuellement pouvoir coupler un gradient de continentalité ou analyser par sous jeu de données (plaine et montagne), comme cela a été fait pour la flore vasculaire.

- Flore (YP) : interaction plaine/montagne et G : G effet nul en montagne et négatif en plaine. Valeurs indicatrices : effet gestion significatif. Zones semblant + fertiles en non-exploité qu'en exploité. LL : la différence indiquée entre 13 et 14 de C/N, n'est pas une différence biologique importante (null) ; peut-être dû à un effet essence dominante ou mélange.

LD : représentation statistique des réserves au niv. biogéographique ? Sera-ce suffisant pour tester l'ensemble des facteurs pressentis?

FG: nous aurons en fin de projet un échantillon représentatif de la population des réserves existantes ayant certaines caractéristiques (arrêt de l'exploitation minimum, comparabilité exploité non-exploité sur le plan stationnel, dans deux grands types de formations : hêtraies-chênaies et hêtraies-sapinières-pessières). Nous pourrions tester les facteurs pressentis, par contre, nous n'avons pas de garantie sur leur niveau de variation.

Futur

IBP (LL)

Dispositifs GNB sur sites où sûr d'avoir les résultats collectés en 2012 : environ la moitié. Besoin de mesurer IBP sur autres massifs avec quelqu'un d'autre.

Pour GNB : placette d'1/3 ha à comparer avec placette d'1 ha.

Test effet observateur IBP à Fontainebleau en février.

Microhabitats

Trois projets d'analyses :

refaire tourner analyses Vuidot sur jdd (RNF-ONF) de 5000 placettes ms avec 3 clés différentes. Convention en cours de signature entre Irstea, RNF et ONF

article densité μ hab à l'ha (et non μ hab par arbre)

article corrélation μ hab bdv saproxylique : chiro, insectes saprox, oiseaux (cavicoles ou forestiers, attention aux migrants (CG))

Méta-analyse mondiale

Définition des hypothèses a priori via la méta-analyse. Nous sommes assez en retard pour cette tâche pour laquelle nous avons beaucoup de références bibliographiques.

Bryologie

Travail sur l'effet observateur à estimer en 2012, avec Quebec

Chiro

LD : comment interpréter par rapport au territoire de chasse ? En effet, la détection est fonction de l'activité des animaux : transit, chasse... Biais de détection lié en fonction de l'encombrement (sp. forestières qui chassent au-dessus de la canopée). Biais lié à la présence d'habitats autour forêt : étang, rocher, .. Un système de détection dans les gîtes avec endoscope, plus lié à l'arbre et au peuplement.

Stage Coryse

date d'abandon en zone NE, date 2 dernières exploitations en Expl.

forêt ancienne/récente

analyse résumée des données de bdv

analyse données dendro

analyse données abrouissement, IBP ?

corrélations bdv avec éléments structurants ?

G et bois mort ne réagissent pas tjs à l'abandon d'exploitation et pas tjs ds sens attendu. LL : car les peuplements et les réserves sont assez jeunes.

Qu'attendent les gestionnaires ?

Photogramétrie

Reconstituer l'historique des perturbations passées de la canopée haute et des grandes trouées

% maxi de milieux ouverts ds le passé

% de mil ouverts permanents

% de milieux fermés permanents

LD : faire des choix de définition pour que la typologie s'applique à tous les massifs.

FG: oui c'est bien l'objectif.

CG : même nb de missions ? YP : pour Fontainebleau : 2000, 1980, 1960, (1945)

2^{ème} stage M2 : modèle numérique de surface, avec validation sur le terrain sur certains massifs ou avec LIDAR sur d'autres massifs.

GL : études préalables en France ?

MH : fouiller dans archives des massifs pour caractériser les types de peuplement ?

LL : difficile à buffériser, limite avec privé, définitions communes

Statistique

Comment prendre en compte l'autocorrélation spatiale : elle devrait être plus forte dans les réserves que dans les forêts exploitées?

On risque de détecter trop de patrons significatifs si on ne prend pas en compte cette autocorrélation. Cette correction risque de diminuer la puissance des analyses. C'est l'objet d'un stage de M2 en statistiques appliquées que d'étudier par simulation notamment la qualité de différentes méthodes statistiques – disponibles sous R – pour analyser ce type de données.

