



HAL
open science

Réponse des coléoptères saproxyliques aptères aux perturbations anthropiques des forêts et des paysages

Eugénie Cateau

► **To cite this version:**

Eugénie Cateau. Réponse des coléoptères saproxyliques aptères aux perturbations anthropiques des forêts et des paysages. Sciences agricoles. Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, 2016. Français. NNT : 2016INPT0045 . tel-02796092v2

HAL Id: tel-02796092

<https://hal.inrae.fr/tel-02796092v2>

Submitted on 17 Oct 2023

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.



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou spécialité :

Agrosystèmes, Écosystèmes et Environnement

Présentée et soutenue par :

Mme EUGENIE CATEAU

le vendredi 1 avril 2016

Titre :

REPONSE DES COLEOPTERES SAPROXYLIQUES APTERES AUX
PERTURBATIONS ANTHROPIQUES DES FORETS ET DES PAYSAGES

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

Département Sciences Sociales, Environnementales et Biodiversité (SSEB-EIP)

Directeur(s) de Thèse :

M. HERVE BRUSTEL

Rapporteurs :

M. HERVÉ JACTEL, INRA BORDEAUX

M. MARC DUFRENE, UNIVERSITE DE LIEGE

M. PIERRE ZAGATTI, INRA VERSAILLES GRIGNON

Membre(s) du jury :

M. THIBAUT LACHAT, WSL, Président

M. HERVE BRUSTEL, INP TOULOUSE, Membre

M. MARC DECONCHAT, INRA TOULOUSE, Membre

Résumé

Dans un contexte de changement climatique, des dispositifs sont mis en place par les politiques publiques pour permettre le déplacement de la biodiversité et la recolonisation de nouveaux milieux (TVB, trame de vieux bois...). Ces dispositifs semblent adaptés pour les espèces animales les plus mobiles. Or, les espèces ayant une faible capacité de déplacement représentent un enjeu important pour l'efficacité des dispositifs mis en place. Un grand nombre de ces espèces demeurent aujourd'hui mal connues.

En forêt, les coléoptères saproxyliques aptères de litière sont des espèces ayant des capacités de déplacement et de dispersion limitées en raison de leurs petites tailles, de leurs aptérismes et de leurs exigences trophiques. Ces espèces constituent le modèle biologique de cette étude pour comprendre comment des espèces à faible capacité de déplacement peuvent évoluer dans les forêts et les paysages anthropisés, dans l'espace et le temps.

L'échantillonnage par tamisage de litière de dix arbres par peuplement en utilisant un Winkler et une extraction par Berlese, a montré une puissance d'échantillonnage moyenne de 97.2% pour six forêts. Des relevés mensuels sur deux ans ont permis de caractériser la phénologie des espèces, à savoir qu'elles i/ sont présentes dans la litière toute l'année, ii/ sont davantage abondantes au printemps et en automne et iii/ ne présentent pas de variation inter-annuelle.

Nous avons comparé la richesse spécifique et la répartition des espèces, entre les forêts subnaturelles et les peuplements exploités des montagnes Pyrénéennes. Ceci a montré que les espèces sont peu impactées par l'exploitation sylvicole traditionnelle, mais présentent une grande variabilité de répartition qui semble liée à l'impact anthropique passé. Le paysage fragmenté des Coteaux de Gascogne s'est avéré être très pauvre en coléoptères saproxyliques aptères. Étonnamment, dans ce territoire, les répartitions des espèces sont mieux expliquées par les caractéristiques des paysages que celles des forêts. Pour la moitié des espèces, leurs répartitions sont mieux expliquées par la composition du paysage en 1850 que celle d'aujourd'hui. Un seuil critique de 15% de proportion de forêts dans le paysage en 1850 a pu être mis en évidence pour une espèce (*Dienerella clathrata*). Nous avons montré que les espèces sont capables (au moins) de se déplacer à travers les haies, quelles que soient les caractéristiques de ces dernières. Si les espèces étaient présentes dans la forêt connectée à la haie, elles ont été échantillonnées dans cette dernière. Les capacités de déplacement de trois espèces ont été étudiées en laboratoire et montrent une vitesse moyenne de 1,6m.h⁻¹. Ces deux éléments confirment le fait que ces espèces sont mobiles dans le paysage.

L'ensemble de ces résultats, ainsi que le fait que les territoires les moins anthropisés soient les plus riches en coléoptères saproxyliques aptères, nous amènent à conclure que ce groupe taxonomique supporte bien les impacts humains de faible amplitude spatiale et temporelle, mais qu'ils sont peu résilients à une anthropisation importante dans le temps et dans l'espace.

Mots clés : biodiversité, dispersion, ancienneté, maturité, perte d'habitat.

Abstract

To enable species migration in a global warming context, public policies try to improve European natural network (Green and Blue infrastructure, old trees network...). These measures might be adapted to the high-dispersal species, but there is a lack of knowledge concerning the ability of the low-dispersal species to move using these networks. Lots of these species remain poorly known.

Considering forest ecosystems, flightless saproxylic beetles are supposed to be dispersal limited species because of they are small, unable to fly and have trophic exigencies. The aim of this study is to understand how dispersal limited species evolve temporally and spatially in the landscape.

Flightless saproxylic beetles have been sampled by sieving litter in front of ten trees per stand, using a modified Winkler and extracted through an adapted Berlese. This standardization of the methods lead to sample an average of 97,2% of the species targeted in each forest. A monthly survey during two years has shown that the species are present in the litter throughout the year and that they are stable over two years. The best season to sample them appeared to be autumn and spring.

Comparison between old growth forests and harvested stands in the French Pyrénées has shown that harvesting does not impact significantly the target species. Their repartitions were highly different between the studied valleys, which is assumed to result from the difference in the past human impact.

In the highly fragmented landscape (Coteaux de Gascogne, SW France), very few flightless saproxylic species have been sampled. Surprisingly, this experiment has shown that the landscape characteristics explain better these dispersal limited species' repartitions than the forest characteristics. For half of them, landscape composition in the 1850's explain better the repartition than the current one. A threshold of 15% of forest cover appeared to be determinant for one species (*Dienerella clathrata*).

We showed that the studied species use the edges (at least to move through them) whatever their characteristics may be. As soon as they are present in the forest, they are in the connected edge. Moving abilities of 3 species have been approached by measuring the running speed in laboratory. This experiment showed a mean of running speed of 1,6m.h⁻¹. These different elements lead us to conclude that the flightless saproxylic beetles are mobile in the landscape.

All these results, and the fact that species richness is correlated to the landscape anthropisation, leads us to conclude that this taxonomic group can support human impact at small spatial and temporal scale, but are poorly resilient to large and long anthropisation.

Key words: biodiversity, dispersal limited species, ancientness, maturity, habitat loss

English tittle: Flightless saproxylic beetles' response to human impact on forest and landscape.

Remerciements

Un travail de thèse est long et difficile pour le thésard, mais c'est son propre choix. En revanche, pour toutes les personnes qui ont accompagnées (et parfois subi) ce travail, ces années ont également été difficiles, sans que le choix ne leur incombe totalement. C'est pourquoi je pense qu'il est important de leur rendre hommage et de les remercier, car sans eux, ce travail n'aurait pas été ce qu'il est. *NB : Certaines personnes étant remerciées pour plusieurs raisons, j'invite le lecteur à parcourir cette partie rapidement dans sa globalité. J'invite également tous les lecteurs à lire le dernier paragraphe.*

Je tiens à remercier...

Hervé pour m'avoir permis de réaliser ce travail, pour la confiance immédiate qu'il m'a accordée. Pour l'autonomie qu'il m'a laissée et le recadrage qu'il a su apporter aux moments opportuns. Merci de m'avoir fait découvrir le monde passionnant des coléoptères saproxyliques (car les *Acalles* sont tout aussi "choupi" que les ptinides). Merci pour les discussions tellement enrichissantes sur la biologie de la conservation et la protection des écosystèmes. Merci d'avoir été mon mentor et toujours de bons conseils tant professionnel que personnel. Je ne doute pas que le travail réalisé ici marque le début d'une collaboration à long terme.

Jean Daydé et **Michel Roux** pour m'avoir accordé la possibilité de faire ce travail. Merci à l'école d'ingénieur de Purpan, à la région Midi-Pyrénées et au MNHN de l'avoir financé.

Marc Dufrière et **Pierre Zagatti** pour avoir accepté d'évaluer ce manuscrit de thèse. **Marc Dufrière**, **Pierre Zagatti**, **Hervé Jactel**, **Thibault Lachat** et **Marc Deconchat** pour avoir accepté d'évaluer mon travail en faisant partie du jury lors de la soutenance de thèse.

Les membres du comité de pilotage **Christophe Bouget**, **Laurent Larrieu**, **Olivier Courtin**, **Daniel Vallauri**, **Antoine Brin**, **Jean-Marie Savoie** pour leurs conseils, regards critiques et remarques pertinentes.

Peter Stüben et **Romain Chambord** pour leur apports de connaissances sur les coléoptères saproxyliques aptères. Merci également à **Jean-Luc Dupouey** pour nos échanges sur l'ancienneté des forêts. **Laurent Lathuillère** et **Maud Gironde** pour la chasse à la Rosalie.

Philippe Janssen, **Marc Fuhr** et **Christophe Bouget** pour la collaboration réalisée, l'article co-écrit, le terrain, les expériences et les moments sympathiques partagés.

L'ensemble de l'UMR **Dynafor** pour le formidable accueil, l'intérêt marqué porté aux *Acalles* (!), leur réel soutien et pour la formation en tant que représentante des doctorants. Merci à tous de la considération et de l'écoute que vous portez aux doctorants et des moyens mis en œuvre pour que le doctorat se passe le mieux possible. Vous avez apporté beaucoup à cette thèse, tant sur le fond que sur la forme, grâce aux collaborations, aux séminaires, aux "planches", à la très bonne ambiance ou même aux simples conversations de couloir. Un remerciement particulier à Sylvie Ladet, qui a la capacité de

produire des cartes et faire des calculs sur SIG plus vite que son ombre et toujours avec gentillesse. Merci également à tous les doctorants de l'unité (en particulier les incondi-tionnels : Romain, PA, Martin, Nicolas, Mailys) pour les réunions paté – saucisson qui aident à relativiser nos travaux, et remontent le moral ! Je remercie également Martin Vi-gan d'avoir partagé avec moi l'expérience d'être représentant des doctorants et de m'avoir parfois remplacée au pied levé.

L'ensemble du personnel du **CREN Midi-Pyrénées**, en particulier **Nicolas** Gouix, **Daniel** Marc et **Samuel** Danflos pour nos collaborations et les échanges sympathiques.

Jean-Marie Savoie pour son enthousiasme infini, pour m'avoir fait découvrir les plus belles forêts des Pyrénées et leur écologie. **Lionel Valladares** pour avoir toujours accepté d'aller sur le terrain avec moi (même sous la pluie... *que* sous la pluie ?), pour sa bonne humeur et toutes ses connaissances sur les coléoptères. **Antoine Brin** pour ses nom-breux conseils avisés tant en statistiques qu'en stratégies, toujours donnés avec le sourire. Réaliser ma thèse dans l'équipe biodiversité a été un vrai point positif tant profession-nel, grâce à vos profils complémentaires, que personnel, grâce aux bons moments partagés.

Laurent Larrieu et **Daniel Vallauri** pour avoir été mes mentors forestiers, pour les conseils, le temps passé à relire et corriger ma prose, les connaissances indénombrables qu'ils m'ont apportées. Merci **Daniel** pour avoir cru en moi, dès mon stage de fin d'étude, de m'avoir guidé jusqu'à la thèse, accompagné pendant et d'être toujours aussi disponible. Merci **Laurent** pour ton intérêt, ton accompagnement de près tout au long de cette thèse et pour la relecture critique du manuscrit au pied du sapin de Noël.

Olivier Courtin pour les « acalles party », les sorties terrains, sa bonne humeur imperturbable, ses nombreuses connaissances et conseils. Un grand merci pour les ex-périences réalisés avant le début de ma thèse, permettant à celle-ci de démarrer le plus rapidement possible et dans les meilleures conditions. Merci de ton implication.

L'ensemble des personnes qui m'ont aidée dans l'écriture des articles par leurs conseils, leurs patience, leurs relectures et leurs critiques : **Hervé Brustel**, **Pierre Alexis Her-rault**, **David Sheeren**, **Sylvie Ladet**, **Olivier Courtin**, **Laurent Larrieu**, **Daniel Vallauri**, **Julien Tourout**, **Baptiste Verneuil** et **Jean-Marie Savoie**. Travailler avec vous à l'écriture d'articles scientifiques a été parfois difficile, toujours un vrai plaisir et surtout, une réelle formation.

Adèle Binetry, **Nicolas Deffarge**, **Anais Nozeran**, **Baptiste-Brondon Ver-neuil**, **Yanis-Brondon Marcilleau**, **Efua Apetofia** et **Romane Nogaro** pour l'aide de terrain et bien plus : les bons moments, les remises en place, les crevaisons sur les routes forestières, l'apprentissage forcé de l'autodérision etc.. Merci à **Baptiste** d'avoir essuyé les plâtres et de m'avoir formée comme encadrante patiemment, gentiment et avec bonne humeur. Merci à **Romane** d'avoir apporté à ces derniers mois de bons moments et participé à l'acquisition de *bons* résultats.

Sophie, **Ana**, **Marielle**, **Hélène**, **Romain (P)**, **Mickaël**, **Simon-Guillaume**, **Jérémy**, **Claire** et **Jonas**, pour les moments de pause, de décontraction, de rigolade, d'énervement mais avant tout de partage. Merci pour ces soirées à refaire le monde, pour

ces dégustations de vin et ces parties de jeux. Merci **Sophie** pour ton énergie, ta motivation à organiser, pour nos partages de raz le bol et ton soutien dans les moments difficiles. Merci **Marielle** d'avoir pris le temps d'écouter sincèrement mes plaintes et d'avoir été de bon conseil. Merci **Hélène** pour la découverte de la mode et des vernis, pour ton regard critique sur la vie mais avant tout, merci d'être toujours authentique. Merci **Micka** pour nos réflexions politico-économico-sociales, tes très (très) nombreuses vanes et ta bonne humeur. Merci **Romain** pour ton théâtre d'impro permanent, tes merveilleuses imitations, tes réflexions pleines de bon sens, tes conseils avisés. Merci **Simon-Guillaume** pour les cafés renversés et les dédoublements de personnalité, les très nombreuses sources de fou-rires et les connaissances étymologiques partagées (cf « xylo »).

Ana et **Coralie** pour ces mois passés dans le bureau, où les séances de travail individuelles étaient entrecoupées de réflexions de groupe et, en soirée, avec de vraies parties de rigolades essentielles pour évacuer la pression. Merci pour votre bonne humeur, vos sourires, votre soutien, vos conseils et nos surnoms ridicules.

Maïlys, Léa, Sophia, Jérémie, Florian et **David-Alexandre** pour leurs considérations agricoles, leurs bonnes humeurs et les moments partagés. Maïlys, Léa et David-Alexandre, merci de m'avoir accueillie à la colloc et pour les kilos de pâtes à l'huile d'olive patiemment ingérés. Jérémie, merci de m'avoir fait découvrir le Yam's et pour les quelques mois de colloc vraiment supers. Sophia, merci de ne pas m'en avoir voulu et du lien que nous avons su garder.

Lionel, Matthieu et **Marie** pour les trop rares moments ensemble. Merci d'avoir été patient face à mon indisponibilité et de ne pas m'avoir oubliée malgré la distance et les longues périodes sans se voir.

Lydiane, Yoann, François, Antoine, Benoit, Romain (C), PA et **Simon** pour avoir supporté mes sautes d'humeur et m'avoir changé les idées au cours des soirées partagées. Спасибо за пиво и веселья на уроке русского. Merci à **Lydiane** d'être aussi merveilleusement disponible, patiente, drôle, et dont la présence est aujourd'hui si essentielle pour moi... et merci aux autres de nous avoir supportées! Merci **Romain** et **PA** pour leurs soutiens en statistiques. Merci **Romain** pour les moments « out » partagés, de ne pas avoir été jaloux du fait que les *Acalles* sont plus sexy que les *abeilles* et tous ces mots anatomiques répétés frénétiquement.

Outr', Poum-poum, New-New, Wiki, Blanket, Alice, Manion, super Tiang, Phil et Hugo (et Pierre) pour leur soutien à distance, leur amitié que je sais réelle et surtout, leur patience face à mon indisponibilité. Les années que nous avons partagées n'ont pas été que des moments faciles pour moi, mais c'est indéniablement grâce à vous qu'elles ont été heureuses. Merci à **Vianney** d'avoir fait l'effort de retenir le mot *Cryptorhynchinae* (mot dont il vient d'apprendre l'orthographe). Merci **Marion** pour ton indéfectible présence lors des moments de doute.

Mes amis de (très) longues dates : **Carole**, pour être toujours un des piliers de ma vie malgré les éloignements, 25 ans après notre rencontre ; **Elsa**, pour avoir supporté mes coups de gueule et fait partager les siens, pour s'être intéressée à mes travaux et m'avoir appris beaucoup sur la Dictyocaulose.

L'ensemble de la famille Legras : **Jean-Luc, Pascale, Thomas, Emilie, Timéo, Loubin, Antoine, Marie, Camille, Madeleine, Alice, Benjamin et Apolline** de m'avoir si gentiment accueillie, de m'avoir fait une place parmi eux et de s'être intéressé à mes travaux.

L'ensemble de ma famille, **Jeanine, Gabriel, Christiane, Bernard, Véronique, Hervé, Stéphane, Virginie, Louna, Eva, Youmi, Yannick, Dominique, Maxence, Sebastien, Jennifer** et **Laura** pour l'intérêt porté à mon travail et le soutien. Merci de m'avoir permis de grandir et de me construire dans un environnement familial aussi agréable et bienveillant. Merci à Véronique, Hervé, Louna et Eva de m'avoir supporté lors des concours. Merci à mon grand père de m'avoir donné le goût des arbres et à mon père le goût du bois.

Hadrien, pour avoir toujours montré un réel intérêt à mon travail, pour les discussions qui m'ont fait beaucoup avancer, pour ce qu'on a construit, ce qu'on a vécu, les épreuves que l'on a traversées et qui nous ont rendu plus forts, ensemble. Je te remercie énormément de ton implication et de tout ce que tu as fait durant toute la thèse, en particulier les derniers mois : ta patience, les relectures, les jus d'orange pressés tous les matins, les repas (chargés en légumes) délicieusement préparés, toute la gestion de la vie quotidienne etc... Merci pour nos fou-rires, nos lendemains difficiles, pour ta tête en l'air, tes monologues sur l'économie et la géopolitique, tant de petites choses qui font de nos moments ensembles de vrais instants de bonheur. J'espère entendre parler d'éco-géopolitique encore longtemps...

Mes parents pour leurs relectures, leurs conseils, leurs soutien tant matériel qu'intellectuel, mais surtout pour m'avoir toujours poussée au-delà de mes limites, toujours soutenue dans mes choix, pour leur amour sans limite. Sans vous, jamais je n'en serais arrivée jusque là. Merci **Papa** pour m'avoir inculqué l'esprit critique, la réflexion, le questionnement et la remise en question, dans tous les aspects de ma vie. Merci **Maman** d'avoir été si disponible, présente, bienveillante et aimante à chaque instant de ma vie. Il me faudrait un livre entier pour vous remercier. Ce n'est malheureusement pas l'objet ici, mais j'espère que ces quelques mots vous témoignent ce que je ressens.

Pour terminer, je souhaiterai me rappeler de la chance que j'ai de travailler sur une thématique qui me paraît essentielle pour la société d'aujourd'hui, mais surtout d'avoir pu accéder à ce niveau d'étude. Si en France et à notre époque, il est possible pour une femme de milieu modeste de réaliser un doctorat, cela n'a pas toujours été le cas et dans de nombreux pays c'est encore impossible aujourd'hui. Je souhaite ainsi remercier toutes les femmes, connues ou anonymes, qui ont fait avancer les mentalités, qui ont lutté au quotidien pour les droits des femmes et l'accès à l'éducation. Merci également aux hommes qui les ont soutenues et leur ont permis de se faire entendre. Je souhaite remercier en particulier **ma mère** et **ma grand-mère** que j'admire car elles se sont battues pour leur indépendance et leur autonomie, toutes ces choses qui sont autrement plus difficiles à obtenir qu'un diplôme de docteur...

À ma mère

"Pour obvier à tant de maux, Sire, nous demandons à être éclairées, à posséder des emplois, non pour usurper l'autorité des hommes, mais pour en être plus estimées, pour que nous ayons les moyens de vivre à l'abri de l'infortune ; que l'indigence ne force pas les plus faibles d'entre nous, que le luxe éblouit et que l'exemple entraîne, de se réunir à la foule des malheureuses qui surchargent les rues et dont la crapuleuse audace fait l'opprobre de notre sexe et des hommes qui les fréquentent."

Pétition des femmes du tiers état au roi, 1^{er} janvier 1789.

"Une simple expression me suffira à désigner ce qu'il nous manque : une conscience écologique. L'écologie est la science des communautés et la conscience de l'écologie est donc l'éthique de la vie en communauté."

Aldo Leopold, 1887-1948

Sommaire

Introduction générale	1
I État des connaissances	11
1 Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires des écosystèmes forestiers	12
2 L'écosystème forestier dans le paysage	40
3 Les coléoptères saproxyliques aptères de litière	49
II Méthodologie pour l'étude des coléoptères saproxyliques aptères de litière	63
4 Présentation des sites d'études	64
5 Récolte et analyse de données	72
III Développement méthodologique	79
6 Mise au point de la méthode d'échantillonnage	80
IV Traits biologiques des coléoptères saproxyliques aptères de litière	88
7 Phénologie des espèces étudiées	89
8 Répartition des coléoptères saproxyliques aptères de la litière dans un peuplement	97
V Influence des perturbations anthropiques sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière	104
9 Influence de l'exploitation forestière sur les coléoptères aptères de litière	105

10 Influences des discontinuités spatiales et temporelles sur la répartition des espèces	115
VI Déplacement et dispersion des coléoptères saproxyliques aptères de litière	128
11 Utilisation des haies par les coléoptères saproxyliques aptères	129
12 Capacité de déplacement des coléoptères aptères	139
VII Discussion générale	149
13 Éléments de discussions et perspectives	150
Conclusion générale	178
Bibliographie	178
ANNEXES	194
A Valorisations réalisées durant la thèse	194
B Liste des coléoptères saproxyliques aptères de France métropolitaine	198
C Comparaison des paysages de Grésigne, ses alentours et des Coteaux de Gascogne	204
D Manuscrit de l'article : Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in mountain mixed forest.	206
Liste des Abréviations	229
Table des matières	230
Table des figures	237
Liste des tableaux	238

Avant-propos

Entrée dans la thèse avec une formation d'ingénieur forestier, j'avais alors des notions de gestion, d'exploitation, d'économie et quelques notions de conservation. Cette formation m'a permis de comprendre les pressions qui pèsent sur la forêt : les pressions sociales, comme le typique "faire propre", et économiques, avec une rentabilité faible de l'exploitation, le cours du bois d'œuvre peu élevé, la montée du bois énergie et les difficultés d'exploitation.

Ayant toujours eu un intérêt pour l'écologie et la conservation des milieux naturels, mon stage de fin d'étude au WWF m'a permis d'appréhender la naturalité des écosystèmes et les pressions anthropiques qu'ils subissent. Ceci m'a convaincue de l'intérêt d'approfondir un sujet de thèse me permettant de me placer du point de vue de la biodiversité, pour comprendre l'impact de l'Homme sur cette dernière.

Quel groupe trophique peut permettre d'appréhender les impacts de l'exploitation forestière sur la biodiversité mieux que les saproxyliques ? Je me suis ainsi tournée vers l'équipe "Biodiversité et Entomologie" au sein de l'Ecole d'Ingénieur de Purpan pour monter ce sujet de thèse. Ceci m'a ainsi permis d'appréhender l'écologie à travers une discipline qui m'était inconnue : l'entomologie. Les résultats surprenants qui ont découlé des premiers travaux (expérience des Coteaux de Gascogne) ainsi que l'intégration à l'UMR Dynafor (dynamique et écologie des paysages agriforestiers) m'ont permis de m'intéresser à l'écologie du paysage.

La diversité des thématiques abordées durant cette thèse et ma formation initiale m'ont amené à percevoir la complexité des liens entre l'Homme, les paysages, les écosystèmes, notamment forestiers, et la biodiversité. Cela m'a convaincue de la nécessité de considérer plusieurs échelles, notamment spatiales et temporelles, pour réellement comprendre l'impact anthropique sur les écosystèmes.

Cette thèse m'a également permis de prendre part à la recherche scientifique et d'en per-

cevoir les outils, le fonctionnement, les pressions et les attentes. Côté à la fois le milieu de la **gestion** et celui de la **recherche** m'a convaincue de l'interdépendance de ces deux domaines pour que les deux soient efficaces et utiles à la société. J'ai malheureusement l'impression qu'il existe un certain cloisonnement entre ces deux domaines et que le partage des connaissances n'est pas aisé.

La thèse réalisée a fait suite à la parution de deux articles scientifiques (Buse, 2012 ; Horák et al., 2013), qui mettaient en évidence l'intérêt d'un groupe jusqu'alors peu étudié : les coléoptères saproxyliques aptères de litière. Les importantes lacunes de connaissances sur ce groupe ont amené à cette thèse un côté particulièrement **exploratoire**. Cette caractéristique, la diversité des profils des personnes du projet (forestier, entomologiste et écologue du paysage) ainsi que les premiers résultats, ont également amené une composante **pluridisciplinaire** marquée à ces travaux.

Différents atouts et contraintes ont découlé de cet aspect exploratoire et de cette pluridisciplinarité. Outre la publication de plusieurs articles scientifiques et de transfert, cette thèse m'a permis d'appréhender, et parfois d'approfondir, différentes thématiques et de diversifier mon profil. En revanche, ces deux caractéristiques ont rendu difficile la synthèse des résultats dans ce manuscrit. Certains choix, personnels (et probablement discutables), ont été faits dans l'objectif de faciliter la lecture et la compréhension de ce document.

Les exigences de forme et de fond des articles scientifiques m'ont paru mal adaptées à la restitution complète des résultats dans un manuscrit thèse. Certains résultats annexes (nombreux dans des travaux exploratoires) n'ont pas toujours leur place dans les articles scientifiques alors qu'ils sont importants pour la compréhension générale d'un manuscrit de thèse. Ceci, ajouté à la volonté d'une homogénéité de forme et de langage, m'a conduit à ne pas insérer les articles, publiés ou prêts à soumettre, tels quels dans ce document. Ils ont été retravaillés afin d'intégrer les résultats annexes, faciliter la lecture et éviter les redondances. L'objectif de cette écriture est donc de suivre un schéma de manuscrit de thèse classique (état de l'art, matériels et méthodes généraux, résultats et discussion générale). Il est à noter que la pluridisciplinarité de ce travail m'a cependant amenée à détailler certains points méthodologiques particuliers pour certaines expériences dans les résultats, à discuter les résultats individuellement au fur et à mesure et à les confronter en discussion générale.

Cette thèse se veut ainsi suivre un déroulement général classique, avec l'ajout de points de méthode et de discussion lorsque ceux-ci n'ont attiré qu'à certains résultats. Ceci a été réalisé afin de faciliter la compréhension et l'interprétation de ces derniers et la lecture générale du document.

Introduction générale

Contexte général et problématique

Déclin de la biodiversité L'écosystème est un ensemble formé d'êtres vivants (animaux, végétaux, champignons, micro-organismes), formant la biocénose, et de leur environnement (géologique, hydrologique, édaphique, etc), formant le biotope (Tansley, 1935). Les écosystèmes sont depuis toujours en perpétuelle évolution, que ce soit à l'échelle locale par des perturbations telles que le vent ou le feu, ou à l'échelle globale par les évolutions du climat et les successions de périodes glacières et inter-glacières. Depuis sa sédentarisation, l'Homme ne cesse de modifier, voire supprimer, les écosystèmes qui l'entourent pour adapter son milieu à ses besoins (Delcourt, 1987 ; Kaplan et al., 2009). Ces transformations ont évolué en intensité au cours du temps, mais sont, dans tous les cas, beaucoup plus importantes (en terme de rapidité, d'intensité et/ou d'étendue spatiale) que celles présentes dans la nature.

Le continent européen, très peuplé depuis la dernière glaciation, est particulièrement sujet à ces transformations anthropiques (Kaplan et al., 2009). Les siècles passés ont été marqués par de profondes transformations de la gestion et l'utilisation des territoires, essentiellement en lien avec la démographie et l'agriculture (Williams, 2000). Des évolutions démographiques découlent directement les évolutions des utilisations des sols, des écosystèmes et des territoires (Foster et al., 2003).

Avant la révolution industrielle et l'exode rural, soit avant le XIX^{ème} siècle, la population était essentiellement paysanne, provoquant une importante pression sur les écosystèmes et la diminution de la surface forestière au profit de la surface agricole (Etienne et al., 2013 ; Williams, 2000). Les territoires étaient alors très fragmentés, mais les parcelles plus petites qu'aujourd'hui. Les forêts étaient très exploitées, le bois constituant un matériau essentiel

pour la construction et le chauffage. Elles représentaient également une ressource de nourriture pour le bétail et étaient ainsi beaucoup pâturées (Williams, 2000). L'exploitation et le pâturage ont particulièrement uniformisés et appauvris les écosystèmes forestiers, limitant la régénération et supprimant une grande partie de la ressource, notamment en bois mort et en arbres matures (Bartoli, 2011). De nombreuses espèces ont ainsi vu leurs habitats ou sources de nourriture disparaître, et ont elles-mêmes disparu (Andrieu-Ponel et Ponel, 1999 ; Hättenschwiler et al., 2005 ; Samways et al., 2006).

Depuis la révolution industrielle, les campagnes sont moins peuplées. En plaine, l'amélioration des techniques agricoles a permis de diminuer la surface agricole au profit de la forêt sans perte de production alimentaire (Huguet, 1993 ; Koerner et al., 2000). La forêt est ainsi en augmentation, mais, en lien avec la mécanisation, la taille des parcelles agricoles a augmenté. En montagne, l'absence de main d'œuvre et les difficultés d'exploitation liées au relief ont conduit à l'exploitation uniquement des parcelles à faible pente grâce à la mécanisation, et à l'abandon des parcelles à forte pente. Ces abandons ont conduit à une recolonisation importante de la forêt.

En plaine, l'intensification des cultures et l'importante destruction des habitats naturels induisent un déclin de la diversité biologique, ou *biodiversité* (Chapin et al., 2002 ; Didham et al., 1996 ; Fahrig, 2003 ; Foley, 2005 ; Tschardt et al., 2002). La prise de conscience de ce déclin, relativement tardif d'ailleurs, a poussé les politiques publiques à avoir pour objectif de le réduire, voire de le stopper (Nations Unies, 1992 ; Nations Unies, 1999)

Politiques publiques mises en œuvre pour stopper le déclin de la biodiversité

Depuis les années 1960, les politiques nationales et internationales œuvrent pour maintenir la biodiversité, tout en conciliant avec les demandes des utilisateurs des territoires : agriculteurs, consommateurs, gestionnaires, naturalistes, etc (Création de parcs nationaux, ZNIEFF, Directive Habitat Faune Flore, Directive Oiseau, Réseau Natura 2000)(Conseil des Communautés Européennes, 1992 ; Le parlement européen et le conseil de l'Union Européenne, 2009). Cette évaluation et ce partage des territoires sont à l'origine de la création de différents concepts et outils de protection de la biodiversité :

- i) les cœurs de biodiversité sont des espaces suffisamment grands et comportant les caractéristiques et ressources nécessaires au maintien de populations des espèces ciblées (Lindenmayer et al., 2006). Les surfaces, caractéristiques des écosystèmes et

ressources nécessaires, sont propres à chaque espèce, et différents espaces protégés peuvent être sources d'espèces. Aujourd'hui, en France, le réseau Natura 2000, les cœurs de parcs nationaux, les réserves biologiques (intégrales ou dirigées), voire les ilots de vieux bois (de sénescence ou vieillissement) sont ou ont été mis en place pour assurer la fonction de cœur de biodiversité ;

- ii) les trames sont des espaces qui ne permettent pas le maintien de la population ciblée, mais qui doivent permettre le déplacement des espèces, d'un cœur de biodiversité à l'autre. Différentes échelles de trame existent aujourd'hui. A l'échelle européenne, la trame verte et bleue a pour but de permettre la migration des espèces dans le contexte de changement climatique. A l'échelle nationale, l'Office National des Forêts met en place les trames de vieux bois (ilots de sénescence et de vieillissement) et arbres "Bio" isolés. (ONF, 2009) Localement, les politiques peuvent favoriser la création ou le maintien des haies dans les paysages agricoles.

Limites des politiques publiques mises en place pour la biodiversité La première limite de ces outils de protection mis en place est temporelle. A chaque aménagement, soit tous les 15 à 20 ans, le maintien de la protection (réserves, ilots), ou les mesures de gestion (dans les parcs nationaux) peuvent être remis en cause. Quand on sait qu'il faut plusieurs centaines d'années à un peuplement forestier pour résorber les marques de l'exploitation (Bauhus et al., 2009), il est légitime de se poser la question de l'efficacité des outils développés.

La seconde limite de ces outils est spatiale. Ces outils de protection mis en place sont ponctuels et ont pour objectif le maintien d'une population à un endroit donné, sans condition sur la gestion des espaces non protégés. Or cette matrice a un effet sur la population et sur l'espèce à protéger (Lindenmayer et Franklin, 2003).