2012-2013

2 stages M2 sur l'analyse des taxa non traités

discussion :

Nous avons discuté du problème lié à la date de dernière exploitation assez récente (plus de 20 ans): comment tirer parti de zones non-exploitées plus anciennes ? (séries écologiques : pb pas d'assurance que non-exploité à l'avenir)

Nous avons évoqué les sites suivants, à la recherche de sites dont l'arrêt d'exploitation est plus ancien :

CG : Gap-Chaudun

LL : Pyrénées

Nous avons aussi évoqué l'intérêt d'un retour sur point : d'après LL, pas d'intérêt si fait moins de 10ans après le premier passage, car les réserves sont peu matures.

Nous avons enfin discuté des résultats sur les microhabitats :

LL et LD : attention aux comparaisons géré / non géré sur les µhab par arbre : épuration au départ des peuplements exploités jusqu'à il y a 20ans.

CG : Martelages sanitaires qui suppriment les arbres à µhab en foret gérée en diminution depuis les années 80.

Le couplage de ces deux constats (fort écrémage avant arrêt de gestion puis beaucoup moins de coupes sanitaires depuis les années 80), peut rendre compte des données observées et relativiser les observations en non-exploité.

LL : la sylviculture par peuplement enlève nécessairement des arbres à μ hab.

Annexe : éléments fournis par Frédéric Archaux sur le point de la durée des points d'écoute (cf. ci-dessus), expliquant le choix effectué pour GNB :

Qu'est-ce qu'un « oiseau commun » ? Les points d'écoute par nature échantillonnent les passereaux chanteurs, qui sont très largement des espèces de petite taille et densités assez fortes. Les oiseaux rares (rapaces, échassiers) sont mal détectés par la méthode. Bref, les oiseaux rares ne sont pas la cible des points d'écoute (de fait la plupart du temps on élimine des analyses de points d'écoute les rares mentions de rapaces par exemple). La fréquence du chant tend à augmenter lorsque l'abondance augmente (et donc que la probabilité de détection individuelle tend effectivement à être plus importante pour les espèces en plus fortes densités. Il est vrai également qu'en augmentant la durée, on accumule plus de contacts toutes espèces confondues et donc que l'on peut analyser statistiquement un plus grand nombre d'espèces individuellement.

Néanmoins, la plupart des études comparant les résultats d'analyse en réduisant des relevés longs à des durées plus courtes ne mettent pas en évidence des changements qualitatifs.

***Thompson FR, Burhans DE, Root B. Effects of point count protocol on bird abundance and variability estimates and power to detect population trends. *Journal of Field Ornithology* 2002; 73(2):141-50.

We used a three-year point-count data set from Hoosier National Forest, Indiana, to evaluate alternative point-count sampling strategies for detecting songbird declines. Repeated-measures ANOVA indicated that mean abundance estimates increased with increasing count radius ($P < 0.0001$, each species), and coefficients of variation (CVs) decreased. Mean abundance estimates increased with longer count duration (6-, 8-, and 10-min) for only two of 13 species, and CVs did not necessarily decrease. The power to detect a 5% annual Population trend increased with more survey points, more visits per point, and more years of surveys. Managers can use observer time most efficiently by employing counts of short duration. Counts using a larger radius will reduce CVs and therefore provide potentially better annual estimates of abundance and power to detect changes over a period of years. The design of the study and nature of the variability in bird abundance will determine whether increasing the number of points, or the number of visits per point, will have greater effect on power to detect a population trend.

***Smith WP, Twedt DJ, Hamel PB, Ford RP, Wiedenfeld DA, Cooper RJ. Increasing point-count duration increases standard error. *Journal of Field Ornithology* 1998; 69(3):450-56.

We examined data from point counts of varying duration in bottomland forests of west Tennessee and the Mississippi Alluvial Valley to determine if counting interval influenced

sampling precision. Estimates of standard error increased as point-count duration increased for cumulative number of both individuals and species in both locations. Although point counts appear to yield data with standard errors proportional to means, a square root transformation of the data may stabilize the variance. Using long (>10 min) point counts may reduce sample size and increase sampling error, both of which diminish statistical power and thereby the ability to detect meaningful changes in avian populations.

***Shiu H-J, Lee P-F. Assessing avian point-count duration and sample size using species accumulation functions. *Zoological Studies* 2003; 42(2):357-67.