La troisième limite porte sur la connaissance des écosystèmes et des besoins des espèces. Ces outils peuvent présenter *a priori* les caractéristiques, notamment de surface et de ressource, requises pour le maintien d'une population (une population peut se définir comme "un ensemble d'individus d'une même espèce occupant une niche dans une biocoenose" (Arnaud et Emig, 1986)). Or les écosystèmes sont particulièrement complexes, de part les nombreuses chaînes trophiques, cycles chimiques, associations d'espèces, leurs histoires... Il paraît ainsi légitime de s'interroger sur la pertinence de maintenir de manière ponctuelle

la ressource d'une espèce, ou d'un groupe d'espèces, ou sans considérer les autres caractéristiques dont cette espèce ou ce groupe a besoin. Or ces besoins sont méconnus pour de très nombreuses espèces et, au delà de l'espèce, le fonctionnement de l'écosystème lui-même présente encore de nombreuses zones d'ombre. Il paraît ainsi essentiel de connaître, comprendre et savoir évaluer ces qualités pour permettre une gestion et une protection pertinentes.

Les caractéristiques de l'écosystème forestier et les exigences des espèces Les lacunes sur ces deux thématiques sont immenses et le lien entre elles l'est également. Différentes caractéristiques des écosystèmes commencent à être discutées. Parmi celles-ci, au moins quatre peuvent être mises en lien avec les exigences des espèces :

- i) *la ressource trophique* : la présence, au sein de l'écosystème, de la nourriture en qualité et quantité suffisante pour maintenir une/des populations d'une/des espèces ciblées. L'exigence en quantité et qualité de la ressource est extrêmement variable d'une espèce à l'autre, même au sein d'un même groupe trophique ;
- ii) *l'habitat* : la présence des éléments de structure et des espèces associées nécessaire à l'ensemble du développement de l'espèce (Lindenmayer et al., 2008). Au sein d'un même habitat se côtoient en général différents groupes trophiques. Un écosystème est constitué de différents habitats ;
- iii) *la continuité spatiale* : l'abondance et l'agencement au sein d'une région, d'un paysage ou d'un écosystème d'habitats favorables et les ressources nécessaires au maintien de l'espèce et des cortèges associés (Fahrig, 2003). Les espèces présentant de faibles capacités de dispersion sont particulièrement exigeantes sur cette qualité ;
- iv) *la continuité temporelle* : durée sans interruption de la présence ou de l'abondance de la ressource, l'habitat, l'écosystème ou la continuité spatiale. Les espèces à faible capacité de déplacement sont particulièrement dépendantes de cette continuité, car elles mettent *a priori* plus de temps que les autres à recoloniser des espaces qui leur seraient de nouveaux favorables. Les espèces aptères présentent de plus faibles vitesses de déplacement que les espèces ailées, mais la colonisation, potentielle ou réalisée, par ces espèces n'est pas documentée.

En modifiant ces caractéristiques, l'Homme impacte directement ou indirectement sur la biodiversité.

Étudier les impacts anthropiques sur les espèces potentiellement très sensibles

Pour pouvoir répondre aux objectifs de conservation de la biodiversité fixés par les politiques publiques et pour proposer des outils de conservations adaptés, il est nécessaire de mieux connaître les impacts anthropiques sur les écosystèmes et les espèces. Ceci constitue une part importante des recherches en écologie depuis plusieurs décennies déjà (Ball et Stevens, 1981 ; Peterken et Game, 1984 ; Segerström et al., 1994) . Or, du fait du nombre très important d'espèces, de la complexité des relations espèces-écosystèmes-paysages et de la diversité des impacts anthropiques, d'importantes lacunes demeurent dans ce domaine. Les travaux présentés ici s'inscrivent au sein de cette thématique générale.

Cette thèse a pour objectif de cibler des espèces forestières potentiellement exigeantes en terme de ressources trophiques, d'habitats, de continuités temporelle ou spatiale. Les exigences des espèces rendent celles-ci plus sensibles aux perturbations des écosystèmes et des paysages par l'Homme (Lambeck, 1997).

L'étude d'espèces potentiellement exigeantes devrait ainsi permettre d'apporter différentes connaissances :

- sur les liens Homme-paysages-écosystèmes-espèces, permettant d'alimenter les connaissances sur la thématique de recherche en écologie citée précédemment ;
- sur les stratégies d'adaptation des espèces. Les espèces présentes aujourd'hui dans les milieux perturbés ont peut-être des exigences trophiques ou de capacités de dispersion différentes de celles présentes uniquement dans les écosystèmes et/ou paysages faiblement anthropisés ;
- sur la manière de gérer durablement les écosystèmes et/ou les paysages pour le maintien des espèces ciblées ;
- si ces espèces sont effectivement sensibles aux perturbations, notamment temporelles, des écosystèmes et/ou des paysages, elles pourront potentiellement devenir bioindicatrices de l'état de conservation des écosystèmes et/ou des paysages.

Les coléoptères saproxyliques aptères de litière comme modèle d'étude Les coléoptères saproxyliques aptères présentent en théorie deux exigences et limites importantes. D'une part, ces espèces sont saproxyliques, c'est-à-dire qu'elles "dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant, d'arbres moribonds ou morts – debout ou à terre –, des champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques " (Speight, 1989). En raison de la faible présence et diversité des bois mort en forêt exploitée, le régime trophique saproxylique rend ces espèces, *a priori*, exigeantes d'un point de vue de la ressource.

D'autre part, les espèces sont aptères, c'est à dire qu'elles n'ont pas d'ailes fonctionnelles et/ou qu'elles sont les élytres soudées. Ces caractéristiques morphologiques, qui les empêchent de voler, leurs confèrent *a priori* une plus faible capacité de déplacement que les coléoptères ailées.

Ces deux caractéristiques font de ces espèces un modèle biologique *a priori* particulièrement exigeant en terme de continuités spatiales, temporelles et des ressources de l'écosystème. Ce modèle d'étude semble donc bien adapté pour comprendre comment les espèces particulièrement exigeantes et sensibles peuvent évoluer dans l'espace et le temps dans des contextes anthropisés.

Objectifs et plans d'expériences

L'hypothèse principale de la thèse est que **les espèces de coléoptères saproxyliques aptères de litière sont plus sensibles et ont une faible résilience aux perturbations anthropiques des milieux naturels.**

Afin de vérifier cette hypothèse, ce travail est décliné en différents objectifs :

Réaliser un état de l'art

Cette thèse est au croisement d'un type de milieu naturel (la forêt) et d'une partie de la biodiversité (les coléoptères saproxyliques aptères de litière). Ces deux thématiques étant très précises, et parfois peu connues, trois synthèses de la littérature actuelle sont réalisées :

- i) sur les qualités d'ancienneté et de maturité de l'écosystème forestier. Ces deux

termes sont définis, leurs impacts sur les sols et la biodiversité sont détaillés et une structuration de la qualité d'ancienneté est proposée ;

- ii) sur les impacts anthropiques sur les paysages. Les modifications du paysage par l'Homme sont au cœur de la discipline de l'écologie du paysage, et de nombreux travaux ont été réalisés sur cette thématique. L'objectif est ici de définir les différents concepts et de délimiter les variables à étudier ;
- iii) sur les coléoptères aptères de litière. Après un aperçu du fonctionnement du compartiment litière et du rôle de la biodiversité dans ce fonctionnement, les coléoptères aptères saproxyliques sont ciblés.

Calibrer une méthodologie d'échantillonnage standardisée

Dans le milieu amateur, les coléoptères saproxyliques aptères sont souvent échantillonnés par chasse à vue (battage ou prospection directe) et il n'existe pas, à notre connaissance, de méthode d'échantillonnage standardisée qui soit adaptée à nos objectifs. Afin d'utiliser une méthodologie d'échantillonnage efficace tout au long de cette étude, il a été nécessaire de mettre au point et d'éprouver une technique d'échantillonnage par tamisage de litière. Ceci a été réalisé grâce à l'échantillonnage de 6 chênaies de plaine en Midi-Pyrénées.

Apporter des connaissances sur la biologie des espèces

Les traits de vie des espèces étudiées sont essentiels à connaître pour interpréter correctement leur répartition. Or aujourd'hui ils sont peu connus. La thèse synthétise les connaissances sur :

- i) leur phénologie, afin d'appréhender leur durée de vie à l'état adulte, de définir les périodes optimales d'inventaires et la variabilité inter-annuelle de l'abondance des individus. L'inventaire mensuel durant deux années au sein de deux peuplements dans la forêt de Grésigne permet d'atteindre cet objectif ;
- ii) Leurs répartitions au sein d'un peuplement. L'affinité des espèces avec différents éléments est éprouvée : la proximité d'arbres matures, de cours d'eau etc. Ces analyses sont réalisées à partir du jeu de données issu de l'expérience sur la phénologie, grâce à l'inventaire et la notation de 10 arbres tous les mois en forêt de Grésigne.

Évaluer l'impact des perturbations anthropiques des écosystèmes et des paysages sur les espèces

Trois types de perturbations sont évalués : la suppression de la ressource trophique par l'exploitation, la discontinuité temporelle de l'écosystème forestier par les déforestations et reforestations et la discontinuité spatiale par la suppression d'habitat. Ceci est réalisé grâce à l'étude :

- de l'impact de l'exploitation sur la présence et l'abondance des espèces. Les forêts ne présentant pas de traces d'exploitation sont rares et quasiment absentes des plaines. Cette expérience est effectuée dans les montagnes Pyrénéennes de Midi-Pyrénées pour contraster au mieux entre forêts exploitées et non exploitées, sans discontinuité spatiale et temporelle ;
- des impacts des discontinuités temporelles et spatiales sur la répartition des espèces. Ceci est réalisé dans les paysages fortement anthropisés depuis longtemps que sont les Coteaux de Gascogne.

L'opportunité d'un partenariat avec une équipe d'IRSTEA (Philippe Janssen, Marc Fuhr et Christophe Bouget) a permis l'étude de l'impact de l'ancienneté et de la maturité en contexte de montagne dans les alpes. Cette étude est comparée avec les études sus-citées menées en Midi-Pyrénées.

Appréhender certaines composantes de la dispersion des espèces

L'aptérisme est la caractéristique des espèces étudiées qui nous a amenés à supposer leurs faibles mobilités et donc leurs sensibilités aux discontinuités temporelles et spatiales. L'objectif ici est d'apporter des éléments pour commencer à caractériser leurs mobilités et leurs déplacements dans les paysages. Deux facteurs intervenant dans la dispersion sont étudiés :

- la capacité des espèces à se déplacer au travers des haies. Ceci est réalisé dans le Tarn, autour de la forêt de Grésigne, dans un paysage de plaine relativement fortement boisé ;
- leur vitesse de déplacement. La mesure des vitesses de déplacement en laboratoire permet d'obtenir un ordre de grandeur de leur capacité physique en condition hostile. Ceci permet également de comparer différentes espèces pour vérifier si leurs

différences de répartition en Midi-Pyrénées est liée à des différences de capacité de déplacement.

La réalisation de ces objectifs a permis et devrait permettre différentes valorisations scientifiques, synthétisées en tableau 1 et détaillées en annexe A.1.

Tableau 1 – Synthèse des expériences, travaux et valorisations réalisés durant la thèse. Les lignes en italique sont le partenariat réalisé.

Objectifs	Expérience : question associée	Chapitre ou Annexe	Zone échantillonnée	Valorisation
Etat de l'art	Ancienneté et maturité : Définitions et implications	1	/	Poster ⁽¹⁾ + Cateau et al., 2015
	Paysages : Concepts et facteurs à étudier	2	/	
	Coléoptères saproxyliques aptères de litière	3	/	/
Méthodologie	Technique d'échantillonnage : mise au point et test	6	Forêts de plaine de Midi-Pyrénées	Poster ⁽²⁾ + Cateau et al, 2016b
Biologie	Phénologie : durée de vie de l'adulte; stabilité; abondances et paramètres climatiques	7	FD Grésigne	Poster ⁽²⁾ + Cateau et al, 2016b
	Traits de vie : habitats des adultes et des larves	8	/	/
Impacts Anthropiques	Maturité : impact de l'exploitation forestière	9	Montagnes pyrénéennes	Cateau et al, 2016a
	<i>Maturité et ancienneté : impacts sur la faune ailée et aptère</i>	<i>annexe D</i>	<i>Alpes</i>	<i>Janssen et al, soumis</i>
Dispersion	Continuités temporelles et spatiales : impact de l'ancienneté et des taux de boisement actuels et anciens	10	Coteaux de Gascogne	Communication up(1)(2) Cateau et al, in prep
	Continuité spatiale : utilisation des haies pour la dispersion	11	Alentour FD Grésigne	Cateau et al, in prep
	Vitesse de déplacement : ordre de grandeur	12	(laboratoire)	Cateau et al, in prep

Articles scientifiques acceptés, en date du 15/01/16 (autres valorisations, voir annexe A.1) :

Cateau E, Larrieu L, Vallauri D, Savoie J-M, Touroult J, Brustel H, **2015**. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *C. R. Biol.* *338*, 58 :73.

Cateau E, Verneuil B, Savoie JM, Brustel H, **2016a**. Influences de l'exploitation forestière sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, Vol. 71 (1).

Cateau E, Courtin O & Brustel H, 2016. How and when should saproxylic beetles be surveyed? A case study in south west France, *Insect Conservation and Diversity* doi : 10.1111/icad.12165.

Section I

État des connaissances

Chapitre 1

Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires des écosystèmes forestiers

Dans les régions tempérées, la forêt devrait naturellement recouvrir la plus grande partie du territoire depuis le début de l'Holocène (Ozenda, 1994). Or, l'Homme a modifié la répartition, la naturalité et la dynamique des écosystèmes en fonction de ses besoins pour l'agriculture, l'élevage ou l'urbanisation. Le fonctionnement naturel des forêts lui-même est modifié par une extraction de biomasse, un raccourcissement souvent drastique du cycle de vie des peuplements, une modification de la composition dendrologique, etc. En France métropolitaine, 30% du territoire est actuellement boisé et 79% des forêts présentent une structure régulière et sont âgées de moins de 100 ans (IGN, 2012). Ces changements ont des conséquences évidentes sur l'écosystème, en termes de structure, de biodiversité et de fonctionnement (Vallauri et al., 2005).

Différentes qualités de l'écosystème permettent de comprendre le fonctionnement général de l'écosystème forestier et d'évaluer son état de conservation. Parmi celles-ci, l'ancienneté et la maturité sont souvent confondues car, dans la langue française non appliquée à l'écosystème forestier, ces deux termes sont particulièrement proches, tous deux étant liés à des notions de durée, de temporalité. Appliqués à la forêt, l'écologie forestière a montré ces dernières années qu'ils sont bien distincts : i) l'ancienneté de l'état boisé fait référence au temps de présence d'un écosystème forestier sans interruption (continuité temporelle d'un sol boisé), ii) la maturité du peuplement vivant traduit l'avancement du

développement biologique du peuplement d'arbres qui composent la strate arborescente dominante.

La traduction française des termes employés dans la littérature internationale varie parfois en fonction des sources et manque de précision (dans la littérature internationale, ces deux concepts, également nouveaux, montrent la même hésitation terminologique). Pour mieux comprendre le rôle écologique de chacune de ces qualités et leurs synergies, mais également faciliter le dialogue entre les gestionnaires forestiers et les écologues, il nous apparaît aujourd'hui important de définir et distinguer ces deux qualités et de proposer un vocabulaire clair, non ambigu et fondé sur les concepts de ces deux qualités. Une troisième qualité de l'écosystème, la dynamique, sera définie pour permettre de décrire l'évolution naturelle d'un peuplement ainsi que l'état de forêt subnaturelle.

Outre la terminologie et les différences de point de vue, cette réflexion sémantique suscite de nombreuses questions nouvelles de recherches. Comment définir ancienneté et maturité de façon scientifique ? Ces qualités écologiques sont-elles construites de façon assez précise à la vue des connaissances actuelles ou peut-on proposer des améliorations ? Quelles sont les composantes, synergies et limites de chacune de ces qualités des écosystèmes, leurs répercussions fonctionnelles et en termes de biodiversité ? Quelle est la part aujourd'hui de forêts, en France et dans le Monde, concernées par un degré élevé d'ancienneté et de maturité ? Quels sont les enjeux liés à ces deux qualités, par exemple pour la conservation de la biodiversité, la compréhension de la productivité de l'écosystème ou l'adaptation aux changements climatiques ? Cet article est structuré en réponse à ces différentes questions. Ce chapitre est directement issu de l'article Cateau E., Larrieu L., Vallauri D., Savoie J.-M., Touroult J., Brustel H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier, *C. R. Biol.* 338 58–73. doi :10.1016/j.crvi.2014.10.004.

1.1 Etat de l'art sur les qualités de maturité et d'ancienneté, terminologie associée

1.1.1 Ancienneté

L'ancienneté d'une forêt est la durée sans interruption de l'état boisé en un lieu. Cette qualité est indépendante de la gestion forestière passée et actuelle ayant modifié le peuplement (Dupouey et al., 2002a). Elle implique que le fonctionnement forestier, du peuplement comme du sol, n'a pas été interrompu durant cette période, par exemple par un défrichement et une mise en culture (labour), ces actions ayant un fort impact à long terme sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. Ce terme correspond au terme anglo-saxon « ancientness » (Ball et Stevens, 1981 ; Goldberg et al., 2007,1 ; Hermy et Verheyen, 2007 ; Peterken, 1977).

Aujourd'hui, cette continuité de l'état boisé est évaluée le plus souvent de façon binaire (ancien/récent) grâce aux documents d'archives disponibles (cartes de Cassini, d'Etat-Major, documents d'aménagement, ...). Les qualificatifs « ancien » et « récent » sont attribués respectivement pour distinguer une zone boisée en continu depuis une date clé (Hermy et Verheyen, 2007) ou bien une forêt qui s'est constituée depuis cette date. Cette approche binaire est une simplification. Le choix de cette date est particulièrement important et doit être établi de façon raisonnée, fondé à la fois sur l'histoire et l'écologie de la région.

En France, c'est le minimum forestier du milieu du XIX^{ème} siècle qui sert généralement de référence (Dupouey et al., 2007,0,1 ; Vallauri et al., 2012) pour séparer les forêts anciennes des forêts récentes. Deux raisons justifient cette date (Emberger et al., 2013) :

- C'est la période historique où la surface boisée était à son minimum sur la plus grande partie du territoire français. Les forêts présentes à cette date ont donc une forte probabilité d'avoir persisté sur une période plus longue que seules les archives historiques ou l'archéologie peuvent confirmer ;
- Les archives et les cartes, notamment les cartes d'Etat-Major, permettent une spatialisation précise des boisements de l'époque ;

Les recherches prenant cette date comme référence montrent des résultats très significatifs, notamment en ce qui concerne la preuve d'impacts de l'ancienneté sur la diversité floristique (Dupouey et al., 2002a ; Hermy et Verheyen, 2007).

Il n'existe pas, à l'heure actuelle, de chiffre estimant la surface française de forêt ancienne à partir des minutes des feuilles de la carte de l'état-major (1 :40000). Le travail de digitalisation à l'échelle nationale (et les statistiques qui en découlent) est en cours (Dupouey et al., 2013). Or ces dernières sont celles qui doivent faire référence pour déterminer si une forêt est ancienne car (i) elles couvrent l'ensemble du territoire, Corse comprise (ii) elles sont les plus proches de la date du minimum forestier, autour de 1850 et (iii) elles sont beaucoup plus précises que les cartes de Cassini (Dupouey et al., 2013). Le seul ordre de grandeur disponible, au niveau national, résulte aujourd'hui de l'étude des cartes de Cassini : 29% des forêts du territoire français de l'époque (hors Corse et Comté de Savoie) sont anciennes (Vallauri et al., 2012).

Dans les autres pays européens, le caractère ancien d'une forêt est déterminé à partir du document le plus ancien disponible à l'échelle nationale. Cette information diffère en date et précision pour chaque pays, ce qui explique que la date utilisée pour délimiter une forêt ancienne soit 1600 en Angleterre et au Pays de Galles, 1750 en Ecosse (Goldberg et al., 2011), 1775 en Belgique (carte de Ferraris) (De Keersmaecker et al., 2014 ; Hermy et Verheyen, 2007), et 1850 en Hollande (Bijlsma et al., 2010). Ceci amène à 23% de forêts anciennes au Royaume-Uni (Goldberg et al., 2007) et 16% dans les Flandres belges (Hermy et Verheyen, 2007) .

Les surfaces forestières considérées comme anciennes varient donc sensiblement d'un pays à l'autre et en fonction du seuil d'ancienneté choisi, mais concernent entre 15 et 30% des forêts dans les pays étudiés.

1.1.2 Maturité du peuplement

La maturité d'un peuplement est le degré d'avancement du développement biologique des arbres qui le composent. Le gradient de maturité suit donc les étapes clés du processus de leur développement (germination, installation, grossissement, vieillissement, sénescence puis mort). Dans les peuplements en évolution naturelle, au fur et à mesure du dévelop-

pement biologique des arbres qui composent le peuplement, on observe que :

- l'âge des arbres augmente, c'est un indicateur simple du développement biologique ou de l'espérance de vie du peuplement vivant (dépendant de la longévité variable des essences qui le composent) ;
- les arbres grossissent : leur diamètre est un indicateur indirect du développement biologique, même si l'accroissement en diamètre de l'essence dépend de la fertilité de la station forestière et du degré de concurrence pour la lumière avec les arbres voisins. Notons que la croissance est bien différente du développement, mais elle peut en permettre une approximation ;
- les arbres portent de plus en plus de dendro-microhabitats (en particulier les cavités et les fentes) sur le tronc et les branches, car certaines parties de l'arbre se nécrosent, à cause de paramètres biotiques (e.g. insectes, champignons, pics) ou abiotiques (e.g. chutes de blocs ou d'arbres voisins, foudre). Certains dendro-microhabitats apparaissent préférentiellement sur des arbres de gros diamètres, de façon variable suivant les essences : les sporophores de champignons saproxyliques et les fentes chez le hêtre, et les fentes, cavités vides puis cavités à terreau chez le sapin (Larrieu et al., 2012). Ces dendro-microhabitats peuvent être considérés comme indicateurs de développement biologique du peuplement.

A l'échelle du peuplement, on observe également une augmentation de la quantité et de la diversité du bois mort. La présence de très gros arbres, d'une diversité de certains dendro-microhabitats abondants et d'une grande quantité de bois mort sous plusieurs formes, sont ainsi des attributs structurels directement liés à l'augmentation de la maturité du peuplement.

Des relations non linéaires existent entre ces attributs et l'âge du peuplement. Un seuil d'abondance des attributs de maturité est observé dans des peuplements en évolution naturelle ayant dépassé la moitié de la longévité de l'essence (Branquart et al., 2005 ; Gonin, 1988 ; Larrieu et Gonin, 2008). En forêt exploitée, ces relations ne sont pas toujours vérifiées car l'application d'un diamètre d'exploitabilité souvent très faible par rapport au potentiel de croissance de l'essence et le martelage visant à préserver la qualité technologique des bois, réduisent l'occurrence de l'ensemble des attributs (Larrieu et al., 2014 ; Lassauce et al., 2012). A contrario, des pratiques particulières d'élagage et de taillis

peuvent provoquer l'apparition de nombreux dendro-microhabitats sur des arbres encore jeunes (Vignon, 2006).

En France, 3% de la surface des futaies régulières peut être considérée comme ayant dépassé l'âge d'exploitabilité (IFN, 2010a). L'Institut Forestier National (IFN) stipule que ce chiffre est à considérer avec beaucoup de précautions car les protocoles d'évaluation sont encore en cours d'amélioration, les âges seuils par essence ont été fixés, à dire d'expert, sur des critères d'exploitation (et non écologiques) et aucune caractéristique stationnelle n'a été prise en compte pour l'évaluation (indicateur 4.3.1, (IFN, 2010a)). Notons d'ailleurs que les essences représentant la plus grande proportion de peuplements à maturité élevée sont le bouleau, le tremble et les aulnes, considérés comme « âgés » à partir de seulement 50 et 70 ans. Par conséquent, le protocole d'inventaire des peuplements ayant dépassé la moitié de leur longévité gagnerait donc à être affiné et ce chiffre de 3% est à considérer comme un maximum (IFN, 2010a). Ce chiffre n'est basé que sur les futaies régulières étudiées par l'IFN, il gagnerait à être affiné par l'étude d'autres modes de gestion, notamment les futaies irrégulières.

Si les chiffres concernant les peuplements à maturité relativement élevée sont aujourd'hui peu précis et incertains, ceux concernant les forêts à faible maturité sont bien connus : 79% des peuplements en France métropolitaine ont moins de 100 ans (Dupouey et al., 2002a).

Aujourd'hui les peuplements les plus âgés se trouvent en haute montagne et les arbres les plus vieux se développent en général sur des falaises. Les plus vieux arbres connus en France, des genévriers de Phénicie qui auraient environ 1500 ans, se trouvent dans les parois des gorges de l'Ardèche (Dupouey, 2010). Dans des peuplements plus courants, notre expérience révèle que les sapinières de plus de 300 ans, les pineraies Laricio de Corse de plus de 400 ans, les hêtraies de plus de 250 ans et les chênaies de 350 ans sont très rares mais sans doute à considérer comme les peuplements de France ayant la plus grande maturité.

1.1.3 Ancienneté et maturité : deux qualités définies à différentes échelles et non exclusives

L'ancienneté et la maturité se définissent sur des échelles bien différentes d'un point de vue fonctionnel, spatial et temporel :

- Lorsqu'on considère le gradient de maturité, il n'y a pas de modification de l'usage des sols, seul le peuplement des arbres est modifié dans l'écosystème. Tandis que l'ancienneté est induite par une rupture dans la présence du boisement, un changement plus profond est induit à la fois sur le peuplement (déboisement) et le sol (mise en culture) ;
- la maturité est une qualité du peuplement, tandis que l'ancienneté qualifie, en général, un(e) site/endroit/localité (grand(e) ou petit(e)) ;
- Le pas de temps pertinent pour l'ancienneté se définit sur plusieurs siècles, voire même plusieurs millénaires. La maturité est décrite à l'échelle du cycle de vie de l'essence dominante, qui peut varier de quelques décennies à quelques siècles.

Ces qualités ne s'excluent pas mutuellement. Une forêt est dite ancienne quelle que soit l'exploitation actuelle ou passée. Ainsi une forêt ancienne peut être constituée de peuplements à n'importe quel degré de maturité.

A l'inverse, une forêt ayant dépassé la moitié de sa longévité est ancienne, sauf dans quelques rares cas, comme certaines essences à croissance rapide. Un peuplement à maturité relativement élevée peut ainsi être récent dans quelques cas, par exemple au sein d'une forêt alluviale à bois tendres ou d'un accru de bouleaux verruqueux. Dans le cas général toutefois, une forêt à maturité élevée est la plupart du temps ancienne.

1.1.4 Mise au point sémantique des qualificatifs associés à l'ancienneté et à la maturité

La langue française présente de nombreuses subtilités et parfois des synonymes purs. Avec l'émergence de la notion de naturalité, des qualités d'ancienneté, de maturité, etc., les termes pour qualifier les différents degrés de ces qualités se sont multipliés. Afin d'être

utilisés dans la littérature scientifique, les termes employés gagneraient cependant à être précisément définis. Nous proposons une synthèse (Tableau 1.1) de l'ensemble des termes couramment utilisés pour qualifier différents degrés d'ancienneté et de maturité et nous leur associons une définition basée sur la littérature nationale et internationale.

Plusieurs applications des qualités d'ancienneté et de maturité sont possibles. Elles servent notamment à évaluer le degré de naturalité d'un peuplement. Pour nous permettre de bien décrire et comprendre le développement naturel d'un peuplement, il nous est nécessaire de prendre en compte une troisième qualité clé de l'écosystème : la dynamique.

1.2 Une troisième qualité pour définir l'évolution d'un peuplement : la dynamique

1.2.1 Définition

La dynamique est une qualité intrinsèque d'un écosystème qui met en relation les causes, les mécanismes et les processus provoquant des changements de composition, de structure et de maturité, qu'ils soient d'origine spontanée, anthropique ou mixte. La dynamique fait appel à de nombreuses relations fonctionnelles entre les espèces (dissémination, compétition...), avec les perturbations (tempêtes, incendies) et est également sous dépendance des conditions stationnelles.

Champs de travail important depuis longtemps en écologie (e.g. (Clements, 1916)), les théories écologiques sur la dynamique comprennent plusieurs concepts complémentaires : la succession linéaire, le cycle sylvigénétique et les perturbations.

La succession linéaire est « l'évolution au cours du temps de la composition des espèces et de la physionomie de la végétation sur un même site où le climat reste constant » (Finegan, 1984). Pour la décrire, on parle classiquement de stades de succession (pionnier, transitoire et terminal). Le premier stade est souvent constitué d'essences pionnières héliophiles, à fort pouvoir de dispersion, à forte croissance juvénile mais à faible longévité, comme les bouleaux, les saules ou encore le peuplier tremble. Ces essences sont remplacées par des nomades (appelées parfois post-pionnières : érables, frêne commun, etc.) au stade transitoire. Le stade terminal est dominé par des essences dryades, longévives et

CHAPITRE 1. ANCIENNETÉ ET MATURITÉ : DEUX QUALITÉS
COMPLÉMENTAIRES DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Tableau 1.1 – Définitions des termes employés dans la littérature pour caractériser les forêts du domaine tempéré

Références 1 : (Greslier et al., 1995) 2 : (Gilg, 2004) 3 : (Hermý et Verheyen, 2007) 4 : (Goldberg et al., 2011) 5 : (Bastien et Gauberville, 2011) 6 : (Ibero, 1994) 7 : (Giurgiu et al., 2001) 8 : (Lorimer et al., 2001) 9 : (Dupouey et al., 2002b) 10 : (Frellich, 2002) 11 : (Rolstad et Gjerde, 2002) 12 : (Mosseler et al., 2003) 13 : (Villeneuve et Brisson, 2003) 14 : (Bauhus et al., 2009) 15 : (Burrascano et al., 2009) 16 : (Blasi et al., 2010) 17 : (Assmann, 1999) 18 : (Vanwalleghe et al., 2004) 19 : (Sroka et Finch, 2006) 20 : citepGoldberg2007 21 : (Rackham, 2008) 22 : (Sciama et al., 2009) 23 : (Rotherham, 2011) 24 : (Emberger et al., 2013)

Termes Français <i>Termes Anglais</i>	Définition/ sous cas [Référence]	Degré d'ancienneté	Degré de maturité	
Forêt primaire <i>Primary forest, Virgin forest, Natural forest</i>	Espace boisé continu de grande taille (100 km ² minimum), constitué depuis la dernière glaciation par colonisation spontanée de terrains nus, et qui n'a subi aucune exploitation par prélèvement de bois, pâturage ou chasse ayant perturbé la structure et la composition naturelle de manière significative. L'intégrité des écosystèmes constitutifs n'a été altérée ni dans leur fonctionnement ni dans leur biodiversité. [1-5]	> 8000 ans (millénaire)	Elevé	
Forêt secondaire <i>Secondary forest</i>	Toute forêt non primaire : espace ayant été déboisé, forêt exploitée, pâturée ou chassée de façon plus ou moins intensive mais non marginale. [1,4,5]	Possible	Variable	
Forêt subnaturelle <i>Old-growth forest</i>	Forêt secondaire jamais exploitée ou de façon marginale, se développant depuis une longue période sans perturbation anthropique importante et ayant les caractéristiques fonctionnelles et structurelles qui en découlent. La durée d'abandon nécessaire varie selon les caractéristiques originelles des peuplements : d'une centaine d'années pour des dryades en futaie jardinée jusqu'à 500 ans au moins pour des pionnières en monoculture équienne. [2,6-16]	Ancienneté de plusieurs siècles (suivant le contexte)	Elevé	
Forêt ancienne	Espace présentant une continuité de l'état boisé depuis une date fixée, qui correspond classiquement au minimum forestier du milieu du XIX ^{ème} siècle en France. Cet espace a pu être défriché puis reboisé avant le minimum forestier. Aucune caractéristique d'exploitation ou de non exploitation, de maturité des peuplements ou d'avancement dans la succession écologique, n'est liée à cette définition. [2-4,9,17-23]	> 200 ans	Variable	
<i>Ancient forest</i>	[...] médiévale	Espace boisé en continu depuis au moins le moyen âge	> 600 ans	Variable
	[...] gallo-romaine	Espace boisé en continu depuis au moins l'époque gallo-romaine	> 2000 ans	Variable
	[...] millénaire	Forêt ancienne n'ayant jamais été déboisée et formée par colonisation d'un sol nu par la forêt depuis la dernière glaciation [24]	> 8000 ans	Variable
Forêt récente <i>Recent forest</i>	Par opposition à une forêt ancienne : forêt boisée à partir d'un sol non forestier et postérieure à une date donnée (le minimum forestier en France) [4,9,17,22]	<150 ans	Variable	

tolérant l'ombre (hêtre, sapin pectiné, etc.) ou parfois par des nomades lorsqu'un blocage stationnel local arrête la succession (c'est le cas, par exemple, des forêts sur éboulis instables)(Rameau et al., 2000).

Une fois le dernier stade de succession installé, l'écosystème reste dynamique (« équilibre dynamique ») et est alors dominé par des processus de dynamique cyclique interne au stade terminal ou cycle sylvigénétique. Cette notion redonne toute sa profondeur dynamique à la notion de climax (Clements, 1916), qui a trop souvent été vue de façon fixiste. Tout équilibre n'est que temporaire dans l'écosystème forestier et peut être modifié par des conditions extérieures, comme par exemple un changement climatique, ou bien, le plus souvent, une perturbation. Des facteurs internes peuvent également intervenir, comme par exemple des changements génétiques (dérives, mutations, hybridations ...). Durant cette phase d'équilibre dynamique, les dryades se maintiennent dans un cycle de vie du peuplement forestier qui a une durée moyenne, selon les écosystèmes, de 100 à plus de 500 ans. Le cycle est souvent décomposé en cinq phases de durées variables (Winter et Möller, 2008), dites de régénération, de croissance, de maturation, de vieillissement et d'écroulement.