We used 2 species accumulation functions to fit observed data and determine appropriate point-count durations and sample sizes for bird surveys in 3 vegetation types during both breeding and non-breeding seasons. We conducted fieldwork in a grassland, a coniferous forest, and a broadleaf forest in subtropical Taiwan from October 1999 to January 2000 and from March to June 2000. In almost all cases, both the linear dependence model and the Clench model fit the observed data very well. We calculated the duration of point counts required to reach 80% of the predicted asymptote. The point-count duration required in the breeding season was 1 min for the grassland, 2 min for the coniferous forest, and 3 min for the broadleaf forest. During the non-breeding season, the required duration was 3 min for the grassland, 9 min for the coniferous forest, and 6 min for the broadleaf forest. The required samples depend on the goals of a survey, the season, and vegetation types. Our results demonstrate that bird detections vary between seasons and vegetation types. Therefore, when determining the durations and sample sizes of point-counts, investigators should consider characteristics of the detection patterns of the bird communities. We show that asymptotic models can be used to examine these patterns in an objective and rigorous way.

***Gonzalo-Turpin H, Clélia Sirami C, Lluís Brotons L, Gonzalo L, Martín J. Teasing out biological effects and sampling artifacts when using occupancy rate in monitoring programs. *Journal of Field Ornithology* 2008; 79(2):159-69.

Recent declines in biodiversity stress the need for rigorous and reliable multispecies monitoring programs. A potential weakness of monitoring programs is a reliance on raw counts and the assumption either of complete detection or of constant detection probability for each species, regardless of the sampling situation. Until recently, these assumptions have largely remained untested and, therefore, to help insure accuracy, bird-monitoring programs have depended on standardization of counts and counts of longer duration. We tested the effectiveness of these strategies for providing unbiased occupancy rates using a method designed to accommodate situations where species detection probabilities are less than one and heterogeneous. We tested the effect of potential sources of heterogeneity in detection probability (vegetation structure, wind velocity, cloud cover, date, and time) on

occupancy rate estimates of 13 bird species in southern France. We compared adjusted and raw occupancy rates for two sampling durations (10 and 20 min). Differences between raw and adjusted occupancy rates were low even for the shorter count duration, suggesting that standardized long counts should produce reliable estimates of occupancy rates even in the absence of correction by an appropriate method. This enhances the value of past monitoring programs where long standardized counts were used, but with designs that do not allow corrected estimates. However, we found that detection probability was heterogeneous for most species and that vegetation structure was an important source of heterogeneity. The possible effects of habitat on detection probability should be of special concern for long-term monitoring programs conducted in landscapes where habitats vary across time or space.

***Brooks MA, Harrigan BC, Johnson KM, Lowe DE, Lowery JP, McGlothlin JW, et al. Revisit schedule does not affect results of point counts. *Journal of Field Ornithology* 2001; 72(3):404-11.

We compared two fixed-radius point count sampling regimes using two abundant breeding species. the Dark-eyed Junco (*Junco hyemalis*) and the Chestnut-sided Warbler (*Dendroica pensylvanica*), in a forested landscape in the southern Appalachian mountains of Virginia. The same 20 points were counted three times under each of two revisiting schedules, either hourly or weekly. and the maximum and mean number of males recorded. Revisit schedule had no detectable effect on numbers of either species recorded, regardless of whether the fixed radius was 50 or 100 m or whether count duration was 5 or 10 min. For juncos, the maximum number of birds detected using an hourly revisit schedule with a 100-m fixed-radius count circle and a 5-min or 10-min count duration provided close matches to the density estimated by intensive territory mapping of this color-banded population (0.398 males/ha or 0.298 males/ha respectively. versus 0.325 known breeding males/ha). When revisiting count stations is desirable. the use of a l-h revisit schedule provides an economical way to increase number of visits, with no apparent reduction in precision or accuracy of the estimate.

MAIS

***Drapeau P, Leduc A, McNeil R. Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships. *Journal of Avian Biology* 1999; 30(4):367-82.