Les perturbations naturelles sont, avec la sénescence naturelle des arbres, le moteur de la dynamique rythmant la vie de l'écosystème. En climat tempéré, les forêts sont façonnées par les tempêtes et la mortalité naturelle individuelle. Il en résulte une mosaïque fine où les différents stades de développement sont présents, et qui est caractéristique des forêts naturelles (surface moyenne des taches de quelques centaines à quelques milliers de m²)(Podlaski, 2008).

1.2.2 Évolution naturelle d'un peuplement : vers l'état subnaturel

A chaque stade de la succession linéaire, les peuplements se développent le long d'un gradient de maturité (Figure 1.1). L'état le plus avancé du développement naturel est un peuplement (i) dominé par des essences dryades, (ii) présentant une mosaïque de degrés de maturité et (iii) faisant partie d'une forêt ancienne (Figure 1.1). Il est nommé subnaturel par Greslier et al. (1995). Dans la littérature internationale, ces peuplements sont nommés par le terme d' « old growth forests » (Bauhus et al., 2009 ; Blasi et al., 2010 ; Burrascano et al., 2009 ; Mosseler et al., 2003 ; Whitman et Hagan, 2007).

CHAPITRE 1. ANCIENNETÉ ET MATURITÉ : DEUX QUALITÉS COMPLÉMENTAIRES DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

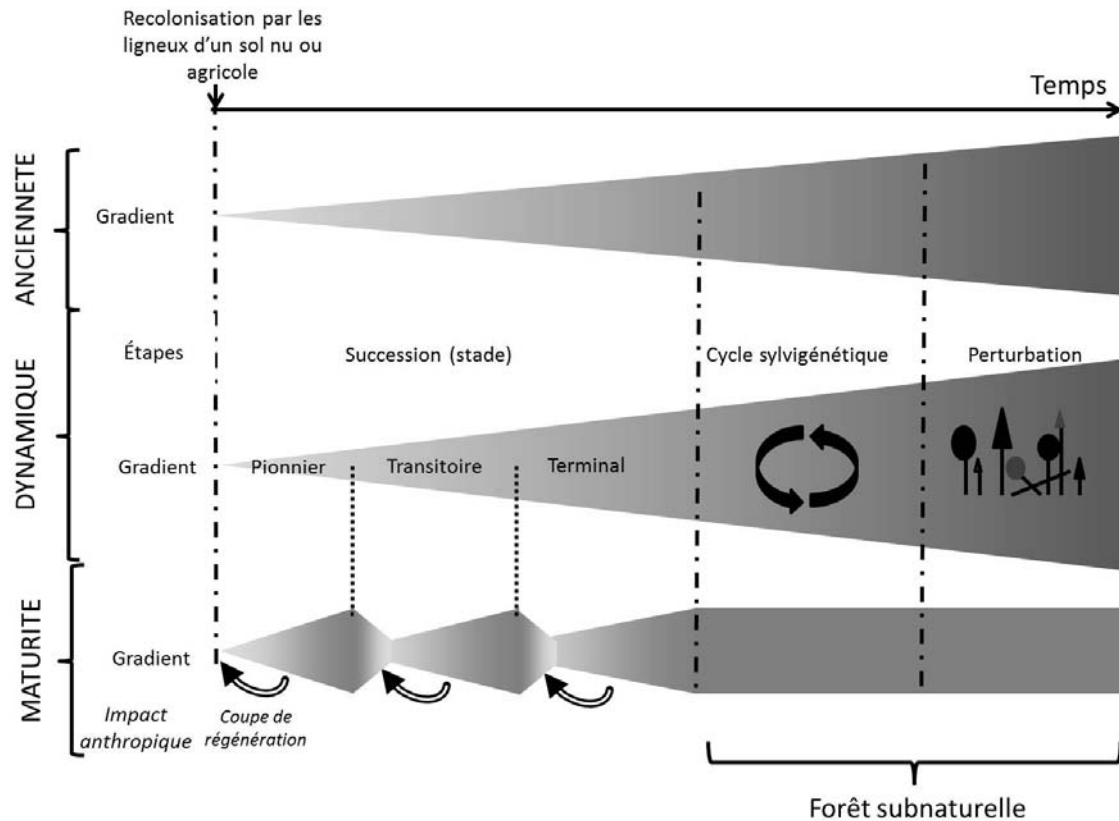


FIGURE 1.1 – Les gradients d’ancienneté, de maturité et de dynamique dans le cas d’une forêt tempérée en évolution naturelle

En plus des valeurs écologiques que comportent tous les peuplements à maturité élevée, les forêts subnaturelles présentent une biodiversité animale comme végétale plus élevée que les peuplements ayant simplement dépassé l’âge d’exploitabilité (Mosseler et al., 2003). Les peuplements subnaturels ont un rôle à jouer face au changement climatique car ils représentent des stocks importants de carbone (Carey et al., 2001). Contrairement à ce qui a été généralement admis depuis des décennies (Odum, 1969), une forêt subnaturelle continue à stocker du carbone, notamment dans le sol. Les arbres âgés continuent leur croissance et leur photosynthèse et de ce fait, stockent encore du carbone en quantité non négligeable (Luyssaert et al., 2008 ; Nunery et Keeton, 2010). Les peuplements subnaturels sont également sources de diversité des essences et de diversité génétique intraspécifique (par l’absence de sélection anthropique), ce qui pourrait permettre aux peuplements et aux essences de s’adapter plus facilement aux changements (Mosseler et al., 2003).

Malgré leur importance écologique, ces écosystèmes forestiers subnaturels sont rares dans le monde et en particulier en France. Les chiffres estimant la surface des old-growth fo-

rests aux Etats-Unis varient selon les régions, mais sur l'ensemble du pays, le chiffre de 4% peut être retenu (Mosseler et al., 2003 ; Whitman et Hagan, 2007). En Roumanie, Giurgiu et al. (2001) estimaient une surface totale d'environ 250 000 ha de forêts vierges et sub-naturelles, soit 4% de la surface boisée du pays. En France, ce type de forêts n'est étudié que depuis très récemment et peu de données chiffrées sont actuellement disponibles sur l'ensemble du territoire. Le chiffre de 30 000 ha (soit moins de 0,2% de la surface forestière française), a été évalué « à la louche » à des fins pratiques (Barthod, 1997 ; Cluzeau et al., 2010 ; IFN, 2010a) et n'est scientifiquement plus recevable aujourd'hui. L'étude des vieilles forêts des Pyrénées, dont les résultats ne sont pas encore publiés, aboutit à une valeur de 7000 ha de forêts subnaturelles dans les Pyrénées de la région Midi-Pyrénées, soit 2% de la surface du territoire. Ces forêts sont essentiellement situées aux étages montagnard supérieur et subalpin.

Comme cela a été mis en évidence par l'IGN (IGN, 2012), certaines essences pionnières sont peu longévives et les peuplements sont considérés comme « âgés » après 70 ans de reconquête forestière. Or il faut bien plus longtemps aux espèces et aux paramètres édaphiques pour retrouver les caractéristiques des milieux forestiers peu perturbés que l'on peut trouver dans les forêts subnaturelles. Ainsi, les peuplements à maturité élevée d'essences pionnières ne peuvent être apparentés, en termes d'état de conservation, à des écosystèmes subnaturels. La dynamique forestière doit donc être prise en compte pour évaluer correctement le développement biologique et écologique d'un peuplement.

De manière générale, c'est en prenant en compte toutes les qualités et toutes les composantes d'un écosystème forestier que l'évaluation de son état de conservation est la plus pertinente. Toutefois, ancienneté, maturité et complétude de la dynamique forestière sont les trois qualités les plus décisives aujourd'hui en Europe pour distinguer les forêts sub-naturelles des forêts à degré de naturalité plus faible.

Les conséquences écologiques de la dynamique étant étudiées et admises par tous depuis longtemps (Clements, 1916 ; Connell et Slatyer, 1977 ; Finegan, 1984 ; Vallauri, 1997), nous ne les détaillerons pas davantage dans les parties suivantes.

1.3 Conséquences des variations d'ancienneté et de maturité sur l'écosystème forestier

1.3.1 Conséquences pédologiques de la rupture temporelle de l'état boisé

Le défrichement et l'utilisation des sols pour le pâturage ou l'agriculture modifient les équilibres chimiques et microbiens des sols. A court terme, le labour provoque des pertes de 50 à 75% de la biomasse microbienne du sol, réduit la quantité d'azote potentiellement minéralisable et augmente la nitrification nette (Compton et Boone, 2000). A long terme, les horizons de surface d'un sol forestier issu d'un sol préalablement agricole présentent, en comparaison avec un sol anciennement boisé, une plus faible quantité de carbone, une quantité d'azote et de phosphore plus importante et un rapport C/N des horizons de surface plus faible (Baeten et al., 2011; Bellemare et al., 2002; Sciama et al., 2009). Ces impacts sur les sols sont encore visibles 2000 ans après un retour à l'usage forestier (Diedhiou et al., 2009). Une mise en culture à l'époque gallo-romaine d'une forêt dite ancienne aujourd'hui (boisée depuis 1850) a un impact significatif sur la fertilité, les concentrations de magnésium et sodium et provoque une augmentation significative de la concentration de phosphore et d'azote et une diminution significative du rapport C/N (Dambrine et al., 2007).

Toutefois, les conséquences de l'usage des sols sur le pH ne sont pas toujours significatives et les résultats sont parfois contradictoires. Le pH est légèrement plus élevé dans les horizons de surface (jusqu'à 15 cm de profondeur) dans les sols autrefois en culture (Compton et Boone, 2000). A contrario, Bossuyt et al. (1999) montrent qu'après 50 ans d'abandon de l'agriculture, il n'y a plus de différence significative entre les pH des horizons Ah et Bt (au sens du référentiel CPCS de 1967) et les mêmes horizons en forêt ancienne. Ils montrent néanmoins que 125 ans sont nécessaires à un horizon E pour revenir à un pH semblable à celui d'une forêt ancienne. Dambrine et al. (2007) montrent un effet de l'occupation romaine encore significatif sur le pH actuel des horizons minéraux de surface (0 à 10 cm) du sol.

1.3.2 Conséquence pédologique d'une réduction de la maturité

Sans intervention humaine, les arbres vivent longtemps (plusieurs siècles pour la majorité des espèces), présentent une longue phase de vieillissement et de sénescence puis meurent et se décomposent. L'intégralité de la matière organique et des minéraux qu'ils contiennent retourne dans le sol : les cycles des éléments minéraux sont bouclés, or événements particuliers (lessivage excessif par exemple). Par l'exploitation sylvicole, l'homme exporte tout ou partie de ces minéraux à l'extérieur de l'écosystème forestier et influence significativement les flux d'azote et de carbone (Finér et al., 2003 ; Mayer, 2008). La biomasse ligneuse est en effet un réservoir important d'éléments chimiques tels que le carbone : 60% de la masse de carbone de l'écosystème est contenue dans les arbres vivants (Finér et al., 2003). Les fortes valeurs prises par les attributs de maturité qui caractérisent les peuplements à maturité élevée, et en particulier le volume de très gros bois vivant sur pied et l'abondance de bois mort en décomposition, déterminent le fonctionnement plus ou moins naturel de l'écosystème. Ces variables influencent également le taux de décomposition de la matière organique du fait d'un microclimat plus humide et tamponné, mais également car la présence des espèces de décomposeurs du bois mort en dépend (Mayer, 2008). L'exploitation sylvicole, en particulier les coupes rases, induit également une perte indirecte de nutriments en augmentant la décomposition de la litière et le lessivage des nutriments (Bormann et al., 1968).

1.3.3 Conséquences des variations de l'ancienneté sur la biodiversité

La conversion d'une forêt vers un usage agricole du sol élimine la grande majorité des espèces de faune, de flore et de fonge forestières présentes et modifie les banques de graines dans le sol. Ces éliminations et modifications sont d'autant plus importantes que le sol a été labouré (Dupouey et al., 2002b) et que la durée de l'exploitation agricole a été longue. Lors du retour du couvert forestier, la recolonisation du milieu par les espèces spécialistes de la forêt n'est pas assurée : des différences notoires de composition spécifique existent, pour les herbacées et les arthropodes, entre forêts récentes et forêts anciennes (Goßner et al., 2008). Il y a une différence de composition spécifique dans le tapis herbacé

entre des forêts anciennes et celui des forêts récentes, et ce, quel que soit le mode de gestion actuelle (y compris avec un régime de taillis) (Dupouey et al., 2002b). Les espèces significativement plus présentes en forêt ancienne qu'en forêt récente sont nombreuses et servent d'espèces indicatrices d'ancienneté. En forêt feuillue, 34,5% des espèces herbacées forestières d'une région de Belgique sont significativement plus présentes en forêt ancienne (Hermy et al., 1999) et cette proportion peut dépasser 50% en forêt feuillue sur sol riche (Bellemare et al., 2002). Les traits biologiques des communautés de plantes diffèrent entre forêts récentes et anciennes. La végétation des forêts récentes est significativement plus héliophile et plus compétitive que celle des forêts anciennes (Sciama et al., 2009). Les forêts anciennes sont dominées par des hémicryptophytes et des géophytes (53% des espèces de forêts anciennes) alors que les forêts récentes le sont par les phanérophytes et les chamaephytes (62% des espèces)(Sciama et al., 2009). Les lichens sont également impactés par l'ancienneté (Fritz et al., 2008 ; Rose, 1993).

Les modifications des sols, entraînées par la mise en culture, ont également des conséquences indirectes sur la biodiversité qu'ils portent. Par exemple, l'ajout de nutriments par l'agriculture modifie les relations de compétition entre espèces herbacées : les espèces résistantes au stress sont remplacées par des espèces plus compétitives (De Keersmaecker et al., 2011 ; Honnay et al., 2002). La modification de la forme d'humus influe également sur la biodiversité, non seulement sur la forme biologique dominante, mais également sur la richesse spécifique croissante depuis le Mor jusqu'à l'Eumull (Ponge, 2003).

En ce qui concerne la faune, certaines espèces forestières de carabes sont significativement plus présentes en forêt ancienne qu'en forêt récente (4 espèces/22 observées, (Assmann, 1999)) (Desender et al., 1999). Le caractère « relique » (pratiquement absentes des forêts récentes) est mis en évidence pour deux espèces (*Carabus glabratus* et *Abax parallelus*) (Assmann, 1999 ; Sroka et Finch, 2006).

Au début du XIXème siècle, l'impact de la mise en culture sur la biodiversité a été démontré pour des forêts ayant une ancienneté supérieure à 150 ans, notamment via l'impact des mises en culture de l'époque gallo-romaine (Dambrine et al., 2007). Six pour cent (2/33) des espèces végétales étudiées par Vanwallegem et al. (2004) sont significativement influencées par l'utilisation des sols par les Gallo-romains. Les cortèges de champignons terrioles, notamment les ectomycorhizes, sont aujourd'hui différents en fonction de l'usage des sols à cette époque (Diedhiou et al., 2009).

Pour résumer, les usages passés des sols forestiers ont donc une double influence (Figure 1.2) :

- Sur les composantes biotiques : diminution immédiate de la présence de certains taxons forestiers, modification des compositions des assemblages et des compétitions interspécifiques. Cela se prolonge dans le temps du fait de la capacité limitée de dispersion de certaines espèces
- Sur l'équilibre et la composition chimique des sols, ayant elle-même une influence sur la composition spécifique. La résilience est également faible.

La littérature démontre un impact des mises en culture sur les sols et la biodiversité même pour des forêts avec une ancienneté plus grande, remontant avant le XVIIIème siècle ou même à l'époque gallo-romaine.

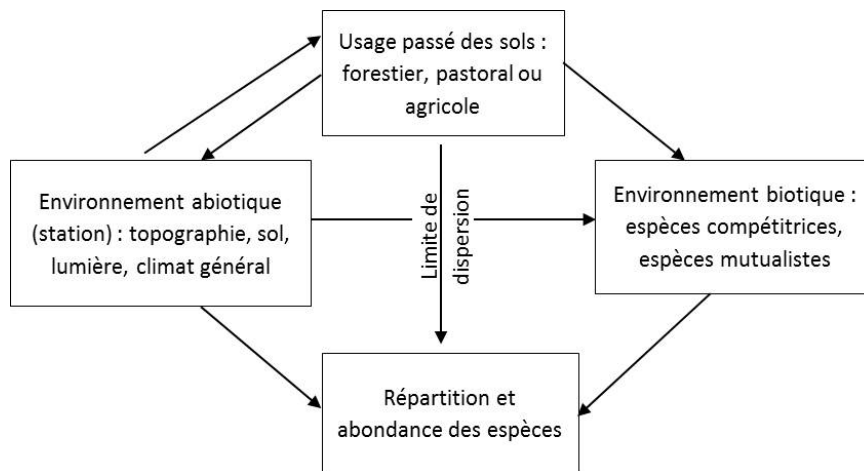


FIGURE 1.2 – Les conséquences de l'usage passé des sols sur la biodiversité (d'après (Flinn et Vellend, 2005), modifié). Les flèches symbolisent une action ou une influence d'un facteur sur l'autre.

1.3.4 Conséquences de la faible maturité des forêts tempérées sur la biodiversité

Les espèces végétales et animales présentes en forêt évoluent avec la maturité. La diversité spécifique, et en particulier celle des espèces rares, de lichens (Uliczka et Angelstam, 1999), mollusques et oiseaux (Blondel, 2005) est significativement et positivement corrélée

à l'âge du peuplement (Moning et Müller, 2009). La diversité des attributs qui caractérise les écosystèmes forestiers à maturité élevée (diversité du bois mort, des diamètres, des dendro-microhabitats, complexité de la stratification, etc.), est source de diversité spécifique (Nilsson et al., 2002). On estime que plus de 25% des espèces forestières sont par exemple liées au bois mort et aux microhabitats portés par les arbres vivants (Bobbie et al., 2005; Stokland et al., 2012). Ces espèces sont pour la plupart saproxyliques et dépendantes de l'abondance et de la diversité du bois mort. Parmi elles, se trouvent principalement des coléoptères (Brustel, 2004), des champignons (Richard et al., 2005), des petits mammifères (Tillon, 2005). De nombreuses espèces ne sont présentes que dans les arbres âgés, présentant des diamètres importants ou des microhabitats particuliers (Gosselin et Laroussinie, 2002; Larrieu et al., 2009; Sillett et Goslin, 1999).

1.3.5 Similitudes des processus à l'origine des différences pédologiques et écologiques

Les forêts à maturité et/ou ancienneté élevées se distinguent des autres par deux aspects : leur composition en espèces et leurs caractéristiques édaphiques. Ce n'est pas un hasard si l'ancienneté et la maturité ont des influences sur les mêmes paramètres, ces deux qualités sont liées aux mêmes causes et aux mêmes processus généraux : la modification des cycles des nutriments et la capacité de recolonisation des espèces.

Que ce soit par l'exploitation sylvicole, l'utilisation agro-pastorale ou le passage de la forêt à l'agriculture, l'Homme exporte la biomasse et la nécromasse de l'écosystème, en plus ou moins grande proportion. Avec le pâturage et la mise en culture, il effectue également des apports. Par ce biais, il modifie le retour des minéraux au sol et l'équilibre chimique de ce dernier. Les différences chimiques constatées entre forêts anciennes et forêts récentes, d'une part, et entre peuplements exploités et peuplements non exploités, d'autre part, sont causées par le même processus : l'exportation, voire l'apport, de matière.

Les différences de biodiversité observées entre forêts anciennes et récentes d'une part, et peuplements à maturité élevée et jeunes d'autre part, sont liées au même processus d'extinction/recolonisation. Lorsque l'Homme exploite la forêt, ou bien qu'il la transforme en système agricole, il réduit ou détruit la ressource pour les espèces forestières. Certaines d'entre elles disparaissent quasi-immédiatement, tandis que d'autres disparaîtront plus

tard : c'est ce que l'on appelle la dette d'extinction (Kuussaari et al., 2009). Inversement, lors du retour à l'état boisé, ou à une maturité élevée, certaines espèces recoloniseront rapidement les espaces, tandis que d'autres ne les recoloniseront que bien plus tardivement (Vandekerkhove et Keersmaeker, 2011). Ce processus de recolonisation est dépendant de facteurs abiotiques (exigences d'habitat des espèces) et de facteurs biotiques (mobilité des espèces) (Baeten et al., 2011 ; Whitehouse, 2006) et la part relative de ces facteurs reste pour l'instant mal connue.

Les études portant sur les capacités de dispersion et la biologie des espèces permettront à la fois d'étudier les processus d'extinction/recolonisation liés à l'ancienneté et la maturité de façon transversale, mais également de mieux comprendre et utiliser le caractère indicateur de ces espèces.

Le tableau 1.2 dresse le bilan des différences et similitudes des qualités d'ancienneté et de maturité.

1.4 Proposition de structuration des concepts et leurs limites

1.4.1 Certaines époques clés pour structurer l'ancienneté

A l'heure actuelle, deux termes sont couramment utilisés pour caractériser le gradient d'ancienneté d'une forêt (Figure 1.3) : récente, ancienne (comme défini précédemment). Plusieurs milliers d'années séparent la moitié du XIXème siècle et la dernière glaciation. Or comme nous l'avons déjà vu, l'utilisation agricole de ces espaces durant cette période a une influence notable sur les sols et la biodiversité.

Il apparaît donc nécessaire d'introduire, au moins théoriquement pour l'instant, d'autres seuils d'ancienneté. Pour être pertinents, ces seuils doivent être définis à partir de l'histoire humaine et des forêts (phases de défrichement et déprise). L'histoire des forêts de l'Europe est par exemple marquée par trois époques de forte pression anthropique : l'époque romaine, le moyen-âge et le début de l'ère industrielle (1830-1870). Ces seuils doivent également être réfléchis par rapport à la résilience aux impacts de ces mises en culture, tant du point de vue des sols que de la vitesse de recolonisation des espèces.

Aux vues des connaissances actuelles sur l'évolution de la surface boisée en France, nous

CHAPITRE 1. ANCIENNETÉ ET MATURITÉ : DEUX QUALITÉS
COMPLÉMENTAIRES DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Tableau 1.2 – Bilan des différences et similitudes des qualités d’ancienneté et de maturité de l’écosystème forestier

		Ancienneté	Maturité
Echelle	temporelle	Jusqu’au début de l’Holocène	Longévité de l’essence en peuplement
	spatiale	Forêt	Peuplement
Influence de l’activité humaine		Usage passé forestier vs défrichement et usage agricole des sols (plus ou moins ancien)	Absence d’exploitation vs gestion sylvicole récente et réductrice de la nécromasse ligneuse, des dendro-microhabitats et TGB
Impacts	Biodiversité concernée	Flore herbacée, champignons ectomycorhiziens ; mollusques, Coléoptères	Cavicoles, saproxyliques, organismes de milieu tamponné
	Biodiversité potentiellement concernée (études en cours)	Coléoptères, faune du sol, autres groupes de champignons	à des houppiers à structures complexes
	Caractéristiques édaphiques	Cycle du carbone, de l’azote et du phosphore	Cycle du carbone et influence sur les stocks de matière organique
Etat de conservation	Surface de la forêt française concernée	29% (d’après les cartes de Cassini)	3% de peuplement ayant dépassé l’âge d’exploitabilité
	Prise en compte dans les méthodes d’évaluation de la biodiversité	IBP ; état de conservation Natura 2000 ; évaluation de la naturalité Aucun spécifique aux forêts	IBP ; évaluation de la naturalité
	Outils de protection	anciennes aujourd’hui ; mais conservation de l’état boisé par les documents d’aménagement forestier	RBI ; îlots de sénescence
Valeur éthique		Ecosystèmes témoins de naturalité élevée, valeur de mémoire	

proposons quatre seuils d'ancienneté notables (Figure 1.3) :

- Une ancienneté > 8000 ans. Une forêt qui serait boisée depuis la fin de l'emprise des glaces, le début de l'Holocène, est appelée forêt ancienne millénaire, comme déjà proposé par Emberger et al. (2013). Ce seuil conduit probablement à une surface extrêmement faible en France. Les extrapolations des paramètres de résilience connus (sol, dispersion des espèces) montrent que les processus à l'œuvre, qui expliquent par exemple la recolonisation des espèces forestières après la dernière glaciation, sont d'une autre nature que ceux évoqués. Des auteurs, dans d'autres contextes, montrent l'importance de la non interruption par la glaciation, reliant ainsi de fait l'ancienneté telle qu'elle est généralement comprise (temps court) avec la question de l'évolution et de la spéciation sur un temps très long (Nogué et al., 2013).
- Une ancienneté > 2000 ans. Un espace boisé en continu depuis l'époque gallo-romaine, période durant laquelle la forêt a subi une forte pression et dont la mise en culture a encore des répercussions visibles aujourd'hui (Dambrine et al., 2007 ; Diedhiou et al., 2009 ; Vanwalleghem et al., 2004). Nous proposons de qualifier ces boisements de « forêts anciennes gallo-romaines ». Il semble, vu les données disponibles, que les processus dirigeant l'ancienneté soient extrapolables jusqu'à cette période. L'archéologie forestière à ce jour conduit à penser que leur surface est faible dans les grands massifs de plaine en France, mais aucune étude exhaustive n'existe ;
- Une ancienneté > 600 ans. Un espace boisé en continu depuis la fin du moyen âge (XII – XIIIème siècle). L'impact de cette ancienneté n'a toutefois pas été à ce jour documenté et distingué des autres. Mais, puisque les changements d'usage des sols à l'époque gallo-romaine ont encore des impacts visibles aujourd'hui, ce minimum, plus récent, devrait avoir des conséquences davantage visibles sur les sols. Nous proposons d'appeler ces espaces « forêts anciennes médiévales ».
- Une ancienneté > 150 ans. Une forêt boisée en continu depuis le dernier minimum forestier du milieu du XIXème siècle est qualifiée, comme c'est déjà le cas, de forêt ancienne.

Notons que ces différents termes peuvent se superposer : une forêt ancienne gallo-romaine est, de fait, également médiévale et ancienne. Il conviendra d'employer

le qualificatif associé à l'époque correspondant à la preuve la plus ancienne de la continuité de l'état boisé.

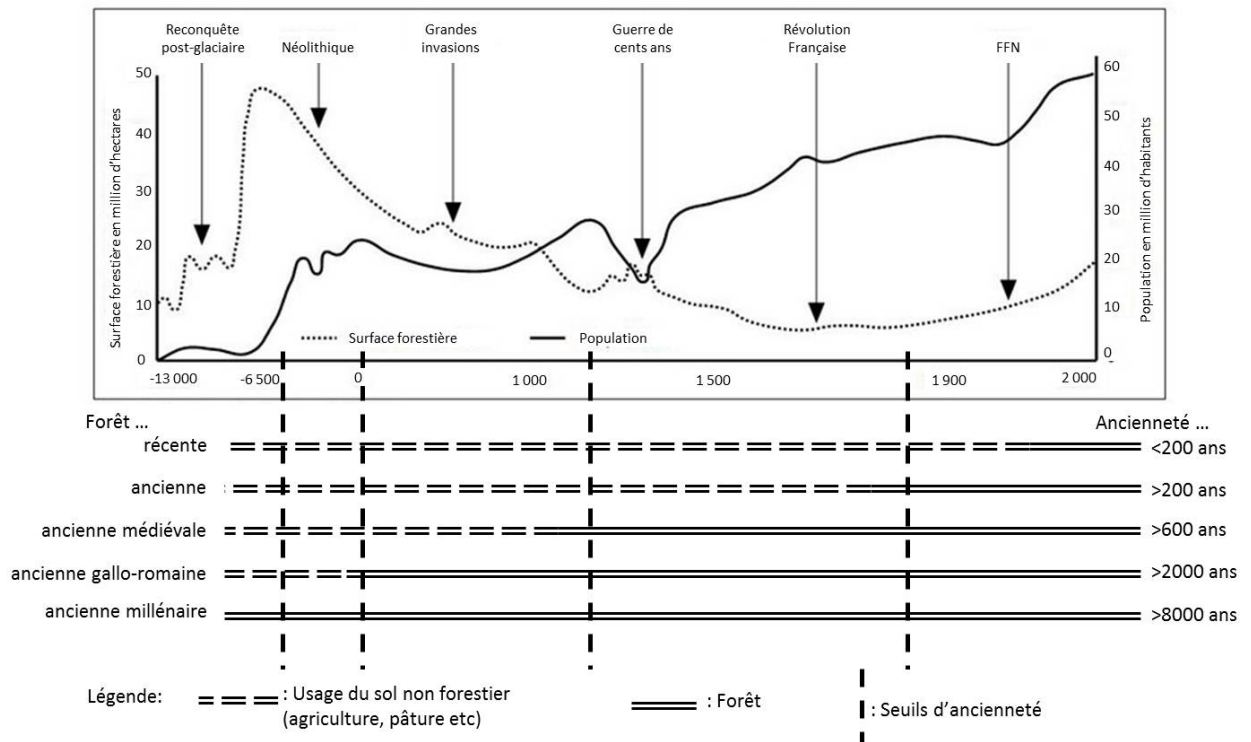


FIGURE 1.3 – Le gradient d'ancienneté dans le contexte français, depuis la dernière glaciation (d'après (Emberger et al., 2013 ; Gaudin, 1996), modifié).

1.4.2 Limites de la pertinence du concept d'ancienneté

A l'heure actuelle, les degrés d'ancienneté des forêts dites anciennes ne sont pas distingués, qu'elles soient boisées depuis plusieurs millénaires ou seulement depuis 1850. Ceci est en grande partie lié à la difficulté de caractériser avec précision l'usage passé des terres, par manque d'outils ou des outils coûteux, comme par exemple des recherches archéologiques ou par Lidar (télédétection par laser des microtopographies témoignant des usages passés) (Dardignac, 2013). Ces différences d'historique, pourtant regroupées sous le terme de forêt ancienne, pourraient expliquer la non significativité de certains résultats, ou bien la contradiction entre certaines études. Il est donc souhaitable de préciser l'ancienneté plus en détail, là où les données sont disponibles pour le faire. C'est la raison pour laquelle nous proposons ces seuils d'ancienneté. Étant donné le coût élevé des études pour déterminer l'ancienneté (Lidar, recherche archéologique), la précision de ce gradient est

pour l'instant surtout utile et accessible aux scientifiques.

Le seuil millénaire est très théorique et, avec les moyens d'études actuels, difficile à prouver. Le seuil d'ancienneté médiévale (600 ans) est proposé ici alors qu'il n'existe pas à notre connaissance d'étude scientifique prouvant son influence spécifique et distincte sur la biodiversité ou les paramètres édaphiques. Plus on remonte dans le temps, plus l'importance de la capacité de dispersion versus les caractéristiques chimiques des sols pour expliquer la répartition des espèces se complexifient et donc, plus il est difficile de mesurer avec précision l'influence de ces seuils sur l'écosystème.

Une forte variabilité spatiale des espèces indicatrices d'ancienneté apparaît dans la littérature. Selon les régions du monde, le cortège floristique des forêts anciennes peut changer (Hermy et Verheyen, 2007). Les espèces indicatrices d'ancienneté varient également entre les régions biogéographiques d'un même pays (Sciama et al., 2009). Il est envisageable que la distinction de ces seuils d'ancienneté et de leurs conséquences, conduira à des listes d'espèces indicatrices plus fiables et plus stables.

Dans d'autres contextes comme celui de l'île de la Gomera, qui n'a pas été sous l'emprise des glaces durant la dernière glaciation européenne, la continuité de l'état boisé a une influence sur une échelle de temps beaucoup plus longue. Nogué et al. (2013) montrent son importance sur l'évolution (spéciation) et l'adaptation des espèces. Dans des contextes de continuité forestière plus longue, ces paramètres ont une influence visible sur la répartition des espèces et rendent l'interprétation de l'ancienneté plus complexe.

A cette échelle de temps, la continuité est un facteur explicatif de la répartition de certaines espèces, qui doit être considérée, entre autres, en lien avec l'évolution du génome de celles-ci et du climat. La capacité de dispersion ne peut, à elle seule, expliquer la répartition de l'espèce, comme classiquement dans l'ancienneté. Certaines espèces, comme la Jacinthe des bois (*Hyacinthoides non-scripta*) ont une capacité de dispersion estimée, suivant les conditions locales, entre quelques mètres et quelques centaines de mètres par siècle et sont caractéristiques des forêts anciennes. Or, la jacinthe des bois se trouve aujourd'hui dans le nord de la France, zone impossible à atteindre en 8000 ou même 12000 ans, depuis les refuges glaciaires du sud de l'Europe. Notons que la compétition entre espèces, les conditions stationnelles et climatiques ou des événements exceptionnels (coupes rases, tempêtes, inondations...) sont également des facteurs particulièrement importants qui peuvent expliquer des variations dans les vitesses de recolonisation (De Keersmaecker

et al., 2011).

Il semble que les processus à l'œuvre soient alors différents (évolution, spéciation, compétition, climat) et que l'ancienneté telle qu'elle est généralement définie montre ici toutes ses limites.

1.4.3 Synthèse des structurations du gradient de maturité existantes

A l'échelle de l'arbre, l'appréciation du développement biologique nécessite une lecture de l'architecture des arbres (Barthélémy et Caraglio, 2007), ce qui permet d'identifier quatre stades de développement fondés sur des « unités architecturales » (Figure 4 ; (Drénou, 2009)). Le premier est celui de l'arbre jeune : à ce stade, chaque espèce se caractérise

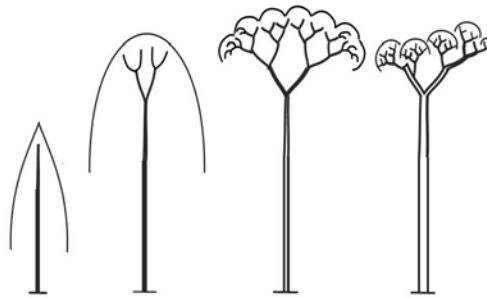


FIGURE 1.4 – Les quatre stades de développement pour les essences feuillues : arbre jeune, adulte, mature et sénéscent (de gauche à droite). Dessins : S. Sabatier et C. Drénou.

par un ordre de ramification limité (par exemple, 3 pour le noyer royal et le frêne commun, 4 pour les chênes, le châtaignier et le merisier). Les branches sont fines et ont une durée de vie brève car elles sont amenées à disparaître par élagage naturel. Elles forment donc un houppier transitoire dont la forme conique est typique. L'arbre jeune ne fleurit pas, ou peu. Avec la mise en place des branches maîtresses réitérant l'unité architecturale, la forme du houppier des feuillus passe progressivement de conique à sphérique. Les branches, constituées de fourches successives, se terminent par des axes caractéristiques : ils sont rectilignes, de grande taille (50 cm à 1 m de longueur), abondamment ramifiés et fertiles. Ils confèrent au houppier un aspect régulier et compact. L'arbre est alors au stade adulte. Chez les conifères, c'est à ce moment que la cime s'arrondit. Le stade mature est atteint lorsque l'arbre arrive à son volume définitif. A ce stade, les branches

continuent à se développer, mais l'enveloppe du houppier n'augmente pas. Les nouveaux axes formés apparaissent les uns en retrait des autres et finissent par se courber sous leur propre poids. Ces systèmes d'arcs superposés et affaissés s'observent d'abord au niveau des branches basses, puis gagnent progressivement la cime. L'arbre mature a un contour irrégulier et semble éclater en une multitude de petits houppiers à l'image d'une vaste inflorescence de chou-fleur. L'expression de la sexualité est maximale. Chez les conifères, la réduction de la taille des pousses annuelles et de la ramification se traduit par une forme tabulaire au sommet du tronc. Quatrième et dernier stade du développement d'un arbre, la phase de sénescence commence par la dislocation du houppier et se poursuit par la mort progressive des branches ultimes. Ces pertes sont irréversibles car la capacité de l'arbre à produire des gourmands, aptitude qui n'a cessé de diminuer au cours du vieillissement, est quasi-nulle au moment de la sénescence. Chez les conifères, la sexualité mâle tend à devenir prépondérante et les cônes femelles se raréfient. Les phases mature et sénescence représentent plus de 50% de la longévité de l'arbre.

A l'échelle du peuplement, des structurations du gradient de maturité ont été proposées également, certaines sont basées sur l'économie sylvicole, d'autres davantage sur l'écologie.

Les sylviculteurs définissent la maturité uniquement comme une mesure de l'âge du peuplement ou la grosseur des arbres. Un arbre, tout comme un peuplement, est considéré comme mature lorsqu'il a atteint son âge ou diamètre d'exploitabilité (Bastien et Gauberville, 2011). Cette définition de la maturité est le fruit d'une vision purement économique. Etant donné que les âges d'exploitabilité utilisés en sylviculture de production se situent en général en deçà du premier tiers de vie du peuplement (Gosselin et al., 2004; Vallauri et al., 2005), cette conception de la maturité occulte une très grande part du développement biologique des arbres. De plus, cette définition de la maturité n'est pas pertinente d'un point de vue écologique.

Les méthodes plus écologiques d'évaluation de la maturité prennent en compte les différents paramètres témoignant du développement biologique du peuplement. Par exemple, Rossi et al. (2013) utilisent l'ensemble du cycle de développement du peuplement, de sa naissance à après sa sénescence. Deux indicateurs servent à approcher la maturité du peuplement vivant (l'âge moyen de la cohorte d'arbres qui structure le peuplement et/ou la densité de TGB et TTGB) et un troisième indicateur focalise sur la présence de la phase

anabolique du peuplement (quantité de bois mort). Dans cette méthode, chacun des trois indicateurs est mesuré et noté.

1.4.4 Réflexions en vue d'une structuration du gradient de maturité

En lien avec ce qui apparaît déjà dans la littérature, nous proposons une structuration du gradient de maturité basée sur quatre paramètres qui évoluent avec le développement biologique des arbres : (i) l'âge moyen de la cohorte d'arbres qui structure le peuplement, (ii) le nombre de très gros bois, (iii) la quantité et la diversité du bois mort et (iv) l'abondance et la diversité de certains dendro-microhabitats.

Différentes catégorisations de l'âge ont déjà été proposées. Par exemple, Rossi et Vallauri (2013) regroupent les essences en 4 catégories suivant leur longévité estimée (les âges seuil des classes sont < 100 ans ; 200 ans ; 300 ans ; > 500 ans). Pour chaque catégorie, la maturité du peuplement est alors évaluée suivant 5 grandes classes d'âge (très jeune, soit $a < 1/8$ de la l'âge seuil de la classe ; jeune soit $1/8 < a < 1/4$; adulte soit $1/4 < a < 1/2$; mature soit $1/2 < a < 3/4$; âgé soit $3/4 < a < 1$, et enfin très vieux au-delà).

Pour quelques essences, l'évolution des dendro-microhabitats (diversité, fréquence) a été documentée et montre une différence marquée entre la première et la seconde moitié de la durée de vie de l'arbre. En particulier, les dendro-microhabitats sont significativement plus présents sur hêtres et sapins lorsque les arbres ont dépassé les $2/3$ de leur longévité (Dufrene et al., 2005). Leur occurrence est en relation avec la présence de très gros bois (TGB, $d > 65$ pour les résineux ou > 70 cm pour les feuillus) tels qu'ils sont définis par les bornes commerciales communément utilisées (Bastien et Gauberville, 2011) et surtout les très très gros bois (TTGB, $d > 90$ cm pour les feuillus et $d > 100$ cm pour les résineux) car ces seuils de diamètre sont également pertinents pour la diversité des dendro-microhabitats (Larrieu et al., 2014).

Au niveau européen, des seuils de quantité de bois mort ont pu être établis en fonction de la biodiversité associée. Deux valeurs apparaissent fréquemment. La première est $20\text{m}^3/\text{ha}$ de bois mort total (au sol et sur pied). C'est au-delà de ce seuil que les espèces de coléoptères saproxyliques de hêtraie sont les plus nombreuses (Gossner et al., 2013). Dans un contexte boréal de pessière, les espèces de polypores menacées ne sont présentes qu'au-

delà de ce seuil (Penttilä et al., 2004). Lorsque les groupes taxonomiques étudiés sont plus nombreux (arthropodes saproxyliques, pics et polypores menacés) et les contextes différents (forêts boréales, tempérées de montagnes et de plaines), la valeur seuil varie de 20 à 50m³/ha (Müller et Büttler, 2010) suivant les espèces et les contextes. Le deuxième seuil se situe aux alentours de 50-60m³/ha. C'est au-delà de cette valeur qu'apparaissent en général les espèces de coléoptères rares, inféodées au bois mort de grande dimension et de stade de décomposition avancé (Gossner et al., 2013). Notons que ces seuils ont été établis en référence à des données taxonomiques et non pas directement en fonction du développement biologique du peuplement.

Il n'existe aujourd'hui que très peu d'études montrant le lien chiffré entre développement biologique du peuplement et la diversité/abondance des dendro-microhabitats ou le nombre de TGB ou TTGB. Ce manque actuel de références rend prématuré la mise en pratique de la proposition d'une structuration chiffrée du gradient de maturité incluant ces deux aspects de façon précise. Néanmoins, nous pensons que le degré de maturité devrait être estimé par une analyse multicritères qui intégrerait simultanément l'ensemble de ces quatre paramètres (âge, bois mort, TGB et dendro-microhabitats). Pour chacun d'entre eux, le gradient de maturité serait scindé en classes délimitées par des valeurs seuils.

1.4.5 Limites à la pertinence du concept de maturité

L'évaluation de la maturité est en partie basée sur l'âge des arbres structurant le peuplement. Or la longévité des essences est très mal connue dans nos contextes européens où la pression humaine a été très importante depuis plusieurs millénaires. Par exemple, le chêne sessile a une longévité individuelle estimée de « 500 à 1000 ans » (Rameau et al., 2005). Cette imprécision, qui va du simple au double, vient de la rareté d'arbres âgés de plus de 500 ans et de la variabilité induite par l'impact des conditions stationnelles, des caractéristiques du peuplement et de la compétition, sur la longévité. Le hêtre est quant à lui connu pour avoir une longévité inférieure au chêne, de « 150 à 300 ans » (Rameau et al., 2005). Pourtant, il existe des peuplements de hêtres bien plus âgés, comme dans le pays basque français, à Iraty où il existe une hêtraie comportant des arbres de plus de 500 ans (Bourquin-Mignot et Girardclos, 2001).

Les seuils de bois morts cités précédemment sont basés sur l'étude de plusieurs groupes

d'espèces, ce qui leur donne un caractère très général. Cependant, pour certaines espèces très exigeantes, le besoin en bois mort peut s'avérer encore plus sélectif, et, par exemple, la conservation du champignon saproxylique *Antrodiella citrinella* nécessite plus de 140 m³/ha (Bässler et Müller, 2010).

Les études récentes montrent que le type et la fréquence des dendro-microhabitats (Larrieu et al., 2012; Michel et Winter, 2009) et le volume de bois mort (Müller et Büttler, 2010), tout comme la longévité (Rameau et al., 2005), varient fortement en fonction de l'essence considérée, notamment entre feuillus et résineux. Des études complémentaires sur ces paramètres permettront dans les années à venir de structurer de façon précise le concept de maturité.

Conclusion et perspectives

La maturité et l'ancienneté sont deux qualités fonctionnelles des milieux forestiers. Différents termes permettent aujourd'hui de caractériser chaque degré d'ancienneté. En pratique, dans nos forêts tempérées, un peuplement à maturité élevée est souvent ancien, ce qui a longtemps provoqué une confusion entre ces deux termes.

Ces qualités ont toutes les deux des influences notoires et durables sur la biodiversité et sur les caractéristiques du sol forestier et, de ce fait, sont les déterminants de l'état de conservation de l'écosystème. Les études récentes permettent aujourd'hui de mettre en évidence la complexité de ces qualités. Si les différences écologiques notables entre forêts anciennes et récentes ne sont plus contestables aujourd'hui, il apparaît que ce niveau de précision de l'ancienneté n'est pas suffisant pour tout expliquer. Il est important de remonter plus loin dans le temps et d'étudier l'existence d'autres seuils d'ancienneté.

Les peuplements à maturité élevée suscitent aujourd'hui l'intérêt de plusieurs recherches, mais, dans un contexte européen fortement anthropisé depuis des siècles, nous ne savons que très peu de choses sur les peuplements en fin de longévité, degré ultime de la maturité. Les questions transversales sur ces deux qualités telles que la capacité de dispersion/recolonisation des espèces liées à des degrés élevés d'ancienneté et de maturité devraient également être approfondies.

Aujourd'hui, les écosystèmes présentant des degrés élevés d'ancienneté et de maturité

sont rares : 29% de la forêt française est ancienne, 3% a dépassé l'âge d'exploitabilité. Quant aux forêts subnaturelles, elles sont pratiquement inexistantes (<0.2% de la surface forestière). Cependant, ces forêts sont rarement protégées par la législation. Les politiques publiques actuelles protègent les écosystèmes forestiers en fonction de la rareté de leur type de végétation et sans disposition explicite pour leur état de conservation. Par exemple, une hêtraie-sapinière montagnarde subnaturelle, comme on en trouve encore quelques-unes dans les Pyrénées, est un écosystème extrêmement rare et pourtant non protégé par la législation car les hêtraies-sapinières sont communes en France et dans l'ensemble des montagnes européennes (environ 380 000 km² soit 4% de l'ensemble des forêts européennes (MCPFE, 2007)). Pour être plus pertinentes, les politiques de conservation devraient intégrer trois dimensions dans leurs choix, toutes aussi importantes : le type d'habitat naturel (ripisylves, hêtraies, pessières alpines, érablaies sur éboulis, etc.), son histoire (ancienneté) et son état actuel (avancement dans la dynamique et maturité notamment).

Chapitre 2

L'écosystème forestier dans le paysage

L'écologie du paysage est une discipline à part entière et qui n'est pas l'encrage disciplinaire premier de cette thèse. Or, aux vues des déterminants morphologiques de dispersion des espèces (aptérisme) et les résultats développés dans le chapitre 10, il est légitime de ne pas se limiter aux impacts anthropiques sur les écosystèmes, mais de considérer également ceux sur les paysages. L'objectif de ce chapitre est ainsi de définir les principaux concepts fondateurs, d'approcher les liens complexes existant (ou qui pourraient exister) entre la biodiversité et les paysages anthropisés, dans le but de cibler les problématiques à étudier en priorité dans cette étude.

2.1 Évolution de la vision du paysage : d'une homogénéité du paysage à la spatialisation des habitats

Les premières théories d'écologie des populations supposaient une homogénéité spatiale de l'environnement (Verhulst, 1838 ; Volterra, 1928). Cette vision a été remise en question par les travaux de Gause dans les années 1930 (Gause et Witt, 1935 ; Gause et al., 1936) qui montrent que la persistance des populations dans un paysage est positivement dépendante de l'hétérogénéité spatiale de ce dernier. Il considère que la juxtaposition de différents types de milieux dans un paysage permet aux proies de se "réfugier" dans un milieu où le prédateur est naturellement absent. Cette théorie dominante perdure jusque dans les années 1960 (Pimentel et al., 1963).

L'hétérogénéité spatiale a ensuite été perçue comme une subdivision d'habitats provoquant la séparation des populations en plusieurs sous-populations (Reddingius et den

Boer, 1970 ; Roff, 1974). Avec cette nouvelle vision est apparue la modélisation. Les modèles n'étaient alors pas spatialisés, c'est-à-dire que la colonisation d'un espace favorable vide était supposée indépendante de sa localisation (Fahrig et Nuttle, 2006).

La spatialisation des modèles, apparue dans les années 1980 (Lefkovitch et Fahrig, 1985 ; Nachman, 1987), amène à prendre en compte l'espace entre les patches. Le paysage est alors défini comme une surface hétérogène composée d'une mosaïque de patches en interaction, à toutes les échelles pertinentes pour l'étude du phénomène considéré (Mcgarigal et Mccomb, 1995). En modélisation, le paysage est considéré comme une grille, où chaque cellule serait soit un habitat, soit un non-habitat (Dunning et al., 1992 ; Fahrig et Nuttle, 2006). L'ensemble des cellules non-habitat constitue la *matrice* (Fahrig et Nuttle, 2006). La taille du paysage à considérer varie selon les types d'organismes, mais se situe entre l'habitat et la distribution régionale (Dunning et al., 1992).

Cette dichotomie habitat/non habitat est souvent utilisée au détriment d'une approche continue (Fahrig et Nuttle, 2006), comme dans les travaux de Colasanti et Grime (1993) ou Engen et al. (2002) par exemple. L'approche dichotomique est critiquée car elle est plus éloignée de la réalité que l'approche continue (Fahrig et al., 2011). Cependant, en raison de l'absence de connaissances précises sur l'affinité des espèces étudiées aux différents milieux, l'approche dichotomique est celle choisie dans cette étude.

L'étude des proportions et agencement des cellules habitats/ non habitats permet la description spatiale des paysages ainsi que les différents impacts anthropiques sur ce dernier (Dunning et al., 1992).

2.2 Différentes variables pour décrire le paysage

2.2.1 Deux caractéristiques du paysage : sa *configuration* et sa *composition*

Le paysage peut être décrit grâce à différentes variables appartenant à deux catégories : celles qui décrivent la composition et celles décrivant la configuration (Dunning et al., 1992).

La *composition* du paysage représente à la fois la diversité des types d'habitats du paysage et les proportions de chacun d'entre eux (Fahrig et Nuttle, 2006). Elle peut être évaluée en mesurant le nombre d'habitats présents sur le paysage donné et par leurs proportions

respectives. Pour des espèces forestières par exemple, le taux de boisement, c'est-à-dire la proportion de forêt dans un paysage délimité, est une variable servant à caractériser la composition du paysage (Magle et al., 2009).

La *configuration*, parfois appelée *physionomie* (Dunning et al., 1992), correspond à la répartition spatiale des différents habitats dans le paysage (Fahrig et al., 2011). L'hétérogénéité de configuration peut être mesurée, par différents indices comme : la densité de lisière, la complexité des parcelles, le contraste des lisières et la subdivision du paysage (Fahrig et Nuttle, 2006).

2.2.2 Impacts anthropiques : distinction entre fragmentation et disparition d'habitats

Sur un paysage défini, la déforestation d'une ou plusieurs parcelles boisées induit, pour une espèce forestière, deux impacts : la fragmentation et la disparition d'habitats. Par le passé, ces deux termes ont été confondus (Fahrig, 2003).

La *disparition d'habitats* est, comme son nom l'indique, la diminution de la surface de l'habitat par destruction de ce dernier (Fahrig, 2003).

La *fragmentation* est la séparation des habitats qui demeurent en quantités identiques dans un paysage donné. Ceci provoque une diminution de la taille des patchs d'habitats (Fahrig, 2003).

Ainsi, la fragmentation des écosystèmes induit un changement de configuration du paysage, alors que la disparition d'habitats induit un changement de composition du paysage (figure 2.1).

2.3 Conséquences de la fragmentation et de la disparition d'habitats sur la biodiversité

2.3.1 Les différents impacts négatifs de la disparition d'habitats

La disparition d'habitats induit directement l'extinction locale des espèces. Ainsi de nombreux travaux témoignent des conséquences négatives de la perte d'habitats sur la richesse spécifique, sur l'abondance et la distribution des populations mais également

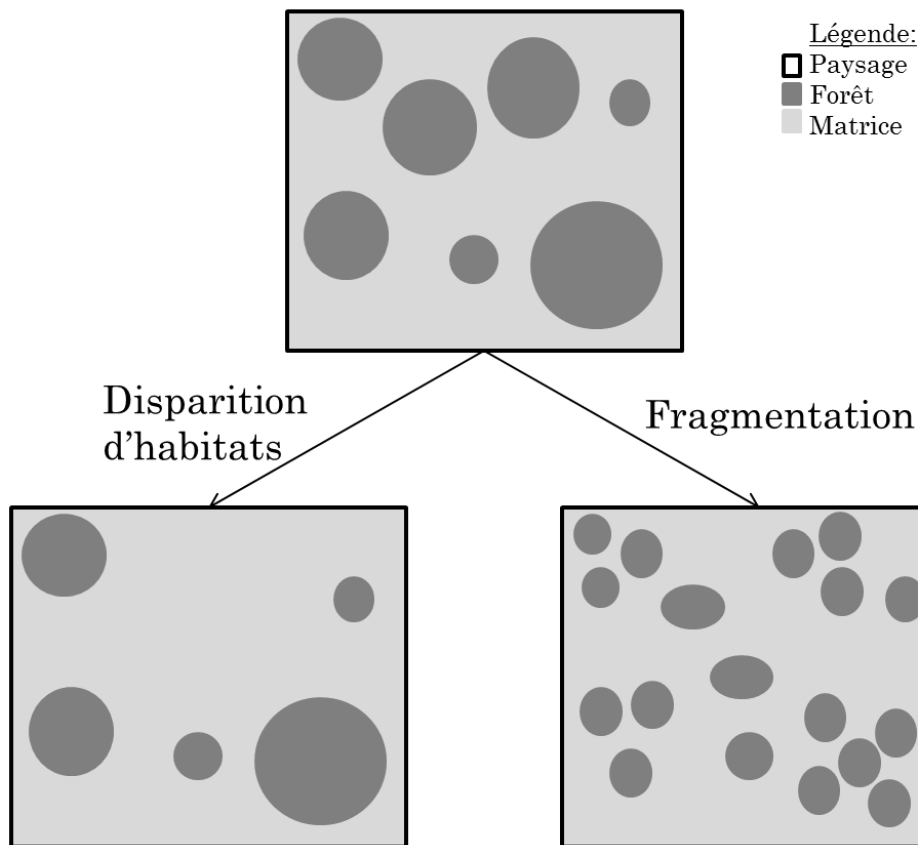


FIGURE 2.1 – Deux impacts anthropiques sur les paysages : fragmentation et perte d'habitats. Schéma inspiré de *Fahrig, 2003*

sur la diversité génétique (Fahrig, 2003 ; Lindenmayer et al., 2008). Elle a également des effets indirects sur le taux de croissance des populations (Donovan et Flather, 2002). Elle modifie également les cortèges d'espèces et les interactions entre ces dernières (Fahrig, 2003). La perte d'habitats est aujourd'hui considérée comme la plus importante menace pour la biodiversité (Foley, 2005).

2.3.2 La fragmentation, effets positifs et négatifs

Fahrig (2003) a comparé 12 études qui ont mesuré en conditions réelles les effets de la disparition d'habitats et de la fragmentation. Dans toutes ces études, il est ressorti un impact plus important de la perte d'habitats. Lorsque les études ont montré un effet de la fragmentation, celui-ci était aussi bien négatif que positif. L'auteur explique les effets négatifs par la diminution de la surface des patches individuellement et par l'augmentation

des lisières. Elle explique les effets positifs par la diminution de la distance entre patches et le fait que certaines espèces ont besoin de plusieurs types d'habitats pour se nourrir, se reproduire etc...

2.3.3 Impacts de la fragmentation et de la disparition d'habitats sur les coléoptères aptères et les coléoptères saproxyliques

Tout comme l'ensemble de la biodiversité, les coléoptères sont impactés par la fragmentation et la disparition d'habitats. La présence de milieu ouvert modifie les conditions microclimatiques et la biocoenose de la forêt à proximité de la lisière. Ceci a des conséquences sur la composition des assemblages de coléoptères de litière, tout régime trophique confondu, qui est significativement impactée par la distance à la lisière et la surface de la forêt (Didham et al., 1998). Au sein d'une même forêt, il est donc possible de distinguer le *milieu intérieur forestier* des lisières. Les caractéristiques microclimatiques en bordure de forêt sont en effet différentes du milieu intérieur forestier, et ce jusqu'à 500m de la lisière (Bergès et al., 2013).

Les impacts de la fragmentation et la disparition d'habitats sur les coléoptères aptères ont été étudiés essentiellement sur des carabiques, non saproxyliques (travaux de Burel). Sur ces espèces, il a été mesuré un effet néfaste de l'isolation (distance à la forêt) jusqu'à 1km sur l'abondance des espèces. Au delà de ce kilomètre, l'abondance ne semble plus impactée par cette distance mais par la structure des haies et la présence de chemins bordés de haies (Burel, 1989).

L'impact de la fragmentation et de la disparition d'habitats sur les coléoptères saproxyliques a été relativement peu étudié par rapport à d'autres groupes taxonomiques. Cependant, certains travaux ont pu mettre en évidence un impact négatif de la disparition d'habitats (Victorsson et Jonsell, 2013), ainsi qu'un impact négatif de l'isolement (Ranius et al., 2011) sur les coléoptères saproxyliques.

L'impact de la fragmentation et de la perte d'habitats n'a, à notre connaissance, jamais été étudié sur les espèces ou les assemblages de coléoptères saproxyliques aptères de litière. Or, étant donnés leur aptérisme, leur régime trophique et la littérature traitant de ces deux caractéristiques indépendamment, il est fort probable que ces espèces soient

impactées par ces modifications des paysages. L'impact globalement plus important de la disparition d'habitats sur la biodiversité et la complexité des effets de la fragmentation (diminution de la surface mais diminution de l'isolement), nous amènent dans la suite de l'étude à n'étudier l'impact anthropique sur les paysages que par l'intermédiaire de la disparition d'habitats (en particulier au chapitre 10).

2.4 Controverses autour de la théorie des métapopulations

Par la disparition d'habitats et la fragmentation, l'Homme transforme donc le paysage naturel en une mosaïque d'habitats. Les espèces liées à ces habitats sont ainsi réparties en populations dans différents espaces. De cette constatation de répartition est née la théorie des métapopulations (Hanski, 1999 ; Levins, 1969). Une métapopulation est "un ensemble de sous-populations reliées par des événements (rares) de dispersion, dans un équilibre dynamique d'extinction-recolonisation" (Fronhofer et al., 2012). Ceci traduirait le fait que les espèces réparties en sous-populations dans des patches d'habitats ont un fonctionnement qui nécessite l'échange d'individus et de gènes entre patch pour se maintenir dans un paysage.

A l'heure actuelle, cette théorie ne fait pas l'unanimité au sein de la communauté scientifique et est régulièrement remise en question (Baguette, 2004 ; Fronhofer et al., 2012). Fronhofer et al. (2012) montrent que ce qui est appelé *fonctionnement en métapopulations* représente souvent uniquement l'hétérogénéité des paysages.

Le concept de métapopulation ne sera pas employé dans cette étude et nous nous en tiendrons, dans ce manuscrit, à des notions de composition et de configuration des paysages pour l'étude des coléoptères saproxyliques aptères.

2.5 Dispersion des espèces dans le paysage

2.5.1 Les différents déterminants de la dispersion

Dans les paysages fragmentés, la dispersion est essentielle à la survie des espèces (Kokko et López-Sepulcre, 2006). La dispersion est définie comme "le mouvement d'indi-

vidus ou de propagules qui peuvent avoir des conséquences sur les flux de gènes" (Ronce, 2007). Le phénomène de dispersion est modélisé en fonction de différents *coûts*, qui déterminent le départ de l'individu mais également le succès de la dispersion, c'est-à-dire l'arrivée à un nouvel habitat favorable. (Baguette et Van Dyck, 2007)

Il existe quatre types de coûts, les trois premiers sont des coûts directs et le dernier est indirect, (Bonte et al., 2012) :

- les coûts **énergétiques** : énergie métabolique nécessaire au déplacement et à la formation des organes de mouvement ;
- les coûts en **temps** : pendant la durée de la dispersion, l'individu ne peut pas réaliser d'autres activités (reproduction par exemple) ;
- les coûts de **risques** : la probabilité de mourir ou d'être blessé pendant la dispersion ;
- les coûts d'**opportunité** : la perte des avantages liés à la familiarité de l'habitat d'origine.

Les coûts de dispersion s'échelonnent tout au long de la vie, comme par exemple (Bonte et al., 2012) :

- la croissance des membres assurant le déplacement est payée au cours du développement ;
- l'énergie et le temps nécessaire à la dispersion sont payés durant ce déplacement ;
- le risque de mortalité est plus important dans un environnement inconnu, il est ainsi payé dans l'environnement d'arrivée.

Puisque la quantité finie d'énergie produite par les ressources ingérées ne peut pas servir à la fois à la reproduction, à la croissance et au déplacement, des compromis doivent être réalisés suivant la phase de la vie. Par exemple, l'énergie utilisée pour le déplacement n'est pas utilisée pour améliorer les défenses immunitaires, augmentant ainsi les probabilités que l'individu soit malade dans son nouvel habitat (Srygley et al., 2009).

2.5.2 Applications pour l'étude de la dispersion

Plus le bilan des coûts de dispersion est faible, plus la probabilité que l'individu réalise une dispersion efficace est élevée (Baguette et Van Dyck, 2007 ; Bonte et al., 2012).

L'étude des coûts permet donc mieux modéliser la dispersion des individus.

Toutes les étapes en amont et en aval de la dispersion, les transferts et les coûts énergétiques, sont particulièrement complexes à étudier et nécessitent une excellente connaissance de la biologie des espèces (Travis et al., 2012). Ils ne sont pas étudiés durant cette thèse. Nous ciblons dans cette étude les coûts de temps, de risque et d'opportunité durant la dispersion.

Plus la distance de dispersion est grande, plus le coût de risque est élevé car la probabilité de prédation est plus grande (Brooker et al., 1999). Ainsi, étudier la distance et le temps permet de caractériser une partie du coût du risque et le coût du temps. Le temps et la distance sont deux variables qui peuvent être compensées l'une par l'autre en fonction de la vitesse. Connaître la vitesse de déplacement permet donc d'estimer les coûts de risque et de temps (plus l'espèce se déplace vite, moins i/ elle perd de temps en déplacement et ii/ elle a de chance de mourir).

Plus la matrice a des caractéristiques proches de l'habitat, plus les coûts de risque et d'opportunité sont faibles (Bartoń et al., 2009). Il paraît ainsi essentiel d'étudier les composants les plus proches de l'habitat naturel, qui sont plus susceptibles d'être empruntés par les espèces. Pour les espèces forestières en paysage fragmenté, les éléments boisés non forestiers du paysage représentent des milieux plus proches (en terme de ressource et microclimat notamment) des milieux forestiers que les milieux ouverts. Les étudier permet donc d'estimer les coûts de risque et d'opportunité.

2.5.3 Estimer le coût de temps et de risque par la vitesse de dispersion

Il existe trois principales méthodes pour évaluer la vitesse de dispersion : le radio tracking, la capture-marquage-recapture et la mesure en laboratoire.

Le radio-tracking nécessite la fixation sur l'animal d'un émetteur ayant une taille importante (par exemple 12.5x6.0x2.6mm (Rink et Sinsch, 2007)), notamment en raison de la taille de la batterie, non adaptée à l'étude des coléoptères considérés ici qui mesurent, au maximum, 4mm de long.

La technique de capture marquage recapture ne donne comme information qu'une distance euclidienne entre deux points. Ces deux méthodes d'évaluation réalisées sur le terrain présentent un inconvénient majeur, à savoir qu'il est difficile de distinguer l'influence

des facteurs environnementaux des caractéristiques des individus (Dubois et al., 2010). L'ensemble de ces inconvénients, a conduit à étudier leur capacité de déplacement en laboratoire.

Pour les espèces ailées, des mesures de vitesse en laboratoire ont déjà été réalisées grâce à un manège de vol (Dubois et al., 2010 ; Jonsson et al., 2005 ; Ranius, 2006) et ont apporté des connaissances importantes, notamment sur la capacité de déplacement d'une espèce protégée (*Osmoderma eremita*) (Dubois et al., 2010). Pour les espèces aptères, la vitesse de marche a été mesurée soit en observant les déplacements d'individus sur quelques centimètres, sur papier millimétré (Evans et Forsythe, 1984), soit en chronométrant le temps de parcours des espèces d'un point A à un point B (Punzo, 1975).

Suivant le même principe que l'observation des individus sur feuille millimétré (Evans et Forsythe, 1984), le développement des outils technologiques ces dernières années nous a permis d'automatiser la détection des individus sur une vidéo (12).

2.5.4 Etude des éléments non forestiers pour estimer les risques et opportunité de dispersion

Différents éléments boisés mais non forestiers du paysage, comme les haies ou les arbres isolés par exemple, ont une valeur refuge importante pour certaines espèces saproxyliques (Ohsawa, 2007 ; Parmain, 2015 ; Vignon, 2006). Or beaucoup de ces éléments sont en régression depuis les remembrements des campagnes durant tout le XX^{ème} siècle. Une importante disparition des haies a été observée à l'échelle du territoire national (45000km/an entre 1975 et 1987 puis 14 000 ha/an entre 1982 et 1990 et 9 000 ha/an entre 1991 et 2000) (Pointereau, 2002). Évaluer l'impact de cette diminution de la connectivité sur les espèces forestières, comme les coléoptères saproxyliques aptères, apparaît ainsi essentiel pour mieux adapter leur conservation et améliorer leur dispersion dans le paysage (Parmain, 2015).

Chapitre 3

Les coléoptères saproxyliques aptères de litière

3.1 Humus et litière : siège de la dégradation de la matière organique

Définitions L’humus est la fraction du sol qui contient de la matière organique, plus ou moins dégradée par voie biologique ou chimique (Bastien et Gauberville, 2011). Ce compartiment est le lien entre la biomasse aérienne (végétaux, animaux, champignons) et la partie minérale du sol, grâce à une succession d’horizons holorganiques (OL, OF et OH) et organo-minéraux (A) (Zanella et al., 2011). C’est dans cette partie du sol qu’a lieu le processus de dégradation, qui permet la transformation de la matière organique morte (ou nécromasse) en minéraux et nutriments assimilables par les végétaux. Ces horizons ainsi que les acteurs de la dégradation qu’ils abritent sont essentiels dans le bon fonctionnement des sols. Ils sont le lien entre les êtres vivants et les matières minérales.

Le terme litière a actuellement deux définitions distinctes, mais liées. Dans un sens strict, elle est le premier horizon de l’humus : OL (L pour Litière) (Bastien et Gauberville, 2011). Il est caractérisé par une accumulation de feuilles ou d’aiguilles et de bois mort. La matière intacte (feuille, tige etc) représente plus de 90% de cet horizon et la matière décomposée moins de 10%. Dans un sens plus large, le terme litière est employé pour désigner l’ensemble des horizons holorganiques (OL, OF et OH) (Zanella et al., 2011). En fonction de certaines conditions, notamment de température et de pluviosité, les coléo-

ptères saproxyliques aptères étudiés dans cette thèse sont capables de s'enfoncer plus ou moins profondément dans ces différents horizons holorganiques, c'est pourquoi la seconde définition plus large est retenue pour qualifier la litière dans la suite de cette étude.

Les différentes formes d'humus Il existe trois formes d'humus principales : le mull, le moder et le mor (Ponge, 2003). La forme mull est caractérisée par des horizons de litière peu épais, ne présentant pas d'horizon OH. Il est associé aux sols les plus riches chimiquement, l'humification y est rapide et les nutriments sont facilement absorbés par les plantes. Dans cette forme d'humus, la dégradation rapide de la matière organique est réalisée grâce à une grande biodiversité, allant de la mégafaune aux microorganismes bactériens et fongiques. Les animaux prédominants en biomasse sont les vers de terre (particulièrement les lombrics) (Ponge, 2003) et les microorganismes bactériens et fongiques sont très abondants (Karroum et al., 2005). La forme Moder est plus épaisse et présente un horizon OH. L'humification y est plus lente et les sols sont moins riches. Ces sols comportent peu de macrofaune, beaucoup de mesofaune et de la microfaune. Les *Lumbricidae* sont ici remplacés par les *Enchytraeidae* (Ponge, 2003). Le mor est la forme d'humus la moins riche, elle est caractérisée par un horizon OH très épais. La matière organique n'est pas dégradée mais oxydée, car ces sols sont pauvres en biodiversité. Dans ce type de sol, le relargage de nutriments est à son minimum (Ponge, 2003). Cette dernière forme d'humus est assez rare et ne sera pas rencontrée dans les sites échantillonnés.