Useful sampling guidelines have recently been provided to improve the precision of bird population parameter estimates from point count data. Less attention has been given, however, to the issue of accuracy or completeness of counts at each sampling point. While it may not be critical in studies that compare average counts among study plots, completeness of counts at the level of individual points may pose several problems in studies that assess

relationships between response variables (species' occurrence or abundance) and explanatory variables (vegetation structure, size and isolation of the fragment, proportion of interior habitat) on a point by point basis. Reliability of models in such studies is greatly dependent on the accuracy of counts at each point. We examined how bias of incomplete counts could be minimised through refinements of the point-count method. Six forest types of the northeastern deciduous forest in Quebec (Canada) were intensively surveyed during an entire breeding season. Census performances of the point-count method for measuring species richness at individual points were assessed by resampling the original data set for a simulated census protocol of two visits at a point. Effects of daily variation, time of season, time of day, and count duration were tested. Census performances of counts conducted the same day were significantly poorer than counts from different days. Census performances were influenced by the time of season during which counts were conducted. When pooled across habitats, census performances for counts that combined visits at the beginning and at the end of the breeding season were significantly better than counts that were concentrated in either one of these periods. The 05:00 to 08:30 morning period yielded the best results for five of the six habitats. Census performances in open field were, however, significantly better during the first sampling period (04:30), suggesting that bird censuses in open habitats could be initiated before sunrise. Longer counts (25 and 20 min) greatly improved species richness estimates at a point. For studies that focus on comparisons at the scale of individual points, longer counts are preferable to short counts (15 and 10 min). We stress the importance of the scale (study plots or individual points) at which statistical analyses of point count data are conducted in the decision-making process of point count sampling procedures.

Par ailleurs, des durées longues posent un problème statistique : en théorie, les oiseaux devraient être fixes lors du décompte, or les oiseaux se déplacent et on détecte les oiseaux souvent seulement une fois qu'ils sont à proximité. Il en résulte que l'on peut sur-estimer des densités avec des durées longues.

Je n'ai pas de position de principe sur la question de la durée des relevés, mais je ne suis pas certain qu'il y ait un grand avantage à effectuer des relevés plus longs. Quitte à intensifier l'effort de prospection, d'autres voies seraient peut-être plus intéressantes, comme des relevés de nuit et/ou de la repasse pour les pics –lesquels sont souvent mal détectés du fait qu'ils ne chantent pas et que leur reproduction est précoce.

**Annexe 7.3 : Comité de pilotage du
8 avril 2013, ONF Paris**

Troisième Comité pilotage du projet GNB (Gestion, Naturalité, Biodiversité) 08/04/13 ONF - Paris

Présents :

- Irstea Nogent : Frédéric Gosselin, Yoan Paillet, Coryse Pernot, Aurélie Bouvet, Sylvain Delabye
- IDF : C. Gauberville,
- Ministère écologie : Sabine Moraud
- ONF : Michel Hermeline, Vincent Boulanger, Patrice Hirbec
- RNF : Nicolas Debaive
- GIP-ecofor : Guy Landmann

I Point sur avancement projet

I.A Retour sur le compte rendu du second comité de pilotage : (FG)

Durée de relevés des oiseaux (5 minutes) : Frédéric Archaux a fait une réponse par mail suite au second comité de pilotage. En termes de coût/bénéfice, la durée de 5 minutes est bonne pour les passereaux, moins bonne pour les autres oiseaux (cf. mail envoyé). Par ailleurs si on allonge le relevé on risque de compter plusieurs fois le même individu et donc d'avoir de moins bonnes estimations de l'abondance.

Labours de sanglier : il avait été question d'adjoindre une caractérisation des labours par les sangliers dans le cadre de la thèse de Liping Wei. Cela ne sera pas fait dans le cadre de la thèse de Liping Wei et est en réflexion pour le projet GNB-sol (une centaine de placettes), si on trouve un bon protocole.

Variation biogéographique de la réponse de la biodiversité à l'arrêt de l'exploitation. Il est prévu de prendre en compte dans les analyses une réponse différenciée de la biodiversité suivant l'opposition plaine/montagne et suivant un gradient de continentalité.