Évolution des formes d'humus Les formes mull et moder peuvent évoluer spatialement et temporellement, en fonction de la litière, de son rapport C/N, de l'éclairement, de la chaleur et des micro-conditions de pH et d'humidité. Au sein d'un peuplement, les deux formes d'humus peuvent être présentes, à cause de la topographie, du pH du sol localement etc. Les formes d'humus auraient évolué en parallèle de la diversification de la vie dans les habitats terrestres (Ponge, 2003). La forme mor aurait été la forme dominante avant l'apparition des spermaphytes au Carbonifère. La forme moder serait apparue dans des forêts primitives à cette époque. Avec l'explosion des plantes à fleurs (au Crétacé), la forme mull serait apparue. Alors, la litière aurait atteint sa meilleure qualité en nutriment, ce qui aurait permis d'alimenter les populations de macroinvertébrés de plus en plus abondantes et diversifiées (Ponge, 2003).

Influence de l'ancienneté et de la maturité sur les formes d'humus Au cours de la vie d'un peuplement, la forme d'humus évolue également en fonction de la maturité du peuplement. Le mull est souvent présent dans les trouées. En phase de croissance, le moder devient prédominant. A des degrés élevés de maturité, le mull redevient prépondérant (Ponge et Delhayé, 1995). La biodiversité évolue également en fonction de la maturité, avec, notamment, une quasi absence de vers de terre entre 75 et 150 ans dans un peuplement de hêtres en futaie régulière (Bernier et Ponge, 1994).

Une rupture de la continuité de l'état boisé modifie les équilibres des sols ainsi que la biodiversité associée et la forme d'humus (Baeten et al., 2011; Bellemare et al., 2002; Sciama et al., 2009).

3.2 Importance de la biodiversité dans la dégradation de la matière organique dans la litière

3.2.1 Les trois processus de la dégradation de la matière organique

La transformation de la matière organique en minéraux et nutriments a lieu grâce à trois processus principaux (Chapin et al., 2002) :

- la lixiviation : transfert des éléments solubles de la matière organique au sol par l'intermédiaire de l'eau ;
- la fragmentation : fractionnement réalisé par les animaux des éléments grossiers de la matière organique en plus petits éléments ;
- l'altération chimique : décomposition de la matière organique restante en nutriments et minéraux. Elle est réalisée à 80 voire 90% par des microorganismes fongiques et bactériens.

3.2.2 Les différents rôles de la biodiversité dans la dégradation

Les microorganismes (bactériens et fongiques) sont les principaux acteurs de l'altération chimique de la matière organique en carbone, énergie et nutriments (Hättenschwiler et al., 2005).

Les espèces invertébrées qui vivent dans la litière sont très variées en taille, allant de la microfauve (protozoa, nématodes) à la macrofauve (Myriapodes, Annelides, Coléoptères...). Leurs rôles exacts dans la dégradation de la litière sont complexes et peu connus (Hättenschwiler et al., 2005). Leur participation directe à la dégradation de la litière est faible (Hättenschwiler et al., 2005 ; Toutain, 1987). Ils interviennent surtout dans la dégradation de la matière organique principalement de manière indirecte en jouant trois rôles (Chapin et al., 2002) :

- régulation des populations de microorganismes et animales par les prédateurs et les fongivores ;
- fragmentation des éléments de la matière organique "fraiche" (débris végétaux et animaux) par les animaux saprotrophiques (qui s'alimentent de matière morte). Cette fragmentation peut être de deux types : de structure, comme la création de galerie dans le bois, ou de matière, par l'intermédiaire des fèces ;
- répartition verticale et horizontale de la matière organique dans la litière et le sol, réalisée par l'ensemble des espèces animales via leur fèces.

La qualité et la vitesse de la dégradation de la matière organique sont donc fortement dépendantes de la biodiversité et de l'équilibre des cortèges et des espèces.

3.2.3 La dégradation des éléments ligneux par le cortège saproxylique

La litière est constituée d'éléments très diversifiés et aux origines variées, ce qui est à l'origine de la diversité des chaînes trophiques qui l'habitent. Parmi ces éléments, se trouvent les matières ligneuses mortes telles que de fins rameaux morts tombés au sol, les résidus de bois mort issus de la fragmentation de grosses pièces de bois, etc. Ces éléments sont essentiels au fonctionnement de l'écosystème car ils sont sources de nutriments et d'énergie sur le long terme, de fixation d'azote et d'habitats pour les organismes (Harmon et al., 1986).

Le groupe trophique à l'origine de la dégradation de ces éléments est constitué d'espèces dites **saproxyliques**. Elles ont été définies comme les espèces qui "dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts –

debout ou à terre – ou des champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques " (Speight, 1989).

Ce groupe réalise l'intégralité des processus de dégradation indirecte de la matière organique. Les xylophages secondaires et saproxylophages (Bouget et al., 2005) forent et fragmentent les éléments ligneux, les espèces prédatrices et xylomycetophages régulent ces populations. L'ensemble de ces espèces dispersent la matière organique de part leurs mouvements.

3.2.4 Les coléoptères saproxyliques, un groupe fonctionnel diversifié, important pour l'écosystème mais relativement méconnu

Les coléoptères constituent un groupe taxonomique particulièrement fourni (11700 espèces en France métropolitaine) (Tronquet, 2014), soit la moitié des espèces insectes connues en milieu tempéré. Dans cet ordre, environ 3060 espèces sont saproxyliques (Bouget et al., 2008 ; Brustel, 2004) et sont présentes dans la plupart des groupes trophiques d'insectes saproxyliques définis par Bouget et al. (2005) (exemples pris parmi les espèces aptères) :

- xylophage secondaire, dégradant le bois mort frais, e.g. Cerambycidae
- saproxylophage, se nourrissant de bois mort dégradé, e.g. Curculionidae
- (xylo)fongivore, dont la ressource trophique est les champignons saproxyliques , e.g. Alexiinae
- détritiphage, détritivore, nécrophage se nourrissant de déchets organiques divers, e.g. Latridiidae
- zoophage xylophile, prédateur d'invertébrés occupant le bois mort, e.g. Zoopheridae

La diversité des régimes trophiques des coléoptères saproxyliques font de ces espèces un groupe fonctionnel important de l'écosystème par la dégradation de la matière organique de la litière. Pourtant ce groupe n'est étudié que depuis peu d'années (Brustel, 2004 ; Speight, 1989), par rapport aux autres groupes taxonomiques tels que les lepidoptères,

les odonates, les oiseaux etc. Le caractère récent de leurs études et le nombre important d'espèces qui constituent ce groupe, induisent actuellement d'importantes lacunes de connaissances sur ces espèces.

Certaines espèces emblématiques et bénéficiant d'un statut de protection telles que *Osmoderma eremita* ou *Limoniscus violaceus* ont fait l'objet d'études poussées (Dubois, 2009 ; Gouix, 2011 ; Ranius, 2000) et leurs traits de vie sont aujourd'hui relativement bien connus. Pour de nombreuses autres espèces, les connaissances de leur biologie se limitent souvent aux observations des naturalistes qui génèrent une source précieuse d'informations. Il est ainsi difficile de connaître avec précision le nombre exact de coléoptères saproxyliques vivant ou utilisant le compartiment litière.

Le nombre important d'espèces saproxyliques et la diversité des régimes trophiques font des coléoptères saproxyliques un groupe d'espèces particulièrement intéressant pour étudier l'impact de l'Homme sur l'écosystème forestier.

3.3 Régime saproxylique et aptérisme : deux caractéristiques limitantes pour le maintien des populations dans des paysages anthropisés

L'objectif de la thèse est d'étudier l'impact des perturbations anthropiques des forêts et des paysages sur des espèces potentiellement très sensibles à celles-ci. Parmi les perturbations humaines sont ciblées : l'exploitation forestière et les discontinuités temporelles et spatiales de l'état boisé. Il s'agit ainsi de déterminer un groupe d'espèces qui devraient être sensibles à ces perturbations.

Lambeck (1997) définit quatre caractéristiques qui permettent de sélectionner des espèces particulièrement intéressantes à étudier : les exigences de surface, les exigences trophiques, les capacités de dispersion limitées et les exigences de processus. Deux de ces caractéristiques sont particulièrement liées à l'hypothèse de cette thèse :

- les exigences trophiques élevées limitent la présence des espèces en fonction de la disponibilité des ressources. Les espèces saproxyliques sont directement ou indirectement dépendantes de la qualité et/ou quantité du bois mort et de dendromicrohabi-

tats et liées à la maturité des forêts. Ces éléments étant partiellement ou totalement supprimés par l'exploitation forestière, les espèces saproxyliques devraient être sensibles à cette perturbation ;

- les capacités de dispersion limitées laissent supposer une dépendance plus forte aux continuités spatiale et temporelle. Comme développé par Lambeck (1997), l'aptérisme fait partie des facteurs pouvant limiter la dispersion. Chez les coléoptères, ce que nous avons appelé aptérisme, mais qui représente en réalité une incapacité de voler (*flightless* en anglais), peut se traduire par deux caractéristiques morphologiques : l'absence réelle d'ailes fonctionnelles sous les élytres et/ou des élytres soudées, empêchant les ailes de se déployer et l'insecte de voler. Dans la suite de l'étude, il ne sera pas fait de distinction entre ces deux caractéristiques car les deux empêchent le vol des individus.

Les coléoptères saproxyliques aptères présentent deux facteurs limitant et semblent ainsi particulièrement adaptés à l'étude de la ressource, de la continuité spatiale et de la continuité temporelle des forêts.

3.4 Diversité des coléoptères saproxyliques aptères de métropole française

Les seules données exhaustives portant sur les coléoptères saproxyliques aptères de métropole sont à dire d'expert et issues de la dissection des espèces. 125 coléoptères saproxyliques ont été dénombrés comme aptères (Bouget et Brustel, comm.pers.) et sont détaillés en annexe B. Ceci représente environ 4% des coléoptères saproxyliques. Huit familles comportent des espèces saproxyliques aptères (tableau 3.1), parmi elles, les *Curculionidae* et les *Latridiidae* sont les plus riches (respectivement 45 et 18 espèces en France métropolitaine).

Tableau 3.1 – Familles de coléoptères saproxyliques comportant des espèces aptères en France métropolitaine

Famille	Nombre d'espèces
ALEXIIDAE	4
BOTHRIDERIDAE	11
CARABIDAE	1
CERAMBYCIDAE	8
CURCULIONIDAE	45
LATRIDIIDAE	18
MYCETOPHAGIDAE	2
PTINIDAE	4
STAPHYLINIDAE	14
TENEBRIONIDAE	9
ZOPHERIDAE	9

3.5 Les coléoptères saproxyliques aptères de litière : des espèces mal connues

Ce groupe d'espèces n'a que très peu suscité l'intérêt des naturalistes et des scientifiques par le passé, comme en témoignent les descriptions récentes de nouvelles espèces et les changements de taxonomies récents et encore discutés (Komez, 2013). Les études du génome de ces espèces devraient permettre de clarifier la phylogénie et la taxonomie de ce groupe (Astrin et Stüben, 2008 ; Stüben et Astrin, 2012).

3.5.1 Espèces échantillonnées dans cette étude

Sur les 128 espèces de coléoptères saproxyliques aptères, 20 ont été inventoriées en Midi-Pyrénées durant cette étude. Ce faible nombre par rapport au nombre total de coléoptères saproxyliques aptères est lié d'une part à la répartition géographique mais aussi à la technique d'échantillonnage qui sélectionne les espèces ayant une taille inférieure à 7mm (élément détaillé en chapitre 6).

Ces 20 espèces constituent le matériel de cette étude et les connaissances portant sur celles-ci sont détaillées ci après.

3.5.2 Habitats des larves et des adultes

Certaines de ces espèces ont été obtenues d'émergence de branches : *Kykliocalles navieresi*, *Onyxacalles luiguioni*, *Ruteria hypocrita* (Galibert, 1932); *Acalles pulchellus* (Hoffmann et al., 1958); *Dienerella clathrata* (Leather et al., 2014); *Aparopion chevrolati* (Cocciufa et al., 2014). Bien qu'il ne soit pas impossible que les espèces aient été capturées en même temps que les branches sous forme adulte, ceci peut laisser supposer que les larves de ces espèces se développeraient dans les branches mortes.

Quant aux adultes, ils se trouvent essentiellement dans des amas de brindilles ("fagots" (Galibert, 1932)), feuilles, souches (Galibert, 1932), voire dans des cavités à terreau (Goux, 2011). L'expertise naturaliste a mis en avant que certaines espèces de *Curculionidae* étudiées étaient plus abondantes dans la litière présentant une forte humidité (comme à l'intérieur des cépées) dans les dépressions ou près des cours d'eau (Romain Chambord, comm.pers.).

3.5.3 Des espèces qui semblent vivre relativement longtemps à l'état adulte

Aucune connaissance n'est aujourd'hui disponible sur la durée de l'état larvaire des espèces ciblées.

La durée de vie de certaines espèces à l'état adulte a pu être estimée grâce à des élevages. Dajoz (1977) a pu maintenir deux adultes de *Langelandia anophthalma* en vie durant plus de deux ans (2 ans et 3 mois ; 2 ans et 4 mois). Ceci constitue la seule connaissance d'élevage des espèces échantillonnées durant cette étude. Des élevages d'individus de la sous-famille des *Cryptorhynchinae* (*Kykliocalles euphorbiophilus* Stüben 2003 et *Calacalles droueti* (Crotch 1867)) ont montré que ces individus vivaient au moins 4 mois à 2 ans en captivité (Stüben, in litt, Stüben 2005b).

Pour la majorité des espèces échantillonnées dans cette étude, les adultes ont pu être capturés une grande partie ou la totalité de l'année : *Langelandia anophthalma*, *Acalles lemur*, *Coloracalles humerosus* (Galibert, 1932), *Acalles ptinoides* (Buse, 2012; Heijerman, 2004). *Acalles fallax* a été capturé de septembre à juin et *Acalles misellus* de février à novembre (Heijerman, 2004). L'ensemble de ce groupe est supposé hiverner dans la litière (Heijerman, 2004).

Pour deux espèces, la littérature apparaît contradictoire. *Rutera hypocrita* serait observable de septembre à mars (Heijerman, 2004), toute l'année sauf en mars (Buse, 2012) ou bien toute l'année (Galibert, 1932). *Kykliaocalles navieresi* serait observé toute l'année (Galibert, 1932) ou bien seulement d'avril à octobre (Buse, 2012).

Pour les autres espèces comme *Anchonidium unguiculare*, *Dienerella clathrata* ou *Aparopion chevrolati*, aucune donnée de phénologie n'a été trouvée dans la littérature.

3.5.4 Répartition géographique

La connaissance de la répartition des espèces est à considérer avec précaution et il est fort probable qu'elle ne soit que partielle, voire erronée, étant donné les nombreux changements taxonomiques (Astrin et Stüben, 2008 ; Komez, 2013 ; Stüben et Astrin, 2012).

Sur les 20 espèces échantillonnées en Midi-Pyrénées, 10 sont au centre de leurs aires biogéographiques connues en étant dans Midi-Pyrénées et 10 sont en limite d'aires connues (tableau 3.2).

Les trois espèces échantillonnées dans les Alpes sont toutes en limite d'aire ouest avec parmi elles une espèce nouvelle pour la France (tableau 3.2).

3.5.5 Éléments contradictoires sur les facteurs expliquant la répartition des espèces

La littérature scientifique traitant de ces espèces est principalement composée de deux articles aux conclusions contradictoires : celles de Buse (2012) et d'Horák et al. (2013) .

L'étude de Buse (2012) avait trois objectifs : i/ examiner la distribution spatiale des Curculionides aptères dans les boisements anciens et récents du Nord-Ouest de l'Allemagne, ii/ tester la fréquence des espèces reliques en relation avec l'histoire et la surface actuelle de boisement et iii/ proposer une liste des Curculionides aptères, de leurs distributions et de leurs phénologies dans le Nord-Ouest de l'Allemagne.

Pour répondre au second objectif, 29 forêts ont été étudiées (15 anciennes et 14 récentes) dans des paysages très fragmentés (11% de forêts dans le paysage). Les forêts anciennes et

Tableau 3.2 – Répartitions connues des espèces échantillonnées dans cette étude

Espèce	Pays limitrophe où l'espèce est connue	Position de Midi-Pyrénées dans l'aire de répartition
Espèces de plaines et montagnes		
Acalles lemur (Germar, 1824)	BE IT GE SZ	Limite Ouest
Acalles misellus Boheman, 1844	GB GE SP	Centre
Acalles ptinoides (Marsham, 1802)	GB BE GE SP	Centre
Coloracalles humerosus Fairmaire, 1862	IT SP	Limite Nord
Acalles pulchellus H. Brisout, 1864	IT SP	Limite Nord
Anchonidium unguiculare (Aubé, 1850)	GB SP	Limite Est
Aparopion chevrolati (Jacquelin du Val, 1854)	IT	Limite NO
Caenopsis fissirostris Walton, 1847	GB BE GE SP	Centre
Kyklioacalles navieresi Boheman, 1837	BE GE IT SP	Centre
Onyxacalles luigionii (A. Solari & F. Solari, 1907)	IT SP	Limite Nord
Ruteria hypocrita (Boheman, 1837)	BE GE SZ IT	Limite Ouest
Dasycerus sulcatus Brongniart, 1800	BE GE SZ IT SP	Centre
Dienerella clathrata (Mannerheim, 1844)	GB BE GE SZ IT [SP]*	Centre
Langelandia anophtalma Aubé, 1842	[GB BE GE SZ IT]**	Limite Ouest
Espèces de montagnes uniquement		
Acalles fallax Boheman, 1844	GE SZ IT SP	Centre
Acalles camelus Fabricius, 1792	BE GE SZ IT	Limite Ouest
Kyklioacalles roboris Curtis, 1834	GB BE GE SZ IT SP	Centre
Sphaerosoma pilosum Panzer, 1793	GB BE GE SZ IT SP	Centre
Mitoplinthus caliginosus Fabricius, 1775	GB BE GE SZ IT SP	Centre
Sciaphilus costulatus	SP	Limite Nord
Espèces des Alpes uniquement		
Sphaerosoma globosum Strum 1807	BE GE SZ IT	Limite ouest
Sphaerosoma quercus Samouelle 1819	BE GE SZ IT	Limite ouest
Sphaerosoma reitteri (Ormay 1888)	IT	Nouvelle pour la France

Légende : Noms des pays limitrophes : BE : Belgique, GE : Allemagne, SZ : Suisse, IT : Italie, SP : Espagne.

Références bibliographiques : pour l'ensemble du tableau (Löbl et Smetana, 2003) sauf pour []* : (Lopez Fernandez, 2014) et []** (Dajoz, 1977)

récentes semblent avoir la même maturité car le diamètre moyen des arbres ne varie pas significativement entre ces deux catégories de forêt. Les coléoptères étaient récoltés par tamisage de litière au pied de 10 arbres par forêt avec un tamis de maille 12mm. Les individus étaient extraits du résultat du tamisage à l'œil, *in situ*. Neuf individus appartenant à cinq espèces de Cryptorhynchinae (*Acalles camelus*, *A. echinatus*, *A. fallax*, *Kykliaocalles navieresi* et *Ruteria hypocrita*) et 18 individus appartenant à une espèce de Molytinae (*Trachodes hispidus*) ont été capturés ainsi, uniquement dans les forêts anciennes. Ceci amène l'auteur à conclure que ces espèces sont indicatrices d'ancienneté de l'état boisé.

Horák et al. (2013) avaient trois objectifs dans leur étude : i/ Comparer les espèces de coléoptères aptères en prenant en compte l'altitude et l'affinité avec les essences d'arbres, ii/ déterminer les similarités et les différences de phénologie des espèces et iii/ apporter des connaissances sur la dépendance des espèces à la continuité temporelle des forêts. Dans cette étude, 62 pièges à interception ont été posés dans cinq forêts, durant deux saisons de végétation (Avril à septembre) de 2009 et 2010. Cinquante individus de quatre espèces de Cryptorhynchinae (*Acalles camelus*, *A. fallax*, *Ruteria hypocrita* et *Kykliaocalles roboris*) et vingt individus d'une espèce de Molytinae (*Trachodes hispidus*) ont été récoltés. Ces espèces étaient présentes en forêt récente mais ayant une maturité importante. Ceci amène les auteurs à conclure qu'elles peuvent recoloniser des forêts boisées récemment mais qu'elles sont dépendantes d'une maturité élevée de la forêt. La récolte par polytrap de ces espèces témoigne par ailleurs de leur activité verticale dans la forêt et montre que ces espèces montent dans les branches des arbres.

Les deux études mettent en avant des conclusions qui apparaissent contradictoires à première vue. Les espèces semblent dépendantes de l'ancienneté et indépendante de la maturité (Buse, 2012) et inversement (Horák et al., 2013). Ces deux études souffrent pourtant du manque de comparatif commun : la maturité n'est que peu détaillée dans l'étude de (Buse, 2012) tandis que Horák et al. (2013) restent vagues quant à l'ancienneté de leurs forêts. Les paysages dans lesquels se trouvent les forêts sont peu décrits et pourraient en partie expliquer la divergence de résultats.

Ces deux études mettent en évidence la nécessité de prendre en compte ces différents paramètres (ancienneté des forêts, maturité des peuplements et caractéristiques des paysages)

dans une même étude.

Synthèse de la section I

Trois perturbations anthropiques ont pu être délimitées et ont des impacts négatifs sur la biodiversité :

- la maturité du peuplement : le degré d'avancement du développement biologique des arbres qui le composent. Cette qualité de l'écosystème forestier est réduite par l'exploitation sylvicole classique ;
- l'ancienneté de la forêt : la continuité temporelle de l'état boisé. Cette qualité est réduite par les déboisements qui ont eu lieu par le passé ;
- la disparition d'habitats : suppression d'habitats favorables à l'espèce dans un paysage donné. Pour les espèces forestières, cet impact anthropique est le déboisement du paysage à proximité de la forêt considérée.

Après une étude de la littérature actuelle, les coléoptères saproxyliques aptères sont apparus affectés par ces différents impacts, mais de manière variable selon les études. Ceci justifie l'intérêt de leur étude.

Différentes lacunes de connaissances sur ces espèces ont également été mises en évidence :

- comment les échantillonner correctement et de manière standardisée ?
- quand les échantillonner ? Les espèces sont-elles présente dans la litière tout au long de l'année ? Leurs abondances sont-elles stables d'une année sur l'autre ? Quels paramètres climatiques influencent leur abondance ? Vivent-elles à l'état adulte toute l'année ?
- où sont-elles réparties dans le peuplement ? Ont-elles des affinité particulière avec des essences ? Du bois mort ? Des dendromicrohabitats ?
- comment sont-elles impactées par les trois perturbations anthropiques sus-citées ?
- comment se déplacent-elles ? A quelle vitesse et via quel(s) élément(s) boisé(s) non forestier(s) du paysage ?

Objectifs de la section II

Afin de répondre à ces différentes questions, plusieurs expériences sont réalisées et suivent une même démarche méthodologique qu'il convient maintenant de détailler, via deux thématiques :

- la description des différents paysages sélectionnés pour représenter un gradient d'anthropisation et les différents impacts de l'Homme ;
- la méthodologie générale de récolte et d'analyse de données.

Section II

Méthodologie pour l'étude des coléoptères saproxyliques aptères de litière

Chapitre 4

Présentation des sites d'études

4.1 Présentation générale : quatre sites d'études en Midi-Pyrénées

Les expériences principales de la thèse ont été réalisées dans 4 grands sites d'études dans le sud ouest de la France, en région Midi-Pyrénées (Figure 4.1). Trois se situent en plaine et un en montagne.

En plaine, les trois sites ont été choisis pour constituer un gradient d'anthropisation :

1. la forêt de Grésigne présente une grande continuité temporelle et spatiale et deux peuplements ont des degrés de maturité relativement élevés ;
2. les alentours de la forêt de Grésigne présentent des continuités temporelle et spatiale intermédiaires et sont exploités régulièrement ;
3. les Coteaux-de-Gascogne ont été particulièrement déboisés par le passé et sont aujourd'hui très fragmentés et régulièrement exploités.

En raison du relief, l'exploitation forestière est plus facile en plaine qu'en montagne. Il n'existe ainsi pas suffisamment de forêts proches de l'état subnaturel en plaine pour pouvoir mettre en place un plan d'échantillonnage pour tester cet impact. Pour tester l'effet de l'exploitation sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière, nous avons réalisé l'échantillonnage dans les montagnes pyrénéennes.

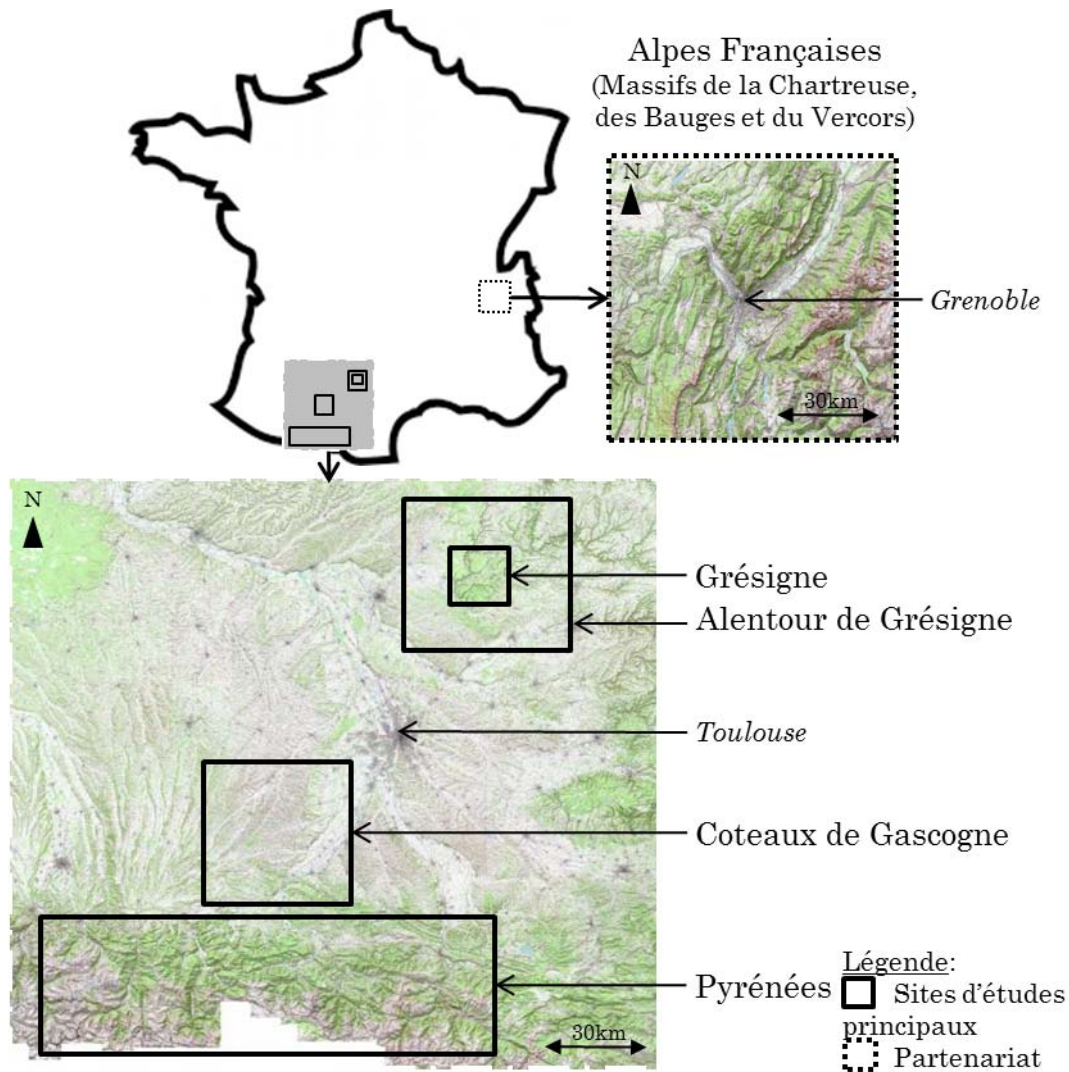


FIGURE 4.1 – Carte générale des sites d'études. Sources : IGN

La calibration de la méthode d'échantillonnage et l'apport de connaissances sur les coléoptères saproxyliques aptères développés durant la thèse ont permis une collaboration avec une équipe de l'IRSTEA, en particulier avec le doctorant Philippe Janssen et ses encadrants Marc Fuhr et Christophe Bouget. La thèse de Philippe Janssen porte sur "la réponse de la biodiversité à la maturité des peuplements et à l'ancienneté des forêts". Une partie de cette étude est centrée sur les coléoptères saproxyliques ailés et aptères, pour comparer leurs différences de réponses à l'ancienneté et la maturité des écosystèmes forestiers. Cette étude a été menée dans les Alpes, dans les massifs du Vercors, des Bauges et de la Chartreuse. Etant donné la différence de faune entre cette étude et celles réalisées en Midi-Pyrénées, cette étude ne sera abordée qu'à la discussion (chapitre 13), en guise de comparaison avec les expériences réalisées dans cette thèse. Le contexte général est décrit

dans cette partie.

4.2 Forêt domaniale de Grésigne

Situation et grands traits stationnels

La forêt domaniale de Grésigne est une ancienne forêt royale, située dans le nord Ouest du département du Tarn, à proximité des gorges de l'Aveyron. Le climat est océanique de type aquitain avec cependant des périodes de sécheresse et des gelées tardives (Ducasse, 2004). La forêt recouvre pratiquement l'intégralité de l'enclave de substrat du permien au milieu d'un environnement jurassique carbonaté.

Histoire

Par le passé, la forêt a été particulièrement exploitée. Au cours du XVII^{ème} siècle, 40% de la forêt a subi des coupes rases (Ducasse et Brustel, 2008). Jusqu'en 1875, elle fut traitée en taillis pour la production de charbon de bois pour les maîtres verriers et le bois de chauffage ainsi qu'en taillis sous-futaie pour la production de bois pour la marine. L'aménagement de 1875 amorce la conversion en futaie (Ducasse et Brustel, 2008).

Sylviculture

Avec une surface de 3530ha et principalement constituée de chênaie-charmaie, elle est la plus grande forêt de production de chênes du sud ouest. L'objectif de production est du bois d'œuvre de chêne. La conversion des taillis en futaie a abouti à des peuplements de type futaie sur souche. Ce type de peuplement est particulièrement propice à la faune saproxylique grâce aux nombreuses nécroses à la base des troncs, résultant du reste des pieds de taillis (Brustel et Clary, 2000).

Intérêt pour la biodiversité

La forêt de Grésigne a fait l'objet de nombreuses études qui ont montré sa richesse entomologique, en particulier en coléoptères saproxyliques (Brustel et Rogé, 1998 ; Gouix, 2011 ; Rabil, 1995). De nombreuses espèces rares et protégées ont été recensées, comme *Limoniscus violaceus* (Gouix, 2011). Ce haut lieu de la biodiversité est inclus dans le réseau Natura 2000 depuis 2005 (ONF, 2005) et deux parties de la forêt sont incluses

dans une réserve biologique intégrale et une réserve biologique dirigée. Ce sont dans ces deux peuplements que sont menées les études de la phénologie (chapitre 7) et des habitats (chapitre 8)

4.3 Les alentours de la forêt de Grésigne

Situation et grands traits stationnels

Les alentours de la forêt domaniale de Grésigne se trouvent dans la sylvo-écorégion des Causses du sud-ouest (SER F40), dans la région des Avant-Causses (IGN, 2013a). Le climat est identique à celui de la Grésigne.

Le territoire étudié est constitué de plateaux calcaires et arides, ne dépassant guère 300m d'altitude, peu habités, creusés de quelques petites vallées sèches aux flancs rocailloux, à fond plat et cours d'eau intermittent. Cette zone est profondément entaillée par la vallée de l'Aveyron. Les sols, à texture majoritairement argileux, sont rarement hydromorphes (<4%) (IGN, 2013a).

Utilisation du territoire

Le territoire est relativement densément boisé pour une région de plaine, car la forêt occupe 42% de la sylvo-écorégion. Hors de la forêt, le territoire se partage en cultures variées (céréales, quelques vignes) et prairies. Les parcelles agricoles sont fréquemment bordées de haies (IGN, 2013a).

Intérêt pour la biodiversité

Cette zone a été choisie pour l'étude pour deux raisons. D'une part, la proximité de la forêt de la Grésigne, connue pour la richesse en biodiversité saproxylique (Brustel et Rogé, 1998 ; Gouix, 2011 ; Rabil, 1995), laisse présager une faune potentiellement riche. D'autre part, les taux de boisement relativement élevés pour des paysages de plaines, témoignent d'une continuité spatiale élevée. La fragmentation étant une des principales menaces pour la biodiversité aujourd'hui (Fahrig, 2003), la continuité forestière élevée laisse également présager une faune relativement riche.

Ce paysage constitue selon nous, un bon intermédiaire entre la forêt de Grésigne et le paysage très fragmenté des Coteaux de Gascogne.

4.4 Les Coteaux de Gascogne

Situation et grands traits stationnels

Cette partie de la thèse est située dans la sylvo-écorégion des Coteaux de la Garonne (SER F30) (IGN, 2013b), dans les départements de la Haute-Garonne et du Gers, entre Aurignac (31), Saint Lys (31) et Lombez (32). Ce territoire est à cheval sur les régions de la Gascogne orientale et la vallée de la Garonne et affluents. Le climat est de type océanique avec une influence méditerranéenne marquée par une sécheresse estivale et des pluies au printemps (IGN, 2013b). Cette zone est située sur des terrasses alluviales qui reposent directement sur la molasse et les calcaires tertiaires, qui peuvent localement être recouverts d'argile de décalcification (IGN, 2013b). La texture de l'horizon A est plutôt limoneuse et la forme d'humus est majoritairement du mull. Les sols sont épais (67% ont une profondeur supérieure à 64 cm et 28% sont entre 35 et 64 cm). Les sols peuvent être sujet à l'engorgement, puisque 29% des sols forestiers présentent des traces d'hydromorphie fortes entre 0 et 64 cm. Mise à part la contrainte hydrique, ces sols sont donc plutôt riches.

Utilisation du territoire

La fertilité des sols, le relief doux ainsi que le climat plutôt clément expliquent l'utilisation principalement agricole de ce territoire. La forêt occupe moins de 20% de la surface concernée (IFN, 2010b).

Peuplements forestiers et sylviculture

La forêt est essentiellement utilisée à des fins de production et privée à plus de 70% (IFN, 2010b). Elle est principalement composée de peuplements feuillus (chênes pubescent et pédonculé essentiellement), monospécifiques à plus de 50%. L'exploitation est essentiellement réalisée pour produire du bois de chauffage, souvent pour la consommation personnelle du propriétaire. Ces forêts sont relativement pauvres en bois mort et les bois morts de grandes dimensions sont extrêmement rares.

Intérêts pour l'étude de la faune saproxylique aptère

De part la pauvreté en nécromasse, ces forêts ne sont pas, *a priori*, les plus intéressantes pour l'étude de la faune saproxylique. Cependant, ces paysages sont bien représentatifs de la plupart du territoire national car ils présentent les mêmes problématiques de fragmentation, d'ancienneté et de maturité forestière que la plupart des régions françaises de plaine. Ce territoire a déjà montré son intérêt dans l'étude de l'impact de la fragmentation et de l'ancienneté sur les communautés et les espèces de coléoptères saproxyliques ailés (Archaux et al., 2014). Les coléoptères saproxyliques aptères sont étudiés sur le même territoire (chapitre 10).

4.5 Les montagnes Pyrénéennes

Situation et grands traits stationnels (IGN, 2013c)

Une partie de la thèse se situe dans la sylvo-écorégion de la Haute-chaine pyrénéenne (SER I21), sur trois départements : Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne et Ariège, entre Bagnère-de-Bigorre et Saint-Girons. Le climat est de type atlantique à influences montagnardes, caractérisé par plus de précipitations et des températures plus basses que le climat atlantique et un enneigement important et durable pour les zones les plus élevées. Ce territoire est caractérisé par un large gradient d'altitude : de 250 m d'altitude au fond des vallées jusqu'à plus de 3000m. Formées par une succession de mouvements tectoniques, les Pyrénées sont constituées de substrats variés, essentiellement des roches magmatiques et métamorphiques, mais aussi sédimentaires dans le piedmont. Les sols sous les forêts pyrénéennes sont essentiellement brunifiés (à 84%) et des sols jeunes (13% de Lithosols et Rankosols). Avec un milieu assez acide et les basses températures, la décomposition des litières forestières (hors peupleraie) est un peu ralentie (29% d'Eumull et mesomull, 43% d'oligomull et dysmull, 19% de moder et 4% de dysmoder ou mor). Les sols ont une texture dominante limoneuse (77%) ou argileuse (15%)(IGN, 2013c).

Utilisation du territoire

La forêt occupe 47,5% de la surface totale de cette sylvo-écoregion et avoisine 364000ha. Les landes recouvrent 31% du territoire et l'agriculture est faible (9% du territoire), essentiellement de l'élevage. Une part importante de ce territoire (11%) est caractérisée par

une absence de végétation, elle est recouverte de glaciers, rochers etc. (IGN, 2013c)

Peuplement forestier et sylviculture

Le hêtre, les chênes sessiles et pédonculés, le châtaignier et le frêne occupent les vallées et les montagnes basses. A l'étage montagnard et sub-alpin, la hêtraie-sapinière est la formation principale, même si les reboisements en pins et épicéas sont assez fréquents dans les forêts soumises au régime forestier (IGN, 2013c). Les peuplements sont à 58% monospécifiques, essentiellement feuillus (IGN, 2010). La forêt est privée à 50% et les forêts publiques sont essentiellement communales. Malgré le relief et les conditions d'accès difficiles, 88,8% de la surface forestière a vocation de production (citer IGN2011 Greco PYR). Parmi ces forêts de production, 48% sont des futaies régulières, 24,5% des mélanges futaie-taillis et 15% en futaie irrégulière (source : tableaux données IGN <http://inventaire-forestier.ign.fr/>)

Intérêt pour la biodiversité

Parmi les 12,2% de la forêt hors production, certaines ont un rôle de protection contre l'érosion. Le reste n'est plus exploité aujourd'hui car trop difficile d'accès par des engins mécanisés. Ces forêts, laissées en libre évolution depuis plus ou moins longtemps, présentent plus ou moins de caractéristiques de maturité. Au total, moins de 2% de la surface forestière peuvent être considérés comme ayant une maturité élevée (Savoie et al., 2015). Ces forêts présentent de nombreux habitats et microhabitats rares et essentiels pour la faune saproxylique (bois mort, nombreux dendromicrohabitats différents, très gros bois vivants etc.) (Brustel, 2004 ; Larrieu et al., 2011). La rareté de ces sites, leur libre évolution ainsi que leur intérêt pour les espèces saproxyliques en font un cas d'étude particulièrement intéressant. Ces peuplements seront étudiés pour montrer l'influence de l'exploitation forestière sur les espèces saproxyliques aptères de litière (chapitre 9).

Une dernière région, dans les Alpes Françaises a été l'occasion d'un partenariat avec Philippe Janssen, Marc Fuhr et Christophe Bouget de l'IRSTEA. Les valorisations de ce travail sont comparées aux résultats obtenus dans cette thèse en discussion générale.

Tableau 4.1 – Tableau de synthèse des expériences menées et des sites étudiées

Chapitre	Maturité	Continuité temporelle	Continuité spatiale	Zone géographique	Nombre de peuplements (arbres) échantillonnés	Période d'inventaire
7	+	++	++	Grésigne	2 peuplements (15 arbres)	01/2013 à 12/2014
9	+ vs -	+	+	Pyrénées	7 couples exploités/matures = 14 peuplements (140 arbres)	06/2014
10	-	+ vs -	- vs - -	Coteaux de Gascogne	9 triplets de forêts = 27 peuplements (270 arbres)	02/2014
11	-	+	+	Alentour de Grésigne	12 triplets de haies et forêts = 12 peuplements forestiers + 24 haies	10/2015

Chapitre 5

Récolte et analyse de données

5.1 Technique d'échantillonnage et d'extraction

Dans la littérature, différentes techniques ont été utilisées pour la capture de nos espèces cibles. Par le passé, elles ont principalement été attrapées par chasse à vue, notamment sur les troncs la nuit (Stuben, comm.pers.), ou bien par battage de branches et de bois mort (Galibert, 1932 ; Hoffmann et al., 1958). Récemment, Heijerman (2004) a étudié différentes collections privées de toute l'Allemagne et a comparé les techniques de capture : piège barber, tamisage de litière et battage. Il conclut que l'échantillonnage de litière est particulièrement adaptée à l'échantillonnage de ces espèces, surtout en hiver où les espèces hibernent dans ce compartiment. Cette technique est également celle utilisée par Buse (2012).

5.1.1 Échantillonnage par tamisage

Le battage et l'identification à vue sont largement dépendants de l'utilisateur. En hiver, le piège vitre et le piège barber sont peu adaptés à l'échantillonnage de ces espèces car elles sont connues pour être moins mobiles (Heijerman, 2004). Le tamisage de litière, méthode utilisée par Heijerman (2004), Bosmans (2008) et Buse (2012), apparaît être la méthode la plus adaptée à l'échantillonnage de ces coléoptères tout au long de l'année. Nous avons échantillonné les espèces ciblées par tamisage de litière, grâce à un Winkler (figure 5.1). Le tamis de ce dernier est de maille 5x5mm. Ce Winkler a été modifié pour qu'à son extrémité puisse être raccordé un pot d'un litre de contenance qui constitue l'unité d'échantillonnage. Cette unité est constante quelque soit la forme d'humus.

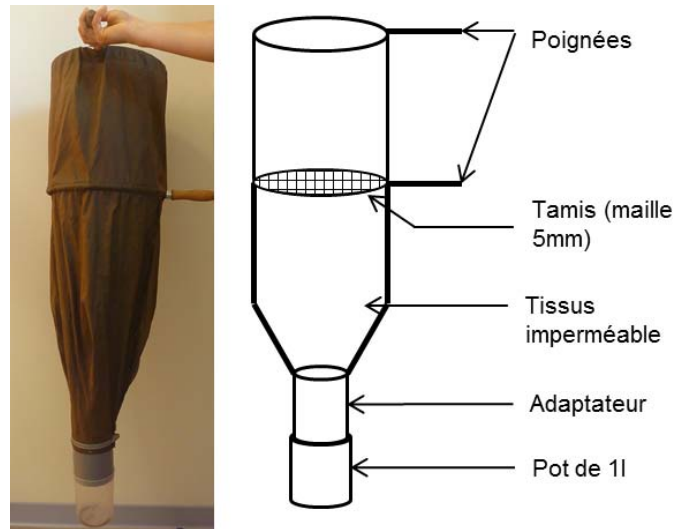


FIGURE 5.1 – Photographie et représentation d'un Winkler modifié, utilisé pour l'échantillonnage et la capture de coléoptères saproxyliques aptères

5.1.2 Extraction par Berlese

Afin d'éviter des effets observateurs, les tamisats ne sont pas vérifiés *in situ* à l'œil, comme Buse (2012) l'a fait. L'immobilité et/ou la petite taille des espèces étudiées rendent particulièrement difficiles leurs captures *à vue* parmi les débris de litière tamisés. Les tamisats sont ramenés au laboratoire et l'extraction des animaux se fait par l'intermédiaire d'un Berlese dont certains éléments ont été modifiés (figure 5.2).



FIGURE 5.2 – Photographie et représentation d'un Berlese, utilisé pour l'échantillonnage et la capture de coléoptères saproxyliques aptères

5.2 Gestion et analyses des données

5.2.1 Détermination des espèces

Selon les expériences, tout ou partie des arthropodes récoltés ont été extraits. Les coléoptères saproxyliques aptères ont été en partie déterminés par Eugénie Cateau ou Hervé Brustel et tous vérifiés ou déterminés par Olivier Courtin.

Certains arthropodes ont été envoyés au conservatoire d'espaces naturels de Midi-Pyrénées. Les *Araneae* ont été identifiées par Samuel Danflous et Sylvain Dejean, les Myriapodes par Etienne Loris et les crustacés et les diplopodes par Franck Noël. Ces données devraient faire l'objet d'une valorisation.

5.2.2 Bases de données

Sur le terrain, les données ont été saisies grâce à une tablette numérique (HP elitepad 900 semi durcie) et une base de données MS-Access, créée à cet effet.

Les données espèces ont été saisies grâce au logiciel Data-Fauna-Flora (Barbier et al., 2014).

5.2.3 Analyses statistiques et géomatiques

Démarche générale d'analyses statistiques

Les analyses statistiques réalisées dans cette thèse poursuivent différents objectifs en fonction des chapitres :

1. la calibration de la puissance d'échantillonnage a été réalisée grâce à des courbes de rarefaction et au calcul de l'estimateur Chao (tableau 5.1). Ceci a été réalisé au chapitre 6.
2. à chaque chapitre, l'indépendance des variables environnementales étudiées a été vérifiée grâce à des tests de comparaison de moyenne (Kruskal-Wallis et Wilcoxon) et les calculs de coefficient de corrélations des rangs de Spearman (tableau 5.1) ;
3. l'impact des différentes variables étudiées sur les espèces a été évalué grâce à trois méthodes :

- par comparaison de moyenne d'abondance des espèces (tests de Kruskal-Wallis et Wilcoxon). Les tests réalisés permettent de mettre en évidence les effets de variables qualitatives sur l'abondance des espèces. Ceci a permis de tester les variations saisonnières de l'abondance des espèces dans la litière au chapitre 7, les différences de vitesse de déplacement en fonction du sexe et de l'espèce au chapitre 12 ;
- par calculs de coefficient de corrélations des rangs de Spearman. Ces calculs permettent de mettre en évidence les liens qui existent entre l'abondance des espèces et les variables quantitatives. Ceci a permis de tester l'influence des paramètres climatiques sur l'abondance des espèces dans la litière au chapitre 7 ;
- par réalisation de modèles linéaires généralisés (GLM). Ceux-ci sont couramment employés en écologie et sont bien adaptés à notre problématique : nous souhaitons évaluer l'effet de plusieurs variables explicatives (forestières, paysagères) sur une variable réponse (la présence des espèces) ne respectant pas une loi normale. Les GLM permettent de modéliser des relations relativement complexes entre variables réponses et explicatives. Ceci a été réalisé aux chapitres 9 10 et 11

Sauf indication contraire, le seuil de significativité de l'ensemble des tests est fixé à 5%.

Démarche de réalisation des modèles linéaires généralisés

Pré-requis pour la modélisation statistique Les variables environnementales qui pourraient expliquer la répartition des espèces sont sélectionnées en fonction de la littérature. Celles-ci sont mesurées soit sur le terrain soit par système d'information géographique (SIG). Elles sont analysées et les variables fortement corrélées ($|r| > 0.7$ (Dormann et al., 2013)) sont exclues des analyses GLM car la multi-colinéarité des variables prédictives, augmente artificiellement la variance (Dormann et al., 2007). Pour chaque modèle calculé, l'homoscédasticité a été vérifié graphiquement ainsi que la qualité de l'ajustement du modèle à l'aide du test des résidus de Pearson.

Sélection des modèles Dans l'objectif d'étudier quels facteurs influencent la présence/absence des espèces étudiées, nous choisissons de sélectionner les variables explica-

tives à l'aide d'une procédure basée sur le critère d'information d' Akaike (AIC) (Akaike, 1974 ; Schermelleh-Engel, 2003). Ce critère de parcimonie est le plus couramment utilisé dans les travaux écologiques (Burnham et Anderson, 2002). La méthode employée est la méthode « backward », c'est-à-dire du modèle le moins complexe vers le modèle le plus complexe.

Analyse des sorties de modèles La pertinence et les connaissances apportées par chaque modèle construit, ont été étudiées au travers de 3 indicateurs.

Premièrement, les différences d'AIC ont permis de comparer les modèles entre eux et de se prononcer sur les écarts notables entre ces derniers. Une différence d'AIC supérieure à 2 points entre deux modèles indique un écart significatif (Burnham et Anderson, 2002).

Deuxièmement, le Pseudo R^2 a renseigné sur la quantité de variance expliquée par le modèle étudié (Guisan et al., 2000). Le pseudo R^2 est très proche conceptuellement du coefficient de détermination calculé dans une régression linéaire multiple : plus le pseudo R^2 est proche de 1, plus la quantité de déviance expliquée est importante (Guisan et al., 2000).

Enfin, une analyse de la partition de variance (fonction hier.part, tableau 5.1) a été conduite pour hiérarchiser l'effet de telle ou telle variable explicative sur la variable réponse.

Aspects pratiques des démarches statistiques et géomatiques

L'aspect géomatique de l'étude a été réalisé grâce au logiciel ArcMap 10.1 (ESRI, 2014). Les analyses de données ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2013), grâce à différentes fonctions et packages (tableau 5.1).

5.2.4 Valorisation des données

Outre ce manuscrit de thèse et les publications scientifiques réalisées ou en cours (annexe A.1), les données récoltées ont été et seront valorisées par différents moyens et organismes.

Ces apports de connaissances sur la biologie des espèces alimenteront la base de données FRISBEE (Bouget et al., 2008). Les répartitions géographiques permettront d'alimenter la base de données SAPROX (Horellou et Meriguet, 2015) et plus généralement la base de

Tableau 5.1 – Synthèse des fonctions et packages utilisés pour les analyses statistiques
 Références : ¹(R Core Team, 2013), ²(Venables et Ripley, 2002), ³(Walsh et Mac Nally, 2013), ⁴(Walsh et Mac Nally, 2013), ⁵(Walsh et Mac Nally, 2013)

Type	Analyse	Fonction	Package
Tests de comparaison de moyenne	Test de Wilcoxon	wilcox.test()	
	Test de Krustal-Wallis	kruskal.test()	
Test d'homogénéité	Test du Chi-2	pchisq()	
Corrélations	Correlation de rang de Spearman	cor() et	stats ¹
		cor.test()	
Régression linéaire	Régression linéaire	lm()	
Modèle linéaire généralisé	Calcul glm	glm()	
	Sélection glm	stepAIC()	MASS ²
	Contribution des variables	hier.part()	hier.part ³
Espèce indicatrice	Calcul d'INDVAL	indval()	labdsv ⁴
Test de la puissance d'échantillonnage	Calcul de l'estimateur Chao	estimateR()	vegan ⁵

données de l'INPN. Les espèces d'arthropodes capturées dans des forêts (comme la forêt de Grésigne) ou des départements où elles n'étaient pas connues permettront la rédaction de *notes* dans des revues naturalistes.

Synthèse de la section II

Les expériences de la thèse ont été réalisées dans quatre zones de Midi-Pyrénées, permettant de couvrir le gradient d'anthropisation des paysages forestiers du sud ouest de la France :

- la forêt de Grésigne, forêt royale de plus de 3000ha et abritant l'une des dernières hêtraies matures de plaine du sud ouest
- les alentours de Grésigne relativement densément boisés pour des paysages de plaine ;
- les coteaux de Gascogne très fragmentés et fortement exploités depuis plusieurs siècles ;
- les massifs de Pyrénées, abritant 2% de forêts non exploitées depuis plusieurs dizaines, voire centaines, d'années et donc relativement matures par rapport aux autres forêts de Midi-Pyrénées.

La méthode d'échantillonnage sélectionnée est le tamisage de litière à l'aide d'un Winkler et l'extraction par Berlese. Les outils ont été modifiés en vue d'une standardisation de la méthode d'échantillonnage et d'extraction.

L'analyse de données est effectuée par l'étude, suivant les expériences, du lien entre la richesse spécifique et/ou la répartition des espèces individuellement, et les facteurs du paysage, de la forêt, ou climatiques. Pour cela, les tests de comparaison de moyenne, les coefficients de corrélation des rangs de Spearman et les modèles linéaires généralisés sont les outils statistiques utilisés.

Objectifs de la section III

Le matériel désormais sélectionné et adapté, l'objectif est maintenant de calibrer la méthode en déterminant :

- l'effort d'échantillonnage optimal : combien de litres sont nécessaires et suffisants pour l'échantillonnage des coléoptères saproxyliques aptères présents dans un peuplement homogène ?
- l'extraction : combien de temps est nécessaire et suffisant pour l'extraction des individus en Berlese ?

Section III

Développement méthodologique

Chapitre 6

Mise au point de la méthode d'échantillonnage

L'objectif de ce chapitre est de calibrer la méthode d'échantillonnage décrite précédemment dans la partie 5.1. Cette calibration est utilisée dans l'ensemble de la thèse pour échantillonner les coléoptères saproxyliques aptères sous forme adulte.

Ce chapitre est issu d'une partie de l'article Cateau E, Courtin O & Brustel H, 2016. How and when should saproxylic beetles be survey? A case study in south west France, *Insect Conservation and Diversity* doi : 10.1111/icad.12165.

6.1 Matériels et méthodes

6.1.1 Sites d'étude

Le nombre de relevés à réaliser pour effectuer un inventaire le plus complet possible a été défini en échantillonnant 6 forêts de plaine situées dans le sud-ouest de la France, à moins de 80 km de Toulouse. Tous les peuplements inventoriés sont des chênaies se situant à l'étage collinéen et ayant un humus de forme mull. Ils ont été sélectionnés pour représenter la diversité (en termes de surface, maturité et composition) des chênaies de plaine du sud-ouest de la France, voire de l'Europe sous climat atlantique :

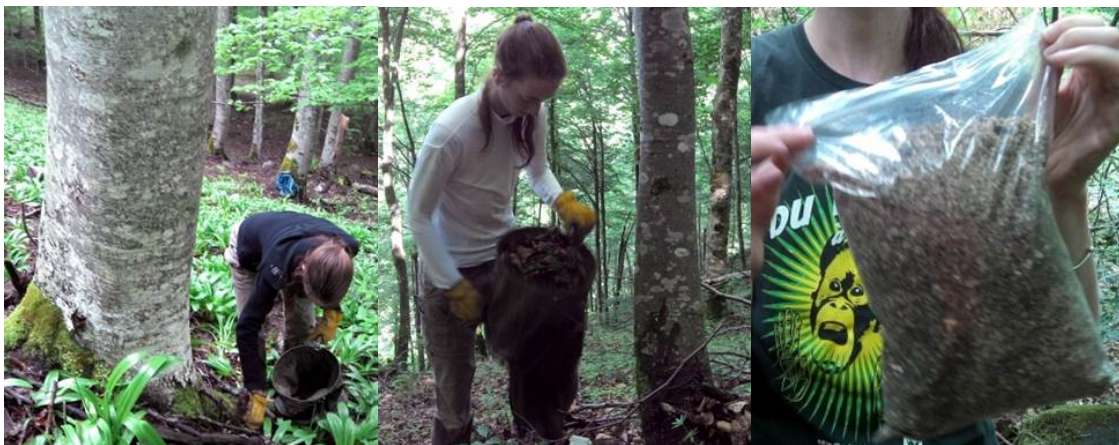
- Forêt A : Chênaie sessiliflore charmaie adulte, se trouvant au sein d'un massif de 3206ha. Forêt de Grésigne, commune de Castelnau-de-Montmiral;
- Forêt B : Chênaie pubescente adulte accompagnée de différents feuillus (frêne com-

mun, merisier, alisier torminal) d'une surface de 4 ha, commune de Clermont-Le-Fort ;

- Forêt C : Chênaie sessiliflore adulte avec un sous étage de feuillus divers (châtaignier, noisetier, aubépine monogyne ...) d'une surface de 16ha, commune de Cambernard ;
- Forêt D : Chênaie pubescente - frênaie jeune, d'une surface de 2ha, commune de Salerm ;
- Forêt E : Chênaie sessiliflore hêtraie mature d'une surface de 5ha, commune de Lilhas ;
- Forêt F : Chênaie sessiliflore hêtraie mature, se trouvant au sein d'un massif de 700ha, commune de Barbazan-Debat.

6.1.2 Technique d'échantillonnage

Afin de pouvoir inventorier le plus grand possible nombre d'espèces de coléoptères, la litière a été récoltée à la base des troncs de 10 arbres choisis pour représenter la diversité du peuplement (diamètres, essences et dendro-microhabitats) (figure 6.1). La litière a été tamisée à l'aide d'un Winkler décrit en partie 5.1



(a) Récolte de litière au pied de l'arbre

(b) Tamisage

(c) Tamisât d'un litre

FIGURE 6.1 – Procédé de tamisage. Remarque : pour des raisons pratiques, les illustrations ont été réalisées au cours d'une autre expérience, en Hêtraie sapinière.

De retour au laboratoire, le tamisât a été mis à sécher au Berlèse adapté (panier récepteur ajouré, couvercle rigide) (figure 5.2) durant deux semaines, et régulièrement remué (deux fois par semaine), afin que la litière sèche plus vite et de manière homogène. Nos observations ont permis de conclure que les coléoptères sont plus actifs après la perturbation créée par l'aération de la litière. Ainsi, les aérations régulières permettent un séchage plus rapide, mais surtout des perturbations plus fréquentes, et ainsi une extraction de meilleure qualité. La faune quitte le tamisât et tombe dans un réceptacle contenant du liquide conservateur (50% monopropylène glycol et 50% eau). Les coléoptères récoltés ont été dénombrés et classés par famille.

6.1.3 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R (R Core Team 2013). Une courbe d'accumulation a été réalisée via la fonction "specaccum" du package BiodiversityR (Kindt et Coe, 2005).

L'estimateur Chao a été utilisé pour calculer le nombre théorique d'espèces présentes dans la forêt. Ce dernier permet d'estimer la puissance d'échantillonnage de la technique utilisée. Il a été calculé via la fonction « estimateR » du package vegan (Oksanen et al., 2013).

6.2 Résultats

6.2.1 Treize espèces échantillonnées

Les 60 arbres échantillonnés ont permis de récolter 2704 coléoptères, parmi lesquels 523 (soit 19,3%) sont des coléoptères saproxyliques aptères. Si la moyenne du nombre de coléoptères saproxyliques aptères par forêt est de 89, soulignons que l'écart-type de ± 56 illustre une grande variabilité selon la forêt étudiée. Les individus appartiennent à 4 familles différentes :

- les Curculionidae qui sont les plus nombreux (296 individus et 9 espèces);
- les Latridiidae, les Staphylinidae et les Zoopheridae (200 individus avec 1 espèce par famille).

Tableau 6.1 – Espèces échantillonnées dans six chênaies de Midi-Pyrénées

Familles	Espèces	Nombre d'individus	Moyenne par forêt
Curculionidae	<i>Acalles lemur</i>	3	0.3 (\pm 0.8)
	<i>Acalles misellus</i>	48	10.5 (\pm 8.3)
	<i>Acalles ptinoides</i>	6	1 (\pm 1.3)
	<i>Coloracalles humerosus</i>	31	5.1 (\pm 6.9)
	<i>Anchonidium unguiculare</i>	191	27.5 (\pm .3)
	<i>Aparopion chevrolati</i>	22	3.7 (\pm 6.1)
	<i>Caenopsis fissirostris</i>	4	0.7 (\pm 1.1)
	<i>Kykliaocalles navieresi</i>	21	3.5 (\pm 4.6)
	<i>Onyxacalles luigionii</i>	1	0.16 (\pm 0.17)
Staphylinidae	<i>Dasycerus sulcatus</i>	1	0.16 (\pm 0.27)
Latridiidae	<i>Dienerella clathrata</i>	221	32.3 (\pm 25.4)
Zopheridae	<i>Langelandia anophthalma</i>	5	0.83 (\pm 0.83)

6.2.2 Effort d'échantillonnage optimal

Les six peuplements étudiés montrent des courbes de raréfaction similaires (figure 6.2) et se stabilisent après 8 litres relevés.

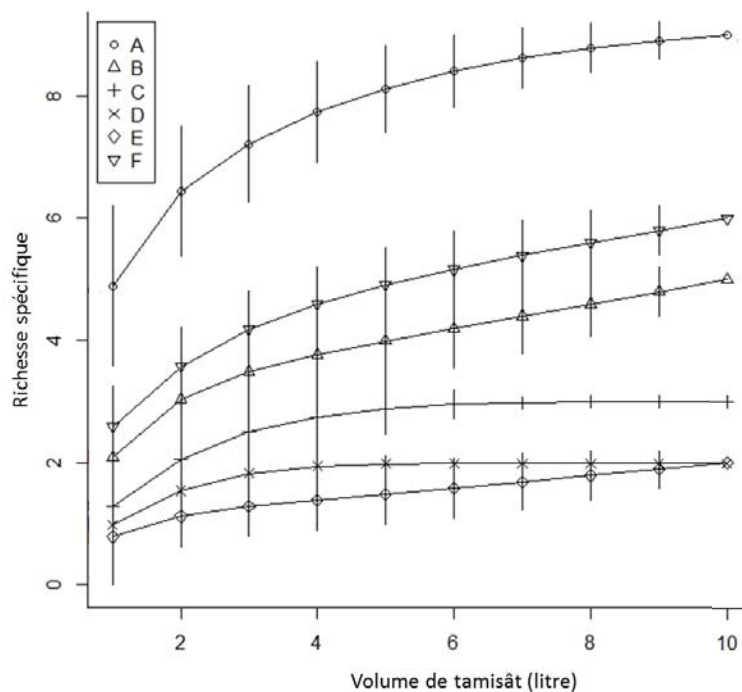


FIGURE 6.2 – Courbe de raréfaction de la richesse spécifique en fonction du volume de tamisât

Le rapport de la richesse ponctuelle moyenne par arbre sur la richesse totale du peuplement est élevé (0.35 à 0.55), ce qui laisse supposer que peu de prélèvements sont nécessaires pour échantillonner correctement les espèces de coléoptères saproxyliques aptères de litière potentiellement présentes.

L'estimateur Chao montre que pour 5 des 6 peuplements, la technique a permis d'échantillonner l'intégralité des espèces présentes. Pour le dernier peuplement, il est possible qu'une espèce (sur 6) n'ait pas été échantillonnée. Pour ces six peuplements, l'échantillonnage de 10 arbres par peuplement permet ainsi d'inventorier en moyenne 97.2% des coléoptères saproxyliques aptères. Avec l'échantillonnage de 5 arbres par peuplement, 82.8% des espèces potentiellement présentes sont récoltées selon l'estimateur Chao. Puisque l'échantillonnage de 5 arbres ne représente que trente minutes en moyenne pour une personne, nous décidons de maximiser la puissance d'échantillonnage en fixant l'effort d'échantillonnage à **10 prélèvements de un litre de tamisât par peuplement homogène**.

6.2.3 Cynétique d'extraction en Berlèse

Les dix tamisâts récoltés dans la forêt A (Forêt de Grésigne, site de Saint Clément) ont été placés en Berlèse. Les tamisâts présentaient une humidité relativement élevée. Durant huit jours, le résultat de l'extraction a été trié chaque jour. Après cinq jours d'extraction, neuf courbes sur dix présentent un plateau (Figure 6.3).

6.3 Discussion

L'étude réalisée dans les 6 peuplements de feuillus de plaine montre que 10 prélèvements réalisés dans un peuplement forestier homogène permettent d'inventorier, en moyenne, 97,2% des coléoptères saproxyliques aptères de litière potentiellement présents. Le tamisage de la litière au pied de 10 arbres sélectionnés afin de récolter 10L de tamisât par site échantillonné semble pertinent pour échantillonner correctement la faune ciblée. Une extraction par Berlèse d'une semaine est un minimum suffisant pour extraire la quasi totalité des espèces de coléoptères saproxyliques aptères.

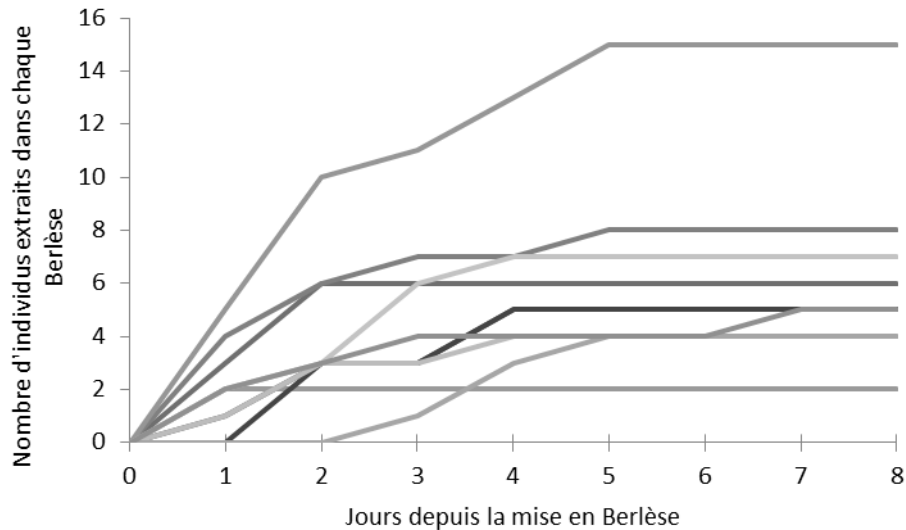


FIGURE 6.3 – Cynétique d'extraction par Berleze des coléoptères saproxyliques aptères. Chaque courbe représente l'extraction d'un litre de tamisât.

Cette technique a permis d'observer un nombre bien plus important d'individus (en moyenne 86 /forêt) que celle utilisée par Buse (2012) : 27 individus des mêmes genres que ceux capturés dans 29 forêts en chasse à vue *in situ*, sur un volume plus grossier (un tamisage de la litière avec une grille de maille 12 X 12 mm).

Comparée au piégeage traditionnel aux pièges Barber, cette technique présente l'avantage d'être un « one-shot » et ne souffre pas de destruction par les animaux de la forêt (sanglier, rongeur). En outre, elle nécessite peu de temps de collecte et permet un inventaire efficace et peu onéreux en terme de matériel. Toutefois, cette technique ne prend en compte que les espèces présentes à un même instant, au même endroit, contrairement aux pièges Barber qui capturent les espèces les plus mobiles. Ces deux types de piège ne ciblent donc pas exactement les mêmes espèces.

Comparée aux pièges Barber, cette technique nécessite la mise au Berleze des échantillons prélevés durant au moins une semaine, jusqu'à ce que la litière soit complètement sèche. Cela prend plus de place au laboratoire.

Afin de minimiser un potentiel effet manipulateur lors du tamisage de la litière, j'ai été présente lors de tous les tamisages réalisés dans cette expérience. Ceci m'a permis d'une part de m'assurer que la mise en œuvre de la technique varie le moins possible entre les différents opérateurs et d'autre part de réaliser moi-même une grande partie des

prélèvements .

Synthèse de la section III

L'étude de six forêts chênaies de plaine représentant la variabilité des chênaies de Midi-Pyrénées a permis d'éprouver la méthode d'échantillonnage. Le tamisage de 10L de litière paraît nécessaire et suffisant pour échantillonner en moyenne 97,2% des espèces de coléoptères saproxyliques aptères de litière. Soulignons que même dans les forêts présentant une importante richesse spécifique comme la forêt de Grésigne, la méthode permet un bon échantillonnage des espèces ciblées.