I.B Avancement du terrain (YP)

L'avancement du terrain est résumé dans le tableau ci-dessous :

		RELEVES								
Massifs	Placettes	Dendro	Cervidés	Flore	Oiseaux	Carabes	Coléos sapros	Chiro	Bryo	Myco
Auberive	24	2008	2009	2008	2009	2009	2009	2009	2012	2010
Fontainebleau	29	2008	2009	2008	2009	2008	2008	2009	2011	2009
Ventron	8	2008	2009	2008	2009	2009	2009	X	2009	2008
Ballons Comtois	16	2010	2011	2010	2011	2010	2010	X	2011	2010
Citeaux	12	2010	2011	2010	2011	2010	2010	2010	2011	2011
Combe-Lavaux	8	2010	2011	2010	2012	2010	2010	X	2011	X
Chizé	24	2010	2010	2010	2011	2010	2010	2011	2011	2011
Engins	10	2011	2013	2012	2012	2011	2011	X	2013	2012
Bois du Parc	10	2011	2012	2011	2012	2011	2011	X	2013	X
Haut Tuileau	14	2011	2012	2012	2011	2011	2011	2011	2013	2012
Ventoux	10	2011	2012	2011	2012	2011	2011	X	2012	2012
Lure	8	2011	2012	2012	2012	2011	2011	X	2012	2012
Rambouillet	16	2012	2013	2012	2012	2012	2012	2012	NP	2012
Verrières	8	2012	2013	2012	2012	2012	2012	2012	2013 ?	2012
Haute Chaîne Jura	16	2012	2013	2013	2013	2013	2013	X	NP	NP
Total	213	213	213	213	213	213	213	127	181?	179

Nous évoquons par ailleurs ce qui est prévu pour GNB+ (poursuite de GNB par l'ONF financé par le Ministère de l'Ecologie dans le cadre d'une MIG) :

		RELEVES								
Massifs	Placettes installées	Dendro	Cervidés	Flore	Oiseaux	Carabes	Coléos sapros	Chiro	Bryo	Myco
Anost	8	2013	2014	2013		2013	2013			
Chatillon	8	2013	2014	2013		2013	2013			
Parroy	8	2013	2014	2013	2013	2013	2013			2013
Aigoual	24?	2014?	?	?	?	?	?	?	?	?
Gorges Frau	12?	2014?	?	?	?	?	?	?	?	?
Total	60?	60?	60?	60?	60?	60?	60?	60?	60?	60?

I.C Point sur les productions (FG et YP)

Sur l'aspect formation par la recherche, 4 masters 2 terminés ont eu lieu dans le cadre de GNB.

Master 2 "Conservation de la biodiversité" de l'Université de Montpellier 2 de Maude Toigo (2011) : "Diversity of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): does forest management matter ?," master thesis, Université Montpellier 2, master 2 (BIODIV).

Master 2 Environnement & Aménagement, Spécialité Biodiversité, Ecotoxicité, Ecosystèmes (BEE), Parcours Conservation et Restauration de la Biodiversité (CRB), de l'Université de Metz de Coryse Pernet (soutenu automne 2012): « Comparaison de structure et de biodiversité entre des forêts exploitées et non exploitées en France : bilan des données acquises et premières perspectives »

Master 2 Statistiques Appliquées (Université Strasbourg) de Yannick Saas (soutenu automne 2012): « Modèles statistiques spatialement explicites de données de comptage: analyse bibliographique et comparaison de différentes approches »

Master 2 SILAT (Montpellier) de Carole Madiou (soutenance Automne 2012): « Suivi de la dynamique temporelle du couvert forestier par analyse photogrammétrique »

Il y a un master 2 et un master 1 en cours.

Deux articles scientifiques ont été publiés :

Toigo, M., Paillet, Y., Noblecourt, T., Soldati, F., Gosselin, F., and Dauffy-Richard, E. (2013). Does setting aside forest reserves matter more than habitat characteristics for ground beetles (Coleoptera: Carabidae)? *Biological Conservation*, **157**:215-224.

Gosselin, F. (2012) Improving Approaches to the Analysis of Functional and Taxonomic Biotic Homogenization: beyond Mean Specialization. *Journal of Ecology*, **100**:1289-1295.

ainsi que 3 articles techniques :

Gosselin, F., Paillet, Y., Hirbec, P., and Debaive, N. (2011). La fréquence des micro-habitats sur les arbres est-elle vraiment liée au mode de gestion? *Espaces Naturels*, **36**:28.

Gosselin, F., Gosselin, M. & Paillet, Y. (2012) Suivre l'état de la biodiversité interspécifique en forêt pour enrichir le système d'indicateurs de gestion forestière durable : Pourquoi? Quoi? Comment?. *Revue Forestière Française*, **64**, 5 : 683-700.