Le suivi quotidien de dix extractions par Berlese remuées régulièrement a montré que, pour une litière d'humidité moyenne, la quasi totalité des individus appartenant aux espèces ciblées sont extraits en cinq jours. Ainsi, dans les expériences qui suivent, la durée d'extraction variera de 7 à 21 jours en fonction de l'humidité de la litière.

Objectifs de la section IV

La méthode d'échantillonnage étant désormais standardisée et éprouvée, nous nous intéressons maintenant à deux caractéristiques biologiques des espèces :

- leur phénologie : quelle est la meilleure saison pour leur échantillonnage ? sont-elles stables entre deux ans ? quels paramètres climatiques expliquent leur variations d'abondance ? les espèces semblent-elle vivre plusieurs mois voire plus d'un an à l'état adulte ?
- leur répartition dans le peuplement : chaque espèce est-elle plus abondante aux pieds de certains arbres ? suivant leur essence ? leur maturité ? suivant la proximité de bois mort ? ou un type de dendro-microhabitats ? Ceci est réalisé dans le but d'émettre des hypothèses sur leurs habitats potentiels.

Section IV

Traits biologiques des coléoptères
saproxyliques aptères de litière

Chapitre 7

Phénologie des espèces étudiées

Ce chapitre a deux objectifs principaux. Le premier est d’approcher les durées de vie à l’état adulte des espèces. Le second est de déterminer quelle(s) est(sont) les périodes optimales de l’année pour l’inventaire des espèces sous forme adulte en étudiant :

- leur présence et leur abondance tout au long de l’année ;
- la stabilité des effectifs entre deux années ;
- les paramètres climatiques qui expliquent leurs abondances.

Ce chapitre est issu d’une partie de l’article Cateau E, Courtin O & Brustel H, 2016. How and when should saproxylic beetles be survey ? A case study in south west France. *Insect Conservation and Diversity* doi : 10.1111/icad.12165

7.1 Matériels et méthodes

7.1.1 Sites étudiés

La période optimale d’inventaire a été recherchée en étudiant les effectifs des populations sur deux parcelles forestières de la forêt domaniale de Grésigne. Afin d’englober la variabilité des vieux peuplements de cette forêt, nous avons inventorié une chênaie sessiliflore adulte avec un sous-étage de charmes et une hêtraie âgée à chênes sessiles épars. Ces deux parcelles ont été échantillonnées tous les mois pendant deux ans, de janvier 2013 à décembre 2014.

7.1.2 Technique d'échantillonnage

Les coléoptères saproxyliques aptères ont été échantillonnés par tamisage de litière suivant le protocole détaillé en chapitre 6. Afin de récolter des données sur deux ans, cette expérience a débuté dès le début de la thèse, alors que la puissance d'échantillonnage n'avait pas encore pu être validée. Ainsi, chaque mois, 10 arbres (5 chênes et 5 charmes) à Saint Clément ont été inventoriés, mais seulement 5 hêtres à Montoulieux ont été inventoriés. Nous évitons au maximum d'échantillonner le même arbre deux mois consécutifs. L'échantillonnage du mois précédent est aisément repérable par l'absence de litière autour des pieds des arbres. Ainsi 360 relevés (15 arbres x 24 mois) ont été effectués au total. Afin de minimiser les effets de la différence du nombre d'arbres échantillonnés, les abondances des espèces ont été traitées en nombre d'individus par arbre.

7.1.3 Variables étudiées

Des variables climatiques ont été étudiées et corrélées à l'abondance des espèces. Les données climatiques ont été obtenues par moyenne des données météorologiques des stations météorologiques locales d'Albi-le-Séquestre et Montauban. Ces stations se trouvent à 30 (\pm 3) km, à l'ouest et au sud-est, des deux sites (Saint Clément et Montoulieux) et leurs altitudes sont de 107 et 172 m, tandis que celles des sites sont de 307 et 460m. Nous avons pris en compte des données mensuelles (températures moyennes, maximales et minimales, ensoleillement total, pluviosité cumulée) et des données quotidiennes du jour de l'échantillonnage et de la veille (températures maximales, minimales, ensoleillement et pluviométrie).

7.1.4 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées au moyen du logiciel R (R Core Team 2013). L'estimateur Chao a été utilisé pour calculer le nombre théorique d'espèces présentes dans la forêt. Ce dernier permet d'estimer la puissance d'échantillonnage de la technique utilisée. Il a été calculé via la fonction « estimateR » du package vegan (Oksanen et al., 2013). Des tests de Wilcoxon ont été réalisés pour tester la variabilité interannuelle de l'abondance des individus de chaque espèce. Les données utilisées ont été la moyenne des abondances des individus par arbre, appariées mois par mois. Ce test a été réalisé

grâce à la fonction « wilcox.test ». L'effet des paramètres climatiques sur l'abondance des espèces a été testé en calculant le coefficient de Spearman, grâce à la fonction « cor.test ». Seuls les résultats significatifs (p-value<0,05) sont présentés.

7.2 Résultats

7.2.1 Espèces saproxyliques aptères échantillonnées en forêt de la Grésigne

6361 individus de 13 espèces saproxyliques aptères ont été inventoriés au cours des 24 mois d'échantillonnage en forêt de la Grésigne : 10 espèces de Curculionidae, 1 Staphylinidae, 1 Latridiidae et 1 Zopheridae.

L'estimateur de Chao a été calculé pour le jeu de données obtenu sur les 2 parcelles. Ceci permet d'estimer qu'en moyenne 91,8% des espèces saproxyliques aptères ont été échantillonnées lors de chaque mois. Il est intéressant de souligner que toutes les espèces saproxyliques aptères connues de la forêt de la Grésigne ont été observées (Brustel, 2004 ; Goux, 2011 ; Rabil, 1992).

Tableau 7.1 – Espèces échantillonnées durant 24 mois en forêt domaniale de Grésigne sur les sites de Saint Clément et Montoulieux

Familles	Espèces	Nombre d'individus	Moyenne par peuplement
Curculionidae	<i>Acalles lemur</i>	687	28.0 (±19.5)
	<i>Acalles misellus</i>	137	5.6 (±7.9)
	<i>Acalles ptinoides</i>	45	1.9 (±2.4)
	<i>Coloracalles humerosus</i>	555	22.9 (±12.4)
	<i>Acalles pulchellus</i>	16	0.7 (±1.3)
	<i>Anchonidium unguiculare</i>	1553	64.6 (±28.3)
	<i>Aparopion chevrolati</i>	352	14.6 (±5.7)
	<i>Kykliaocalles navieresi</i>	261	10.9 (±7.8)
	<i>Onyxacalles luigionii</i>	22	0.9 (±2.2)
	<i>Ruteria hypocrita</i>	35	1.4 (±1.4)
Staphylinidae	<i>Dasycerus sulcatus</i>	31	1.3 (±2.0)
Latridiidae	<i>Dienerella clathrata</i>	1793	74.7 (±54.0)
Zopheridae	<i>Langelandia anophtalma</i>	46	1.9 (±2.4)

7.2.2 Evolution de l'abondance des espèces dans la litière au cours de l'année

Deux espèces ne sont pas assez abondantes (moins de 24 individus échantillonnés en 24 mois) et ont été exclues du jeu de données pour les analyses : *Acalles pulchellus* et *Onyacalles luigionii*.

Pour les autres espèces, les moyennes des abondances par arbre ont été testées en fonction du mois du relevé et en fonction de la saison (hiver, printemps, été et automne).

Sept espèces ne présentent pas de variation significative au cours de l'année (ni mois par mois, ni en fonction de la saison, p-value >0.05) : *Acalles misellus*, *Acalles ptinoides*, *Kykliaocalles navieresi*, *Aparopion chevrolati*, *Dasycerus sulcatus*, *Langelandia anophthalma* et *Ruteria hypocrita*. Même si cela n'est pas statistiquement significatif, nous pouvons remarquer que :

- *Langelandia anophthalma* est légèrement plus abondante en été ;
- *Ruteria hypocrita* est absente en juillet les deux années ;
- *Acalles misellus*, *Acalles ptinoides* et *Kykliaocalles navieresi* sont moins abondants d'avril-mai à juillet - août.

Les quatre autres espèces présentent des abondances significativement variables en fonction de l'année (Kruskal-Wallis test and post hoc (Nemenyi) test, p-values <0.05). Bien que ces tests soient significatifs, les grandes barres d'erreurs visibles sur les graphiques (figure 7.1) suggèrent une relativement faible différence d'abondance entre les mois.

Trois espèces présentent une diminution significative de leur abondance en été : *Anchonidium unguiculare*, *Acalles lemur* et *Coloracalles humerosus*. *Dienerella clathrata* est significativement plus abondante au printemps et en été.

7.2.3 Variations interannuelles

Les tests de Wilcoxon réalisés sur les données appariées mois par mois pour chacune des espèces montrent qu'il n'y a pas de variation significative d'abondance entre 2013 et 2014 (p-value >0.05 pour les 11 espèces sélectionnées).

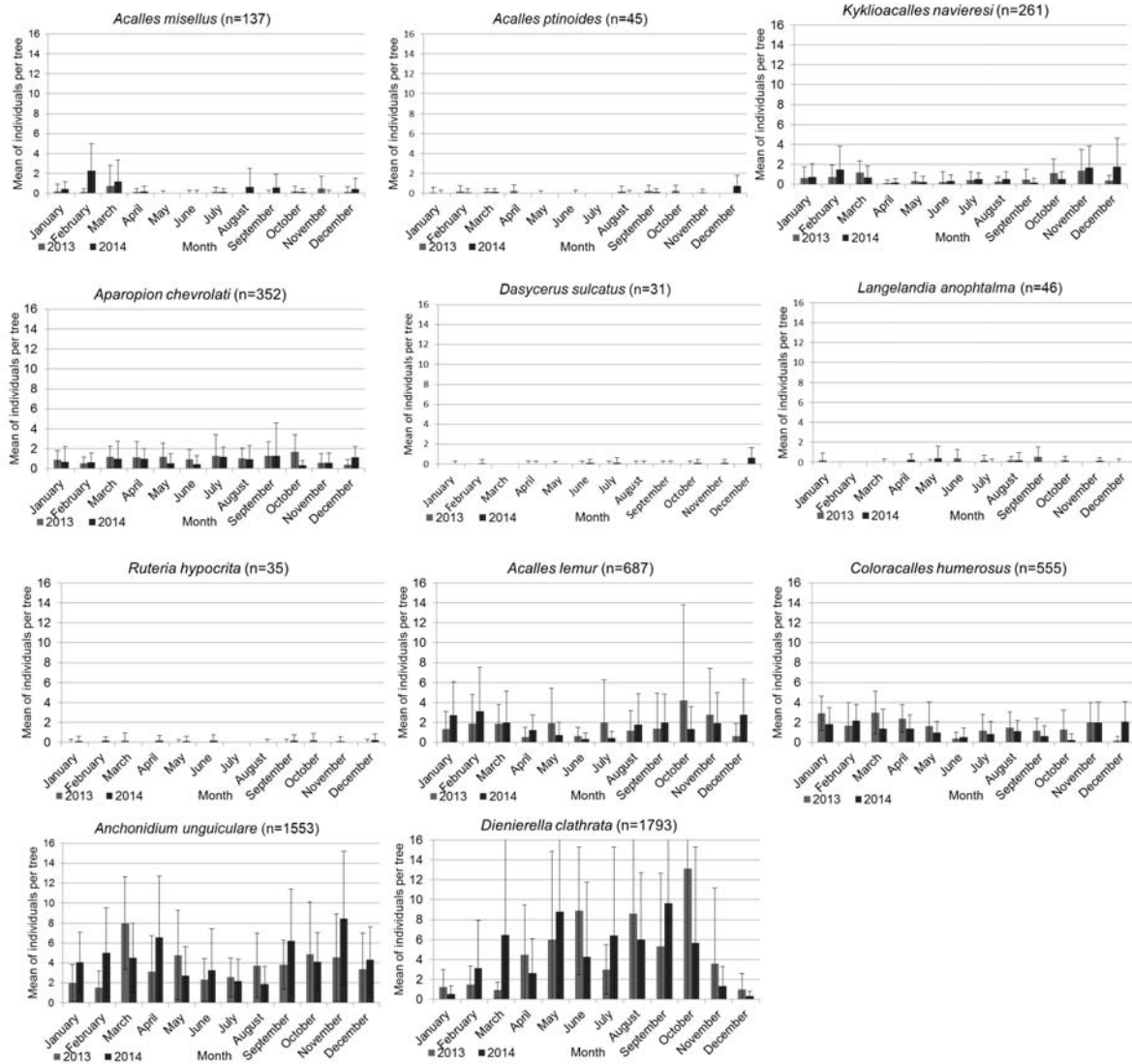


FIGURE 7.1 – Phénologie de 11 espèces de coléoptères saproxyliques aptères, sur les années 2013-2014 en forêt domaniale de Grésigne

7.2.4 Influences climatiques sur l'abondance des individus

A dire d'expert, les espèces étudiées sont supposées être plus abondantes dans la litière présentant une humidité élevée. Afin de vérifier ceci, deux types de variables climatiques ont été testées : celles représentatives des changements saisonniers et celles indépendantes de la saison représentant les conditions d'humidité au moment de l'échantillonnage.

Toutes les températures minimales, maximales et moyennes du mois, du jour de la récolte et de la veille sont corrélées ($|r| > 0.7$, (Dormann et al., 2013)) entre elles et avec l'ensoleillement du mois. Ces variables sont représentatives de l'évolution saisonnière au cours de l'année. Compte-tenu de cette corrélation, seule la température minimale du mois sera prise en compte car c'est cette variable qui suit l'évolution saisonnière de plus près.

Toutes les précipitations et durées d'ensoleillement du jour et des trois jours précédents l'échantillonnage sont indépendants entre elles et indépendants de la variation saisonnière ($|r| < 0.7$). L'ensemble de ces variables représente, selon nous, les conditions d'humidité de la litière.

Les résultats de l'influence de la saison sur l'abondance des espèces sont cohérents avec les résultats précédents pour la plupart des espèces (tableau 7.2). Les abondances d'*Acalles misellus*, *Anchonidium unguiculare* et *Ruteria hypocrita* sont indépendantes de la saison, tandis qu'une partie des variations d'abondance *Acalles lemur*, *Coloracalles humerosus* et *Dienerella clathrata* est expliquée par les variations saisonnières.

Pour deux espèces, les résultats diffèrent des précédents : un effet saisonnier apparaît pour *Kykliaocalles navieresi* et *Langelandia anophtalma* (tableau 7.2).

Les abondances relatives des Cryptorhynchini (*Acalles misellus*, *Anchonidium unguiculare*, *Ruteria hypocrita*, *Acalles lemur*, *Kykliaocalles navieresi* et *Coloracalles humerosus*) sont négativement corrélées aux ensoleillements et parfois positivement corrélées aux précipitations des jours précédant l'échantillonnage (tableau 7.2). Ceci laisse à penser que ces espèces sont effectivement davantage abondantes dans la litière lorsque celle-ci est humide.

A l'opposé, *Dienerella clathrata* est plus abondante dans la litière lors des périodes fortement ensoleillées (tableau 7.2). Ceci est cohérent avec le fait qu'elle soit plus abondante en été.

L'enseillement du jour et des jours précédant l'échantillonnage apparaît ainsi déterminer une partie de l'abondance de sept espèces sur huit. L'enseillement de la veille du relevé apparaît en particulier très important puisqu'il explique une partie de l'abondance de 5 espèces (tableau 7.2).

Tableau 7.2 – Synthèse des corrélations de Spearman entre l'abondance des espèces moyenne par arbre et les paramètres climatiques. Seuls les résultats significatifs (p -value $<0,05$) sont présentés. "J" représente le jour du relevé.

	Saison	Ensoleillement				Précipitations			
		J	J-1	J-2	J-3	J	J-1	J-2	J-3
<i>Acalles misellus</i>				-0.43					
<i>Anchonidium unguiculare</i>		-0.45	-0.59					0.49	
<i>Ruteria hypocrita</i>		-0.42						0.51	
<i>Kykliaocalles navieresi</i>	-0.58	-0.50	-0.64	-0.57	-0.47				
<i>Acalles lemur</i>	-0.40	-0.44	-0.65	-0.40					
<i>Coloracalles humerosus</i>	-0.49		-0.57				0.41		
<i>Dienerella clathrata</i>	0.64	0.50	0.37	0.39					
<i>Langelandia anophthalma</i>	0.40								

7.3 Discussion

7.3.1 Stabilité de la faune étudiée

L'étude de la phénologie des espèces aptères montre que la plupart des espèces sont présentes tout au long de l'année (résultats concordants avec les suppositions de Buse (2012) dont les travaux traduisaient une phénologie dépendante de l'activité estivale des entomologistes). L'hiver (les mois les plus froids) et l'été (les mois les plus secs et les plus chauds) sont les périodes où les plus grandes variations d'abondances sont observées. L'automne (mi septembre à mi décembre) et le printemps (mi mars à mi juin) sont donc les périodes les plus appropriées pour réaliser un inventaire quasi exhaustif par tamisage de la litière au pied des arbres dans ces types de forêt.

La faible variation interannuelle et la présence de la plupart des espèces aptères quasi toute l'année, en font un groupe stable et facile à échantillonner.

L'étude des paramètres climatiques nous a montré que les variations d'abondances sont essentiellement liées à l'enseillement, la plupart des espèces étant moins fréquentes aux pieds des arbres lors des longues périodes ensoleillées. Nous pensons que la quête de

nourriture, d'un partenaire pour se reproduire ou d'un lieu de ponte, diluent les individus plus actifs quand le milieu se réchauffe. Il est donc préférable d'éviter les phases longues de beau temps pour réaliser un inventaire.

7.3.2 Biologie des espèces

La quasi totalité des espèces a été capturée sous forme adulte tout au long de l'année. En supposant que les espèces sont univoltines, ce résultat traduirait que les espèces étudiées sont assez longévives et vivent très probablement au moins un an à l'état imaginal. Ceci est concordant avec ce qui existe dans la littérature pour *Langelandia anoph-talma* (élevage durant 2 ans (Dajoz, 1977)) et pour des espèces de la même sous famille que certaines espèces étudiées ici (élevage de 4 mois à 2 ans (P.Stuben, in littoris ; Stüben 2005a)) Il est ainsi possible que la limitation de déplacement des espèces étudiées par rapport aux ailées soit, au moins en partie, compensée par une plus longue période de déplacement.

La plupart des Cryptorhynchini sont moins abondants dans la litière au pied des arbres en été. Certains individus montent dans les arbres et se capturent, malgré leur aptérisme, au piège vitre durant cette période (Horák et al. 2012). Ceci traduit une activité verticale dans le peuplement et une certaine activité des individus.

Il nous paraît important d'améliorer les connaissances sur la biologie des Cryptorhynchinae saproxyliques (mise de branches en caisses d'émergence, étude de leurs habitats).

Chapitre 8

Répartition des coléoptères saproxyliques aptères de la litière dans un peuplement

L'objectif de ce chapitre est de voir si la répartition des espèces est homogène au sein du peuplement ou si la présence de certaines espèces peut être expliquée par les caractéristiques des arbres. Dans ce dernier cas, nous pourrions ainsi émettre des hypothèses sur l'habitat des espèces et sur leurs traits de vie.

Pour ce faire, nous utilisons le jeu de données récoltées en Grésigne pour l'étude de la phénologie, uniquement sur le site de Saint Clément où 10 arbres (5 chênes et 5 charmes) ont été inventoriés. Les caractéristiques des arbres n'ont été relevées que 22 mois sur les 24 où l'inventaire des espèces a été réalisé. Le jeu de données comporte ainsi 220 arbres inventoriés. Les tests statistiques sont effectués sur les 13 espèces aptères récoltées sur le site de Saint Clément.

8.1 Matériels et méthodes

8.1.1 Sélection des espèces à étudier

Treize espèces saproxyliques aptères ont été récoltées sur le site de saint Clément. Elles peuvent être classées en trois groupes en fonction de leur abondance :

- espèces présentes dans plus de 50% des relevés : *Anchonidium unguiculare* (présente aux pieds de 209 arbres sur 220), *Dienerella clathrata* (166/220), *Coloracalles humerosus* (152/220), *Aparopion chevrolati* (118/220) ;
- espèces présentes entre 5% et 50% des relevés : *Kykliocalles navieresi* (105/220), *Acalles lemur* (57/220), *Langelandia anophthalma* (27/220), *Acalles ptinoïdes* (27/220), *Acalles misellus* (26/220) ;
- espèces présentes dans moins de 5% des relevés : *Acalles pulchellus* (10/220), *Dasycerus sulcatus* (10/220), *Onyxacalles luigioni* (4/220), *Ruteria hypocrita* (4/220).

Les espèces présentes dans moins de 5% des relevés sont estimées trop rares pour pouvoir tirer des conclusions valables. Seules les espèces des deux premières catégories (c'est-à-dire présentes dans plus de 5% des relevés) sont étudiées dans la suite de ce chapitre.

8.1.2 Sélection des variables environnementales

L'arbre au pied duquel le relevé est effectué est caractérisé par différentes variables :

- Son essence : 112 chênes et 112 charmes vivants ont été inventoriés ;
- Son diamètre mesuré à 1m30 : les valeurs varient de manière décroissante de 5 cm à 100 cm ;
- Son type de pied : plein pied (168 arbres/220) ou cépée (56/220) ;
- L'humus à son pied : Cette donnée a été prise en compte suite à une amélioration du protocole en Novembre 2013 et n'est disponible que pour 117 relevés. Les formes d'humus échantillonnées sont : l'eumull (26/117), mesomull (64/117), oligomull (23/117) et dysmull (4/117) ;
- La diversité des dendromicrohabitats portés par l'arbre échantillonné : ils varient de manière décroissante de 0 (96/220) à 7 (1/220) ;
- Pour chaque type de dendromicrohabitat, la présence sur l'arbre ou non. Seuls les dendromicrohabitats présents sur plus de 5% des arbres sont conservés pour l'étude : cavité vide de pied, cavité à terreau de pied, plage de bois sans écorce, fente ou écorce décollée, bois mort dans le houppier, liane ou gui, accumulation de débris ligneux ou

de litière, présence de gourmands ou broussins, présence de rejets de pied de moins de 2,5 cm de diamètre. Cette partie de l'étude étant particulièrement exploratoire, le choix a été fait de conserver tous les dendromicrohabitats (présent dans plus de 5% des cas), sans que l'affinité des espèces avec ces derniers ne soit apparue dans la littérature ou le milieu naturaliste.

Pour qualifier les alentours de l'arbre échantillonné, différentes variables sont étudiées :

- la situation dans la pente de l'arbre échantillonné : haut de pente, versant, bas de pente, modalités représentées de manière équilibrée dans l'échantillonnage. A dire d'expert, les espèces étudiées sont supposées préférer l'humidité, la situation dans la pente permet de tester cette affinité ;
- la présence d'un cours d'eau à moins de 10m de l'arbre échantillonné (présence dans 17 relevés/220). Ceci est réalisé pour la même raison que le point précédent ;
- la présence à moins de 10m de l'arbre relevé de bois mort de plus de 40 cm de diamètre et la présence d'arbres vivants dont le diamètre est compris entre 40 et 70 cm et plus de 70 cm. Les modalités de ces variables représentent chacune plus de 5% de l'échantillonnage. Ceci est réalisé pour tester l'affinité des espèces saproxyliques aux attributs de maturité.

Les arbres n'ayant pas été géolocalisés, aucune analyse spatiale sur ces données n'a été réalisée.

8.1.3 Indépendance des variables étudiées

Les variables étudiées sont indépendantes (soit par test de Krustal-Wallis, soit par coefficient de corrélation inférieur à 0.7 en valeur absolue). Seul le diamètre de l'arbre et le type de pied sont significativement différents selon si l'arbre est un chêne ou un charme (Krustal-Wallis, pvalue <0.05). Les charmes, composant le sous étage, sont de plus faible diamètre que les chênes de la canopée.

8.1.4 Analyses statistiques

Afin de voir si les variables qualitatives expliquent l'abondance des espèces, des régressions linéaires sont réalisées via la fonction "lm" du logiciel R (R Core Team, 2013).

Les différences d'abondances en fonction des variables qualitatives sont testées grâce à des tests de Krustal-Wallis (fonction `krustal.test` du logiciel R).

8.2 Résultats

Le diamètre, le type de pied, la diversité des microhabitats, la situation dans la pente ainsi que la présence à proximité d'un cours d'eau, ne permettent pas d'expliquer l'abondance des espèces. En revanche, l'essence de l'arbre, la proximité de bois vivants ou morts de certains diamètres, permet d'expliquer l'abondance de cinq espèces (tableau 8.1). La présence de certains dendromicrohabitats influence significativement l'abondance de quatre espèces (tableau 8.2).

Tableau 8.1 – Synthèse des résultats significatifs pour expliquer l'abondance des espèces par les caractéristiques de l'arbre et des alentours (test de Krustal-Wallis, $p\text{-value} < 0,05$)

Espèce	Essence	Bois mort (au sol et debout)	Bois mort debout	Bois vivant
<i>Acalles lemur</i>	Oui			> 70 cm
<i>Coloracalles humerosus</i>		< 40 cm		
<i>Anchonidium unguiculare</i>			< 40 cm	
<i>Dienierella clathrata</i>		> 40 cm		
<i>Langelandia anophtalma</i>	Oui			40-70 cm

Tableau 8.2 – Synthèse des résultats significatifs pour expliquer l'abondance des espèces en fonction des microhabitats portés par l'arbre échantillonné. Significativité des tests de Krustal Wallis : $p\text{value} = \text{***} < 0.001 < \text{**} < 0.01 < \text{*} < 0.05$

Espèce	Accumulation de débris ligneux ou de litière	Cavité vide de pied	Liane ou gui	Bois mort dans le houppier
<i>Acalles lemur</i>	**	***	**	**
<i>Acalles misellus</i>	**			
<i>Aparopion chevrolati</i>				*
<i>Dienerella clathrata</i>	*			

8.3 Discussion

Les *Acalles lemur* sont significativement plus abondants sur les chênes porteurs de nombreux habitats (cavités de pied, liane et bois mort dans le houppier) et/ou lorsqu'un gros arbre vivant se trouve à proximité. *Langelandia anophthalma* est davantage abondante sur les chênes ayant à proximité des arbres dont le diamètre est compris entre 40 et 70 cm. *Aparopion chevrolati* est plus abondante au pied d'arbres porteurs de bois mort dans le houppier. Ces préférences laissent à penser que ***Acalles lemur*, *Langelandia anophthalma* et *Aparopion chevrolati* sont des espèces liées aux arbres matures, voire dépérissants.**

L'absence de données dans la littérature empêche la vérification ou la comparaison de ces résultats avec d'autres études pour *Acalles lemur* et *Aparopion chevrolati*. *Langelandia anophthalma* en revanche a été capturée hors des forêts dans des milieux fortement anthropisés tels que des caves (Dajoz, 1977). Cette espèce de la rhizosphère est connue pour rechercher l'humidité (Dajoz, 1977) et il n'est pas impossible qu'elle soit effectivement davantage abondante à proximité d'arbres de gros diamètre en raison du microclimat plus frais qu'ils créent.

Dienerella clathrata paraît quant à elle très liée aux accumulations de litière et aux gros bois mort. *Coloracalles humerosus* et *Anchonidium anguiculare* sont davantage abondants à proximité de bois mort de faibles diamètres. *Acalles misellus* est davantage abondant dans les accumulations de débris ligneux ou de litière. Ceci laisse supposer que ***Dienerella clathrata*, *Coloracalles humerosus* et *Anchonidium anguiculare* et *Acalles misellus* pourraient vivre dans la matière ligneuse en décomposition** de grandes dimensions pour la première espèce, de plus petites dimensions pour les deux suivantes et de la litière pour la dernière.

En ce qui concerne les deux autres espèces (*Acalles ptinoides*, *Kykliacalles navieresi*), aucun paramètre inventorié ne permet d'expliquer l'abondance des espèces. Deux hypothèses sont possibles : i/ soit les espèces sont dépendantes de paramètres non inventoriés (par exemple si elles se nourrissent d'une espèce de champignon particulière) ou ii/ ces espèces sont assez plastiques et se nourrissent d'éléments présents en abondance dans la forêt étudiée et leurs répartitions seraient, dans ce cas, homogènes au sein du peuplement.

8.4 Traits de vie de la larve

Des branches dont le diamètre varie de 0,5 à 5 cm de diamètre ont été mis en piège à émergence. Les branches ont été récoltées en forêt domaniale de Grésigne, sur le site de Montoulieux. Au total, une quarantaine de branches ont été prélevées en Avril 2014 et 2015. En septembre 2014, un individu de l'espèce *Rutera hypocrita* et deux de *Coloracalles humerosus* ont émergé. Pour l'année 2015, aucun individu des espèces ciblées n'a été capturé ainsi, ce qui peut être dû à des conditions de stockage différentes entre les deux années.

Cette courte expérience n'a pas été réalisée de manière assez approfondie pour tirer des conclusions quant aux traits de vie de la larve.

Synthèse de la section IV

L'étude de la phénologie des adultes montre que l'ensemble des espèces sont présentes dans la litière toute l'année, avec une abondance relativement stable, au cours de l'année et entre les années. Les espèces sont globalement plus abondantes dans la litière lorsque celle-ci présente une humidité élevée. Pour un échantillonnage optimal, il est donc préférable d'éviter les mois d'été. En supposant que les espèces sont univoltines, ces résultats traduiraient que les espèces étudiées sont assez longévives et vivent certainement au moins un an à l'état imaginal.

Le jeu de données récolté en Grésigne pour la phénologie a été analysé afin de tester si les espèces étaient en moyenne plus abondantes à proximité de certains arbres ou attributs de maturité. Deux groupes ont paru se différencier :

- les espèces **liées à la nécromasse** (litière ou bois mort) : *Dienerella clathrata*, *Anchonidium anguiculare* et *Acalles misellus* et *Coloracalles humerosus*. Ces espèces sont celles trouvées dans la plupart des expériences de la thèse ;
- les espèces liées aux **arbres matures ou porteurs de dendromicrohabitats** : *Acalles lemur*, *Langelandia anophthalma* et *Aparopion chevrolati*. Notons qu'*Acalles lemur* est absent des autres expériences de la thèse.

La mise en émergence de branches de petit diamètre durant deux années consécutives n'a pas permis de constater l'émergence d'individu, mis à part un individu de l'espèce *Ruteria hypocrita* et deux de *Coloracalles humerosus*. Aucune conclusion valable n'a pu être apportée grâce à ces données.

Objectifs de la section V

Les apports de connaissances sur la méthode et la période d'échantillonnage optimale permettent désormais de pouvoir s'intéresser aux différents impacts anthropiques sur ces espèces. Deux expériences sont pour cela réalisées sur :

- l'impact de l'exploitation forestière sur la richesse spécifique et la répartition des espèces ;
- les impacts des discontinuités temporelles et spatiales sur la richesse spécifique et la répartition des espèces.

Section V

Influence des perturbations
anthropiques sur les coléoptères
saproxyliques aptères de litière

Chapitre 9

Influence de l'exploitation forestière sur les coléoptères aptères de litière

L'objectif de ce chapitre est de tester l'impact de l'exploitation forestière sur les coléoptères saproxyliques aptères. Ce chapitre est tiré de l'article Cateau E, Verneuil B, Savoie JM, Brustel H, 2016. Influences de l'exploitation forestière sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, Vol. 71 (1).

Comme développé dans la partie I, les coléoptères saproxyliques sont dépendants du bois mort et de nombreuses espèces sont rares ou absentes dans les forêts exploitées. Ainsi, dans ce chapitre, deux hypothèses sont émises :

- la richesse spécifique est inférieure en forêt exploitée qu'en forêt mature
- la maturité des forêts explique la répartition de certaines espèces de coléoptères saproxyliques aptères de litière.

9.1 Matériels et méthodes

9.1.1 Vallées étudiées

La zone d'étude se situe dans les Pyrénées centrales françaises, dans un secteur s'étalant sur 100km d'est en ouest. Les forêts inventoriées sont localisées dans des vallées rattachées à trois grands bassins versants (d'Est en Ouest, Figure 9.1) :

- La vallée du Biros, dans le Haut-Couserans, bassin versant du Salat (département de l'Ariège (09)) ;
- La haute vallée de la Garonne, dans le sud Comminges (Département de la Haute-Garonne (31)) ;
- La basse Vallée d'Aure, dans le massif des Baronnies (Département des Hautes-Pyrénées (65)).

Au cours des derniers siècles, les forêts des Hautes-Pyrénées et de la Haute-Garonne ont eu une exploitation et une anthropisation semblables et moyennes, tandis que les forêts de l'Ariège ont été fortement anthropisées (mise en culture, coupe de bois, pâturage, écobuage, ...) (Vigier, 1980). Au-delà de l'important déboisement des montagnes qui touchait la plupart des massifs français au XIX^{ème} siècle, le département de l'Ariège était particulièrement peuplé et pâturé. A ce pâturage s'ajoutait une très forte pression sylvicole pour fournir en charbon de bois les forges particulièrement nombreuses dans la région (Vigier, 1980).

Actuellement, ces trois vallées sont toutes très boisées (figure 1) et la continuité spatiale entre les vallées ne représente pas, a priori, un frein à la dispersion des espèces entre les vallées.