Voiry, H. & Gosselin, F. (2012) Protocoles d'inventaires mycologiques en réserves forestières - retour d'expérience du réseau Mycologie de l'ONF dans les Réserves biologiques. *Rendez-Vous Techniques*, **35**:68-73.

Au niveau des articles à venir :

- * deux articles (un technique, un scientifique) sur les données dendrométriques de GNB suite au stage de Coryse Pernot.

- * un article scientifique sur les méthodes d'analyse de données spatialisées pour données de comptage, suite au stage de Yannick Saas

- * plusieurs articles scientifiques sur les microhabitats dont un sur l'effet observateur (cf. présentation au 2nd Copil).

- * un article sur la flore vasculaire suite à la collecte des nouvelles données en 2013.

Globalement, le projet avance correctement avec quelques retards notamment sur la méta-analyse et sur le travail autour d'hypothèses a priori. Nous discutons de certaines des avancées du projet sur les points évoqués ci-dessus.

I.D Point sur l'évaluation intermédiaire (FG)

Globalement, l'avis de l'évaluation intermédiaire a été positif. 3 suggestions et 1 recommandation nous ont été faites que nous avons discuté au CoPil :

Suggestions - Améliorer le cadre conceptuel de l'étude : une réflexion sur le cadre conceptuel de l'étude serait à suggérer, notamment autour de la notion de « naturalité », qui est peut-être moins ancrée dans le débat scientifique que celles de « perturbation » et de « résilience ».

Nous avons beaucoup discuté cette suggestion avec des avis variés. Nous avons finalement reformulé la suggestion en la recentrant en premier lieu sur la sphère francophone et le domaine « technique » plus que « scientifique ». Donc en premier lieu ce thème sera abordé lors de la conférence de Chambéry en septembre 2013 puis lors de la synthèse technique début 2014. Les problèmes soulevés par le Copil du concept de naturalité sont (i) la difficulté des références (mais avec des avis divergents là-dessus) ; (ii) l'absence fréquente dans l'utilisation du concept de seuil ou de précision sur le

« jusqu'où faut-il aller » en termes de naturalité. Un autre lieu de débat pourrait être le groupe UICN sur la naturalité.

Démontrer la validité de l'IBP : l'analyse d'un effet notateur sur l'IBP est certes utile, mais elle concerne la précision de la méthode, non pas sa pertinence. Il serait peut-être plus urgent d'en démontrer la validité, c'est-à-dire sa capacité à bien rendre compte de la diversité biologique locale, via par exemple des tests de corrélation avec la richesse spécifique de divers groupes taxinomiques. Les données acquises dans le cadre du projet GNB devraient permettre ce type d'exercice.

Des avis différents ont aussi émergé sur le sujet : d'abord, l'IBP est-il un outil à valider scientifiquement ou avant tout un outil de sensibilisation ? Ensuite, GNB est-il le lieu pour valider l'IBP, sachant que Laurent Larrieu prévoit un travail sur le sujet incluant les données GNB mais incluant aussi d'autres données ? Nous avons conclu que nous calerons le lien entre IBP et biodiversité sur une centaine de placettes, en faisant figurer le travail dans le rapport final et en mentionnant le travail plus large de Laurent Larrieu. A priori, pas de publication scientifique sur le sujet n'est prévue.

Envisager des rapprochements méthodologiques : les liens avec d'autres projets BGF pourraient être renforcés, aussi bien sur la question des indicateurs indirects de biodiversité que sur les effets à long terme de la gestion sur la biodiversité des forêts. Plusieurs projets utilisent des approches similaires (méta-analyse, statistiques,...) qu'il serait intéressant de confronter.

Nous estimons avoir déjà contribué à ce thème (formation aux statistiques Bayésiennes effectuée), ou allons le faire (participation à l'animation multitaxonomique et à l'atelier méta-analyse).

Recommandations - Nombre de résultats attendus sont susceptibles d'apporter une pierre en direction de l'amélioration de la gestion forestière, en précisant, par exemple, de quelle manière imiter les processus censés réguler la biodiversité en forêt non gérée, si l'intérêt est avéré, et pour quel (s) groupe(s). Comment optimiser en présence d'exigences contradictoires ? Comment intégrer au quotidien des règles dérivant, par exemple, du pilotage d'une partie de la biodiversité par des critères purement dendrométrique ? etc.

Le comité est globalement d'accord pour dire que le travail d'optimisation n'est pas à faire dans le cadre de GNB et pourrait être envisagé par ailleurs. On essaiera essentiellement de prendre en compte les demandes des gestionnaires à travers la question des indicateurs, dont certains utiliseront des variables appréhendées par les gestionnaires.

II Point sur la fin du projet (programme de travail futur)

II.A Organisation d'une réunion de travail du groupe recherche (FG)

La réunion aurait lieu en juin 2013, pendant un jour, à Nogent sur Vernisson (Irstea). Les objectifs en sont :

- Présenter les résultats des différents volets
- Prévoir l'organisation et le calendrier pour le rapport final
- Discuter des méthodes d'analyse et des couplages (abrouissement/flore et carabes, méta-analyse/biodiv, photos aériennes/biodiv)
- Discuter des valorisations collectives (yc autorat)

II.B Programme de travail 2013 (FG)

II.B.1 Méta-analyse

Cette partie du projet est en retard. Si l'interrogation primaire est effectuée, la méta-analyse elle-même arrivera en fin de projet et sera moins connectée que prévu au reste du projet (sauf peut-être pour la partie myco/bryo et peut-être avifaune/chiro). Le stage M1 de Sylvain Delabye contribuera à cette méta-analyse pour la partie bryologique, mycologique et lichens. Il devrait aussi aider à travailler sur les hypothèses myco et bryo.

On vise de soumettre la publication fin 2013.

II.B.1 Effet observateur

Les travaux sur les effets « observateur » sont en cours pour l'IBP et la bryologie. Par contre, ils ont été abandonnés sur la mycologie, faute de temps du côté du réseau mycologique. Il n'y a pas de travail prévu sur l'effet observateur sur les relevés dendro (question de Nicolas Debaive). Par contre, a été ajouté le travail sur l'effet observateur sur les relevés micro-habitats.

II.B.1 Protocole de caractérisation du régime de trouées

Le travail est en retard sur ce sujet, le CDD étant recruté avec du retard. Le CDD modifiera et appliquera le protocole sur la plupart des massifs de plaine et travaillera avec M. Fuhr (Irstea Grenoble) à une adaptation sur les massifs de montagne. Il travaillera aussi sur une publication de la méthode.

II.B.1 Méthode statistiques

Après le travail sur le test des méthodes géostatistiques sur données de comptage, le second travail prévu dans le projet est le développement de méthode MCMC adaptatives et

assez souples. Elle est en cours de développement et là encore on prévoit une publication pour fin 2013.

II.B.1 Analyse de données taxonomiques

Nous sommes bien avancés globalement par rapport à ce qui était prévu pour la partie d'analyse comparant des modèles explicatifs écologiques pour expliquer les variations de biodiversité. Un petit peu moins pour le travail autour d'hypothèses a priori.

L'analyse des données sur les Coléoptères saproxyliques est pour partie intégrée à la thèse de Guilhem Parmain. 3 à 4 publications utilisant les données GNB sont prévues, sous la responsabilité de Christophe Bouget.

L'analyse des données mycologiques et bryologiques se fera à l'automne 2013 après le stage de Sylvain Delabye (Master 1) sur la méta-analyse bryo/myco et les hypothèses relatives à ces deux groupes. Les responsables sont respectivement Frédéric et Marion Gosselin.

L'analyse des données chiro et oiseaux se fait dans le cadre du stage de Master 2 d'Aurélié Bouvet. Différents groupes écologiques sont définis pour ces taxa, ainsi que différentes variables explicatives (liées au paysage, à la dendrologie et à la gestion). La discussion tourne autour de l'ajout du trait « groupe successional » pour les oiseaux, qui pourrait être supérieur aux traits écologiques pour l'instant sélectionné (CG, VB). Les responsables pour ces deux groupes côté Irstea sont Frédéric Archaux et Yoan Paillet.

L'analyse des données sur les plantes vasculaires se fera après le dernier massif effectué (Haute Chaine du Jura). Les premiers résultats indiquent une relation négative de la richesse spécifique à la surface terrière en plaine seulement, pas d'effet entre richesse des différents groupes écologiques et gestion et enfin des traits moyens des communautés floristiques différents entre forêts exploitées et non exploitées. Le principal responsable Irstea pour la valorisation des données sur les plantes vasculaires est Yoan Paillet.

Pour ce qui est de l'analyse multi-taxonomique, elle se fera pour le moment dans le cadre du rapport pour BGF puis peut-être d'une publication technique. L'accent sera mis d'une part sur la comparaison entre groupes taxonomiques de la magnitude des effets et sur la comparaison des différents modèles explicatifs.

En résumé, le travail prévu dans GNB sera globalement effectué avec quelques modifications et quelques articulations moins fortes que prévues. Le niveau de publication sera au moins équivalent à ce qui était annoncé.

II.A Restitution ONF 2014 (PH)

Il s'agit de présenter les résultats de GNB à un public de personnels ONF et d'extérieurs, à Paris en salle, durant une journée (9h30 à 16h30). Il s'agit d'une demande des directeurs forêt de l'ONF. Il s'agit de présenter les résultats depuis 2008, de donner les réponses apportées par GNB ainsi que les nouvelles questions issues du programme. Globalement, quel est l'apport de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité ? Quel lien entre la biodiversité et les différents éléments de « structure » forestière ? Enfin, il faut laisser place au débat durant cette journée.

RNF est aussi intéressé par cette restitution : une autre restitution est-elle prévue ? Il y aura aussi la restitution dans le cadre de BGF mais qui sera beaucoup plus courte pour GNB.

Patrice Hirbec souhaite la mise en place d'un comité d'organisation. Il faut réserver 6 mois à l'avance. Frédéric Gosselin propose de se réunir en Septembre 2013 pour viser Mars 2014 pour la restitution. Tabler sur environ 100 personnes. Les personnels RNF pourront venir.

Vincent Boulanger insiste sur la difficulté à cadrer le plus possible les interventions. Nicolas Debaive se pose la question d'adosser la manifestation à une réunion du CNRB de l'ONF.

La réunion sera enregistrée. Nous avons discuté par ailleurs d'une restitution écrite soit dans RDVT soit dans les dossiers forestiers. Vincent Boulanger pense que les Dossiers Forestiers seraient plus adéquats, pour une compilation d'articles techniques.

III Suite de GNB

III.A GNB-MIG (PH-SM-FG)

Il était initialement prévu que l'ONF effectue 100 placettes, mais une réduction est en cours suite à des réductions de financement et au retard de mise en place du projet.

Sabine Moraud est étonnée du coût. Celui-ci permettra-t-il bien un rééquilibrage vers la montagne ? L'objectif est d'optimiser le programme pour compléter les manques identifiés.

Coryse Pernot transmettra les protocoles et les consignes de saisie dendro.

III.B Projet GNB-sol (convention DEB-Irstea) (FG)

La thèse de Liping Wei sur le lien entre dendrométrie, tassement du sol et plantes vasculaires incorporera environ 50 placettes GNB. En parallèle au moins 100 placettes

GNB seront analysées pour ce qui est de la chimie et la physique du sol (et particulièrement du carbone) par Irstea Grenoble.

III.C Contacts étrangers (YP)

Deux colloques, où les résultats de GNB seront présentés, sont prévus : l'un en Autriche, l'autre en Ukraine.

Il y a par ailleurs des contacts avec des collègues tchèques qui seraient intéressés pour venir faire du dendrocarottage sur des arbres dans des RBI

III.D Discussion générale

Quel est l'avenir de GNB avec ces nouveaux contacts ? Pour l'instant nous avons surtout discuté du lien entre GNB et les projets de suivi de la biodiversité forestière, suite au colloque de Montargis.

Nous avons ensuite discuté de la valorisation des protocoles mycologique et bryologique. Il faudrait penser à faire un recueil des protocoles pour que les réseaux de naturalistes et d'espaces protégés en général se les approprient. Pourrait-on les mettre dans la publication technique (dossier forestier), en même temps que les résultats ? Nous avons aussi parlé de publication dans la RFF (notamment pour les protocoles bryo et myco).

Il faudra faire un calendrier pour GNB-MIG. Sur l'aspect analyse de données il est convenu qu'elle soit faite par Irstea dans le cadre de la prochaine convention DEB-Irstea 2015-2017.