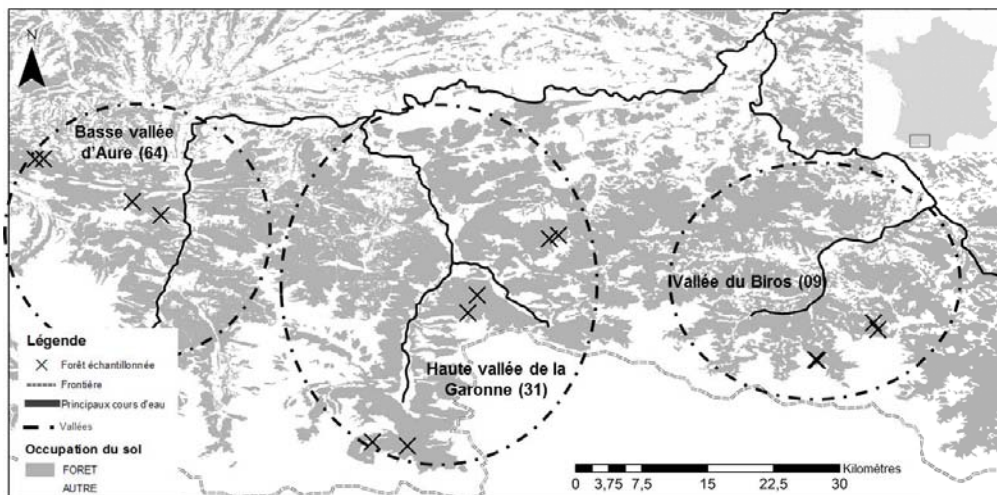


FIGURE 9.1 – Plan d'échantillonnage de l'étude. 14 peuplements ont été inventoriés, répartis en couple de forêt : exploitée/sans trace d'exploitation. L'occupation du sol est basée sur les inventaires forestiers de l'IFN. "Forêt" regroupe les futaies (hors futaie ouverte et peupleraie) et les taillis.

9.1.2 Peuplements échantillonnés

Le plan d'échantillonnage est réalisé en vue de tester l'impact de l'exploitation forestière sur les communautés et les espèces de coléoptères aptères. Les peuplements sont sélectionnés pour représenter deux modalités : exploité (c'est-à-dire faisant l'objet de coupes régulières depuis plusieurs dizaines d'années au moins), ou mature (c'est-à-dire ne présentant pas de trace d'exploitation et possédant les attributs de maturité énoncés plus haut). Les peuplements matures sont rares dans les Pyrénées (environ 2% de la surface forestière (Savoie et al., 2015)), ce qui a constitué la principale difficulté pour asseoir un plan d'échantillonnage équilibré avec des répliquas. Les peuplements échantillonnés, sans traces d'exploitation d'une part et exploités d'autre part, sont appariés géographiquement. Sept couples de forêts sont ainsi échantillonnés : 4 forêts dans le massif des Baronnies, 6 dans la haute vallée de la Garonne et 4 dans la vallée du Biros.

Les peuplements sans traces d'exploitation sont identifiées grâce aux résultats de l'inventaire réalisé lors du projet *Vieilles Forêts des Pyrénées* (Savoie et al., 2015). A moins de cinq kilomètres, à la même altitude et à la même exposition, sept peuplements sont identifiées par photo aérienne comme exploités et ne présentant pas d'attribut de maturité (pas ou peu de très gros bois, de bois mort au sol, de chandelle, ...). Ces peuplements sont gérées en futaie régulière.

Les 14 peuplements ainsi étudiés sont tous des hêtraies sapinières, se situent tous à l'étage montagnard et sont tous présents sur la carte de l'état major. Dans chaque couple peuplement exploité – peuplement mature, il existe une bonne continuité spatiale : ils sont toujours connectés par des peuplements de hêtres et/ou de sapins. Entre les couples et entre les vallées il existe une bonne continuité forestière, grâce à de nombreux peuplements feuillus, résineux ou mixtes (figure 9.1).

9.1.3 Récolte des données biologiques

Selon le protocole établi au chapitre 6, les coléoptères ciblés sont récoltés par tamisage de la litière au pied de 10 arbres par peuplement homogène. Ainsi, 140 arbres répartis dans 14 peuplements ont été échantillonnés. Cette récolte de données a été réalisée au mois de juin 2014 à cause de l'enneigement tardif des peuplements ciblés.

9.1.4 Variables environnementales étudiées : deux échelles de maturité

La répartition des espèces est étudiée à deux échelles spatiales, celle du peuplement et celle de l'arbre. A l'échelle du peuplement, les placettes échantillonnées ont une surface d'un hectare cadastral (placette circulaire de 57 m de rayon). Pour chaque placette les caractéristiques topographiques, édaphiques, structurales et de maturité, sont relevées (tableau 9.1).

Les variables relevées pour caractériser la maturité sont largement basées sur la littérature ainsi que sur le protocole utilisé pour calculer l'indice de biodiversité potentielle (IBP) (Larrieu et Gonin, 2008) et sur le protocole d'évaluation de la naturalité des forêts (Rossi et al., 2014). Le seuil de 40 cm de diamètre utilisé pour mesurer le volume de bois mort est classiquement choisi car des bois morts de cette taille abritent une plus grande diversité d'espèces saproxyliques que les petites pièces (Gosselin et al., 2004 ; Gossner et al., 2013). A l'échelle de l'arbre, différentes variables permettent de caractériser l'arbre au niveau duquel est fait le prélèvement ainsi que ses alentours immédiats (tableau 9.1).

9.1.5 Analyse générale du jeu de données

Validation du plan d'échantillonnage

Les variables écologiques retenues ne sont pas corrélées entre elles ($|r| > 0.7$ (Dormann et al., 2013)). Elles ne présentent pas de différences significatives en fonction des vallées où elles ont été renseignées (Kruskal-Wallis, $pvalue < 0.05$).

Le nombre de très gros bois vivants, la diversité des dendromicrohabitats présents et le volume de bois mort, sont les variables traditionnellement utilisées pour caractériser la maturité d'un peuplement. Les moyennes du nombre de très gros bois et du volume de bois mort sont significativement différentes en fonction du classement préétabli (mature vs exploité) (test de Wilcoxon, $p-value < 0.05$).

L'ensemble de ces éléments nous permet de valider les deux groupes forêts exploitées et forêts matures, et donc le plan d'échantillonnage. Aucune des autres variables inventoriées n'est significativement différente en fonction de l'exploitation.

CHAPITRE 9. INFLUENCE DE L'EXPLOITATION FORESTIÈRE SUR LES
COLÉOPTÈRES APTÈRES DE LITIÈRE

Tableau 9.1 – Synthèse des variables échantillonnées

Légende : GB : gros bois, TGB : très gros bois, DMH : Dendromicrohabitats, IBP : indice de biodiversité potentielle

Echelle	Caractère	Variable	Modalité	Panel des modalités présentes (moyenne totale ; pour les variables de maturité : moyenne exploitée (E) ; non exploitée (NE))	
	Topo	Exposition	Nord, Nord-Est, Est etc	Nord-Ouest ; Nord ; Nord - Est	
		Pente	Quantitative	45 à 80% (60,3%)	
	Edaphique	Texture de l'horizon A	Argileux, argilo-limoneux, etc.	Argilo-limoneux, Limoneux, Limono-argileux	
		Forme d'humus dominante	Mull moder mor	Mull (principalement) et moder	
PEUPLLEMENT	Structure	Nombre d'essences présentes	Quantitative	2 à 5 (3,1)	
		Nombre de strates présentes	Discrète de 0 à 5	2 à 5 (3)	
		Nombre de GB (diamètre >40cm)	Quantitative	6 à 120 (50,5)	
		Surface terrière	Quantitative	15 à 33 m ² /ha (21,9)	
	Maturité	Nombre de TGB vivants (diamètre >70cm)	Quantitative	0 à 23 (7,9 ; E : 1,4, NE :14,4)	
		Phases sylvigénétiques présentes	Discrète de 1 à 5	2 à 5 (3 ; E : 2,4 ; NE : 3,1)	
		Diversité des DMH	Discrète de 0 à 14	4 à 14 (7,7 ; E : 6,5, NE :8,9)	
			Volume de bois mort (diamètre >40cm)	Quantitative	0 à 67 m ³ /ha (18,14 ; E : 1,5, NE : 34,7)
	ARBRE		Diamètre	Quantitative	5 à 140 (46,8)
			Essences présentes	Hêtre, sapin, frêne etc	Principalement hêtre et sapin
Arbre lui-même		Forme d'humus au pied	Eumull, mesomull, etc jusqu'à mor	Eumull jusqu'à hemimoder (principalement autour d'oligomull)	
		Type de pied	Cépée ou plein pied DMH de l'IBP	Plus de 80% de plein pied	
		Nombre de DMH	+ « rejet de pied (diamètre < 2,5 cm) » + « accumulation de débris ligneux »	0 à 6 DMH/ arbres (1,3)	
		Recouvrement du tronc			
		-de mousse	Quantitative	0 à 90% (27,5%)	
	-de lichen	Quantitative	0 à 90% (44,8%)		
	alentours	Caractéristiques des arbres à moins de 10 m (Essence, diamètre, distance, vivant ou mort)		Très semblables aux modalités de l'arbre lui-même	

Aperçu de la faune échantillonnée : cinq espèces aptères retenues

Sept espèces plutôt saproxyliques ont été récoltées (tableau 9.2) : *Acalles camelus*, *Acalles fallax*, *Acalles misellus*, *Dasycerus sulcatus*, *Kyklioacalles roboris*, *Mitoplinthus caliginosus*, *Sciaphilus costulatus*. Notons que le régime trophique des deux dernières espèces est particulièrement mal connu et encore sujet à débat. Les forêts étudiées se situent en plein cœur de l'aire biogéographique de ces espèces.

L'estimateur Chao montre que la technique d'échantillonnage a permis d'inventorier 98,2% des espèces aptères saproxyliques estimées présentes.

Tableau 9.2 – Synthèse des effectifs échantillonnés au cours de l'expérience. Légende : Abond. : nombre d'individus échantillonnés dans la zone ; Prop. : proportion de forêt où l'espèce est présente dans la zone

Zone	Aure		Garonne		Biros		Total
Espèce	Abond.	Prop.	Abond.	Prop.	Abond.	Prop.	
<i>Acalles camelus</i>	5	75%	-	-	-	-	5
<i>Acalles fallax</i>	-	-	11	16,60%	-	-	11
<i>Acalles misellus</i>	74	100%	34	100%	6	50%	114
<i>Dasycerus sulcatus</i>	14	100%	3	33%	6	25%	23
<i>Kyklioacalles navieresi</i>	1	25%	-	-	-	-	1
<i>Mitoplinthus caliginosus</i>	2	50%	1	16,60%	-	-	3
<i>Sciaphilus costulatus</i>	6	75%	-	-	-	-	6
Richesse spécifique totale	6		4		2		

9.2 Résultats

9.2.1 La vallée est le seul facteur permettant d'expliquer la richesse spécifique

La richesse spécifique varie de 0 à 5 espèces par forêt, avec une moyenne à 2,1 et une médiane à 2. La richesse spécifique des peuplements étudiés ne présente pas de différence significative entre peuplement matures et exploitées (les moyennes sont identiques à 2,1, Figure 2.a). En considérant le jeu de données de peuplements appariés (exploités/matures), aucune différence significative de richesse spécifique ou d'abondance totale n'apparaît (Sign-Tests, p-values >0.5).

En revanche, la richesse spécifique est significativement différente en fonction de la vallée (test de Kurstal-Wallis, p-value=0.0049 figure 2.b). Les autres variables du peuplement sont testées de la même façon, mais aucune ne permet d'expliquer les variations de richesse spécifique.

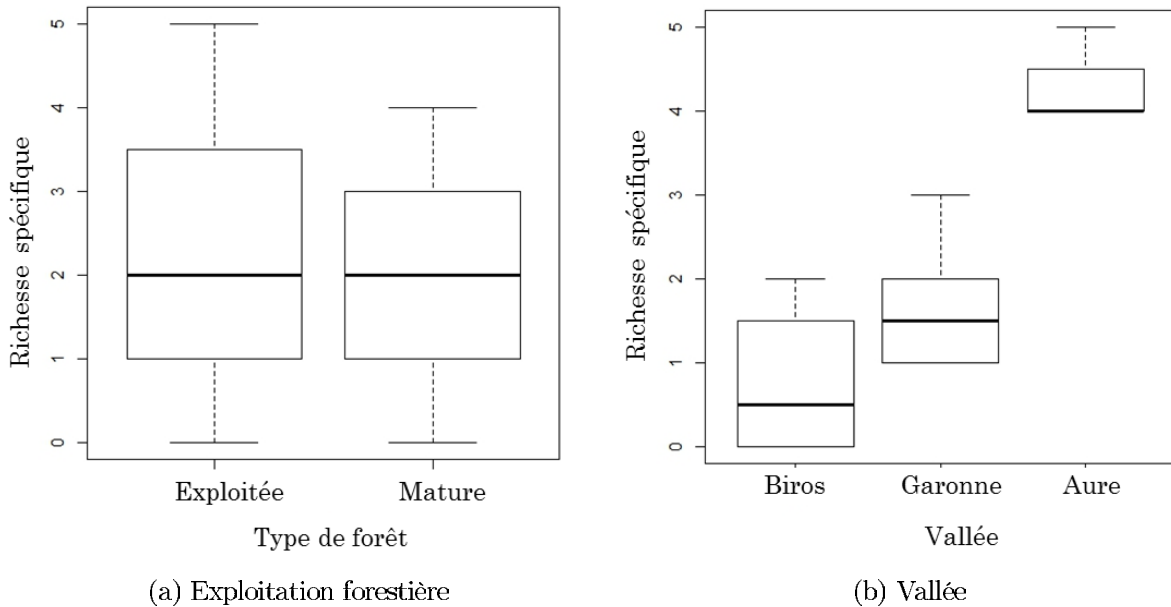


FIGURE 9.2 – Richesse spécifique en coléoptère saproxylique aptère en fonction de l'exploitation forestière ou de la vallée

Au contraire de l'exploitation forestière, la vallée semble avoir un fort impact sur les assemblages d'espèces considérées.

9.2.2 La répartition des espèces est-elle expliquée par la vallée ou par l'exploitation ?

Sur les 7 espèces saproxyliques aptères inventoriées, *Acalles fallax* et *Kykliaocalles roboris* ne sont présentes que dans une forêt. Ces espèces sont estimées trop rares pour pouvoir tirer des conclusions sur leur répartition et sont exclues du jeu de données.

L'objectif de ces analyses est de tester si toutes les espèces répondent de la même façon à l'exploitation forestière et à la variable vallée qui semble avoir une grande importance pour ces espèces. Pour chacune de 5 espèces, des modèles linéaires généralisés sont construits dans cet objectif. Pour expliquer la présence-absence des individus, ils ne prennent en

compte que deux variables : l'exploitation forestière (exploitée vs mature) et la vallée. La sélection du meilleur modèle est réalisée suivant la démarche décrite en 5.2.3.

Pour *Mitoplinthus caliginosus*, le modèle sélectionné est le modèle nul, c'est-à-dire que ni la vallée ni l'exploitation forestière n'expliquent mieux la répartition de l'espèce qu'une variable aléatoire.

Pour les quatre autres espèces, la variable vallée a toujours été sélectionnée par rapport à l'exploitation forestière. En raison de la différence d'AIC avec le modèle nul inférieure à 2, le modèle expliquant la répartition d'*Acalles misellus* n'est pas validé. Les autres modèles sont validés

La variable vallée explique très bien la répartition d'*Acalles camelus* et *Sciaphilus costulatus* (pseudo $R^2 = 69,08\%$) et bien celle de *Dasycerus sulcatus* (pseudo $R^2 = 37,46\%$) (tableau 9.3)

Tableau 9.3 – Résultats des modèles linéaires généralisés

Espèce	Modèle	AIC	pseudo R^2
Modèles validés			
<i>Acalles camelus</i>	Nul	16,54	
	Vallée	10,5	69,08
<i>Dasycerus sulcatus</i>	Nul	21,4	
	Vallée	18,13	37,46
<i>Sciaphilus costulatus</i>	Nul	16,54	
	Vallée	10,5	69,08
Modèle rejeté			
<i>Acalles misellus</i>	Nul	13,48	
	Vallée	11,54	51,71

9.2.3 Quelles caractéristiques de l'arbre permettent d'expliquer la répartition des espèces au sein du peuplement ?

Pour chacune des 5 espèces saproxyliques suffisamment présentes, l'influence de chacune des variables inventoriées à l'échelle de l'arbre, est testée. Afin de réellement tester l'effet « arbre » sans l'effet "forêt", de nouveaux jeux de données ont été créés pour chaque espèce, avec uniquement les peuplements où l'espèce est présente. Seules les abondances de 2 espèces présentent des relations significatives avec des caractéristiques relevées des arbres et alentours (Tableau 9.4).

Tableau 9.4 – Synthèse des corrélations significatives entre l'abondance des espèces et les variables de l'arbre au pied duquel elles sont capturées

Espèce	Variable	Signe du coefficient	R ²	P-value
<i>Acalles misellus</i>	Présence de rejet de pied	+	0.05	**
	% de recouvrement de mousse	-	0.03	*
<i>Sciaphilius costulatus</i>	Accumulation de débris ligneux ou de litière	+	0.15	*

9.3 Discussion

9.3.1 La maturité de l'arbre n'explique pas la répartition des espèces au sein du peuplement.

Les caractéristiques de l'arbre ne sont que très peu corrélées à la répartition des espèces au sein des peuplements où elles sont présentes ($r^2 \leq 0.15$). Aucun paramètre de la maturité (gros diamètre, nombreux dendromicrohabitats, présence de bois mort à proximité etc.) n'influe significativement sur l'abondance de ces espèces. *Acalles misellus* semble être davantage abondant aux pieds d'arbres présentant des rejets de pied de moins de 2.5cm de diamètre et faiblement recouverts de mousse. *Sciaphililus costulatus* est quant à lui davantage présent lorsqu'il y a une accumulation de débris ligneux ou de litière au pied de l'arbre.

Pour les deux autres espèces, aucune relation significative ne peut être établie avec les variables de description de l'arbre.

9.3.2 Les espèces n'apparaissent pas impactées par l'exploitation forestière.

A l'échelle du peuplement comme à l'échelle de l'arbre, aucun facteur de maturité ne permet d'expliquer l'abondance des espèces, ni la richesse spécifique. Ceci nous permet de supposer que les cinq espèces suffisamment représentées pour être étudiées ici (*Acalles camelus*, *Acalles misellus*, *Dasycerus sulcatus*, *Mitoplithus caliginosus* et *Sciaphililus costulatus*) ne sont pas impactées négativement par l'exploitation forestière telle qu'elle est pratiquée dans ces peuplements.

Acalles fallax et *Kyklioacalles navieresi* sont trop faiblement représentés dans nos jeux de

données pour pouvoir tirer des conclusions quant à leurs traits de vie ou leurs affinités avec la maturité des peuplements.

Ainsi, aucune des deux hypothèses émises dans ce chapitre n'a pu être validée dans ce contexte et pour les espèces considérées : la maturité des arbres et des peuplements n'a permis d'expliquer ni les variations de richesse spécifique, ni la présence des espèces.

9.3.3 Influence de la vallée

Toutes les forêts étudiées ici se situent dans l'aire biogéographique des espèces ciblées par l'étude (chapitre 3). Puisque les caractéristiques des forêts ne sont pas différentes d'une vallée à l'autre, la répartition des espèces devrait être homogène sur l'ensemble du territoire étudié. Or ce n'est pas le cas et la variable vallée est celle qui explique le mieux la répartition des espèces. La vallée du Biros (Ariège) est notamment particulièrement pauvre en coléoptères saproxyliques aptères (2 espèces, contre 4 et 6 pour les autres vallées, tableau 9.2). Nous pensons que l'exploitation sylvicole et/ou le pâturage, qui ont été particulièrement intensifs dans cette région par le passé, ont pu faire disparaître localement les espèces étudiées. Dans cette hypothèse, il est possible que leur aptérisme et leur petite taille aient pu être un frein à la recolonisation d'espaces qui leurs sont aujourd'hui favorables.

Ces résultats laissent entrevoir que la répartition de ces espèces pourrait être influencée par l'impact anthropique sur le milieu (dont les exploitations ancestrales intensives et à très large échelle, comme en Ariège), autre que l'exploitation sylvicole traditionnelle récente.

Ces résultats ne sont valables que dans le contexte montagnard des Pyrénées et pour les cinq espèces suffisamment présentes. Il serait intéressant de réaliser des études similaires avec d'autres familles de coléoptères aptères ou bien les mêmes espèces de Curculinidae dans d'autres milieux que le milieu montagnard pyrénéen. Une étude similaire a été réalisée dans les Alpes (détaillée en partie 13.3.1) et montre des résultats cohérents avec ceux qui viennent d'être développés.

Chapitre 10

Influences des discontinuités spatiales et temporelles sur la répartition des espèces

Les résultats contradictoires de Buse (2012) et Horák et al. (2013) amènent à s'intéresser à l'importance des discontinuités temporelles et spatiales pour les espèces ciblées. Buse (2012) suggère l'importance de l'ancienneté pour la présence des espèces. Horák et al. (2013) montrent l'importance de la ressource, mais également leur capacité à recoloniser des espaces nouvellement boisés. Ceci suggère indirectement que les caractéristiques du paysage pourraient jouer un rôle dans la recolonisation.

Ainsi, les caractéristiques des forêts et des paysages d'aujourd'hui et par le passé ont été testées pour mieux comprendre la répartition des espèces. Au vue de la littérature disponible (Buse, 2012; Horák et al., 2013) et en raison de leur faible capacité de dispersion, nous émettons l'hypothèse que la répartition des espèces peut être expliquées par :

- principalement l'ancienneté de la forêt : les coléoptères saproxyliques aptères de litière sont plus présents en forêt ancienne qu'en forêt récente ;
- les caractéristiques des paysages : les espèces sont davantage présentes dans les forêts où les taux de boisement aux alentours sont élevés.

Ce chapitre est une traduction de l'article Cateau E., Herrault PA., Ladet S., Shereen D. et Brustel H. What spatiotemporal scales determine dispersal limited beetles repartition in a fragmented landscape ? A Case study in oak forest in South west of France. Cet

article est en cours de finalisation.

10.1 Matériels et méthodes

10.1.1 Le protocole et le plan d'échantillonnage basés sur une étude préalable : DISTRAFOR

Le plan d'échantillonnage et les mesures dendrométriques et SIG ont été réalisés au cours de l'étude DISTRAFOR : Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (Archaux et al., 2014). Ce projet a fait partie du programme "Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques" (BGF) et vise à étudier "l'influence de la trame forestière actuelle et ancienne sur la dynamique spatiale de la biodiversité forestière". Trois groupes taxonomiques ont été étudiés : la flore vasculaire, les coléoptères saproxyliques et la faune du sol (chilopodes, diplopodes, escargots, isopodes, limaces, vers de terre). L'étude des coléoptères saproxyliques a été réalisée dans deux régions : dans le Gâtinais et les Coteaux de Gascogne.

Le plan d'échantillonnage de la région Coteaux de Gascogne et le protocole de relevés dendrométriques et SIG correspondent à la problématique posée et ont permis d'une part de pouvoir comparer la faune ailée et aptère (chapitre 13) et d'autre part un gain de temps opérationnel. C'est pourquoi cette expérience a été réalisée dans une sélection de 27 forêts échantillonnées dans le projet DISTRAFOR. Cette sélection de forêts a dû avoir lieu en raison de contraintes matérielles liées au nombre de Berlese, au temps d'extraction et à la durée de l'échantillonnage.

10.1.2 Trois zones échantillonnées dans les Coteaux de Gascogne

La région d'étude se trouve dans les Coteaux de Gascogne et est composée de trois zones (figure 10.1) :

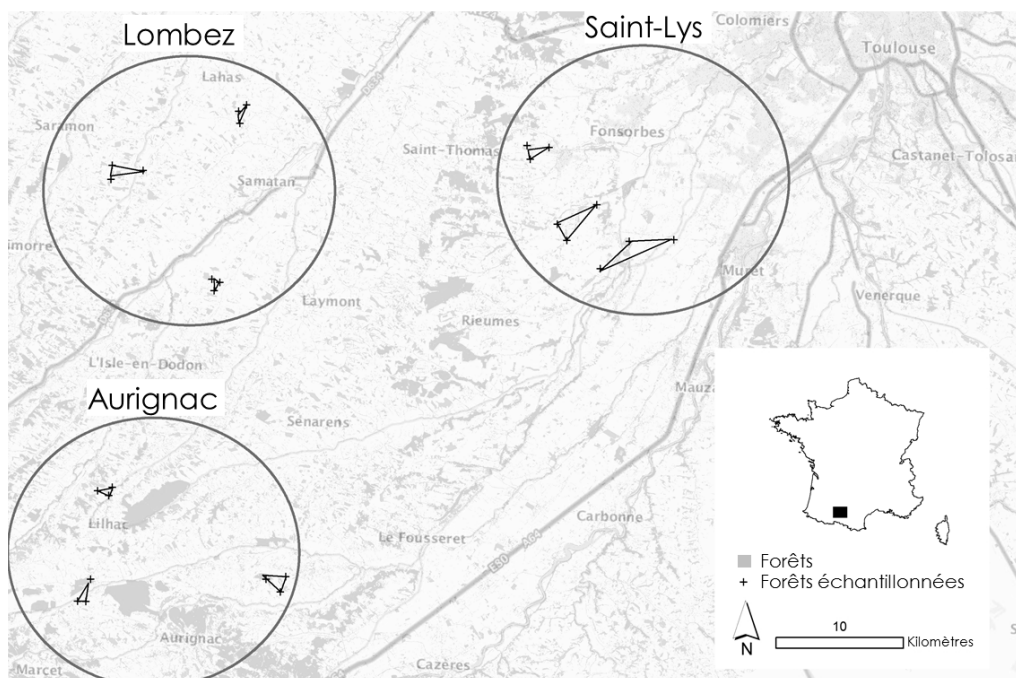
- Sain-Lys se trouve sur les terrasses alluviales de la Garonne, dans le département de la Haute-Garonne, 20 km à l'ouest de Toulouse. Ce territoire rural est composé essentiellement de cultures et de prairies. Le taux de boisement moyen autour des forêts étudiées est de 16,3% ($\pm 11,61$);

CHAPITRE 10. INFLUENCES DES DISCONTINUITÉS SPATIALES ET TEMPORELLES SUR LA RÉPARTITION DES ESPÈCES

- Lombez se trouve en plaine, sur des terrains sédimentaires du Miocène à 45 km à l'ouest de Toulouse, dans le département du Gers. Ce territoire est très agricole, composé essentiellement de cultures et de prairies. Le taux de boisement moyen autour des forêts étudiées est de 16,01% ($\pm 4,2$);
- Aurignac est un site atelier de recherche à long terme (Long Term Ecological Research site "Coteaux de Gascogne" (LTER-EU_ FR_ 003)). Il se situe dans une région vallonnée (200 à 400m d'altitude). L'utilisation des sols est une combinaison de cultures, prairies permanentes et temporaires avec des haies et des arbres isolés. Les forêts sont fragmentées, avec une proportion moyenne de bois autour des forêts étudiées de 24,5% ($\pm 12,5\%$).

Dans ces trois zones, les boisements sont principalement des chênaies sessiliflores et pédonculées et il y a relativement peu de haies.

FIGURE 10.1 – Plan d'échantillonnage : 27 forêts échantillonnées dans trois zones



10.1.3 Forêts échantillonnées

Plan d'échantillonnage par triplet en fonction de l'ancienneté et de la surface

Les forêts ont été sélectionnées en fonction de leurs surfaces et de leurs anciennetés. Au total, 27 forêts ont été échantillonnées, avec trois triplets par zones échantillonnées

(figure 10.1). Les triplets sont composés de : une grande (i.e. >10ha) forêt ancienne, une petite (<3ha) forêt ancienne et une petite (<3ha) forêt récente. Toutes les forêts sont des chênaies avec un degré de maturité proche.

Description des paysages par les taux de boisements

La connectivité est estimée grâce à la proportion de forêts dans le paysage (nommée par la suite taux de boisements) aux alentours des forêts ((Tischendorf et al., 2003)). Ces taux de boisements sont calculés dans des zones tampons de 500 à 1000 m de rayon autour des forêts échantillonnées. Le rayon de 1000m a déjà été montré déterminants pour les coléoptères saproxyliques (Franc et al., 2007). Les espèces étudiées étant aptères et supposées moins mobiles, un rayon intermédiaire de 500 m est également calculé. Ces calculs sont réalisés à partir des orthophotos de 2012 (BDOrtho®), IGN)

Les taux de boisements anciens sont également calculés pour évaluer leurs effets sur la répartition actuelle des espèces. Ils ont été déterminés grâce à la carte de l'état major à l'échelle 1 :40000 et aux mêmes échelles que les taux de boisements actuels (500 et 1000m).

10.1.4 Description des forêts : surface, ancienneté, volumes de bois mort et diversité des essences

Les orthophotos de 2012 (BDOrtho®, IGN) sont utilisées pour déterminer la surface actuelle des forêts (Ladet et al., 2013).

L'ancienneté des forêts est déterminée par la présence ou l'absence de ces boisements sur la carte de l'état major. Aux vues de l'augmentation de la couverture forestière en France, nous supposons une continuité de l'état boisé entre les forêts présentes en 1850 et actuellement.

Les caractéristiques des forêts sont déterminées grâce à l'inventaire de trois placettes circulaires de 20m de rayon par forêts, dans le peuplement où l'inventaire entomologique a été réalisé. Dans ces placettes sont relevés :

- le volume de bois mort debout (>7,5cm de diamètre);

- le volume de bois mort au sol (>2,5cm de diamètre);
- le nombre d'essences.

Le volume de bois mort debout dont le diamètre est supérieur à 7,5 cm et la diversité des essences sont comptabilisés dans l'intégralité de la placette circulaire.

Le volume de bois mort au sol est estimé grâce à quatre transects de 25m dans les quatre orientations cardinales majeures (N,S,E,O), au départ du centre de la placette, soit une distance totale échantillonnée de 100m par placette. Sur ces transects, le diamètre de tous les bois morts au sol de plus de 2,5cm de diamètre qui coupent le transect sont mesurés et le volume est estimé par la suite.

10.1.5 Quatre espèces de coléoptères saproxyliques aptères échantillonnées constituent le jeu de données biologiques

L'échantillonnage des 27 forêts a été effectué entre le 3 et le 26 février 2014 par tamisage de litière (10 arbres par peuplement, cf chapitre 6). Cinq espèces ont été échantillonnées (respectivement deux Curculionidae, une Latridiidae, une Zoopheridae et un Staphiliniidae) :

- *Acalles misellus* Boheman, 1844, 61 individus dans 10 forêts ;
- *Anchonidium unguiculare* (Aubé, 1850), 102 individus dans 5 forêts ;
- *Dienerella clathrata* (Mannerheim, 1844). 196 individus dans 19 forêts ;
- *Langelandia anophthalma* Aubé, 1842, 13 individus dans 7 forêts ;
- *Dasycerus sulcatus* Brongniart, 1800, 1 individu dans 1 forêt. Ce singleton est exclu du jeu de données dans la suite de l'étude.

10.1.6 Analyses statistiques

La répartition des espèces dans les forêts a été reliée aux caractéristiques des forêts et des paysages grâce à des modèles linéaires généralisés, selon la démarche détaillée en 5.2.3 .

Parmi les variables étudiées, seules sont corrélées ($|r| > 0.7$ (Dormann et al., 2013)) : i/

les taux de boisements anciens à 500 et 1000 m et ii/ les taux de boisements actuels à 500 et 1000 m. Il est important de souligner que les taux de boisements anciens et actuels ne sont pas corrélés.

Ces corrélations ont amené la construction de deux modèles par espèce. Chacun des deux prend en compte l'ensemble des variables de la forêt et : i/ les taux de boisements anciens et actuels à 500m (modèle500) ou ii/ les taux de boisements anciens et actuels à 1000m (modèle1000).

Modèles :

$$\text{Modèle500} = \text{Surf} + \text{BMD} + \text{BMS} + \text{DivEss} + \text{TBrec_500} + \text{TBanc_500}$$

$$\text{Modèle1000} = \text{Surf} + \text{BMD} + \text{BMS} + \text{DivEss} + \text{TBrec_1000} + \text{TBanc_1000}$$

10.2 Résultats

10.2.1 Des forêts représentatives des petites forêts privées du sud ouest de la France

Les forêts ont en moyenne 9,64 m³/ha ($\pm 16,45$) de bois mort debout et 14,69 m³/ha ($\pm 11,29$) de bois mort au sol. Elles sont composées de 1 à 9 essences différentes (tableau 10.1). Aucune des variables étudiées n'est significativement différente en fonction des zones géographiques (test de Kruskal-Wallis, p-value >0,05).

10.2.2 Sélection des modèles expliquant la répartition des espèces

La présence d'*Acalles misellus* est mieux expliquée par le modèle à 500m (tableau 10.2). Celui-ci explique bien la répartition de l'espèce (pseudo R²=55,03%) avec cinq variables : les deux taux de boisements et les variables de la forêt (volumes de bois mort au sol et sur pied et la surface de la forêt)(tableau 10.2). La répartition de l'espèce est en partie expliquée par les ressources de la forêt, ce qui est logique étant donné son régime saproxylique. Mais le facteur qui apparaît le plus déterminant pour cette espèce est le taux de boisement actuel qui constitue 41,36% du modèle. Cette espèce est présente aussi bien dans les forêts anciennes que récentes ce qui explique que le facteur ancienneté ne soit

CHAPITRE 10. INFLUENCES DES DISCONTINUITÉS SPATIALES ET
 TEMPORELLES SUR LA RÉPARTITION DES ESPÈCES

Tableau 10.1 – Synthèse des variables échantillonnées

		Variable	Description (unité)	Min	Max	Moy	stdev
Forêt	Actuelle (2012)	Surf	surface de la forêt (ha)	0,7	82,2	10,9	18,2
		BMD	Volume de bois mort debout (diamètre >7,5 cm) (m3/ha)	0	79	9,7	16,5
		BMS	Volume de bois mort au sol (diamètre >2,5 cm) (m3/ha)	3,1	47,2	14,7	11,29
		DivEss	Nombre d'essences	1	9	3,4	2,4
	Passée (1850)	Anc	Ancienneté : présence de la forêt sur la carte de l'état major	18 forêts anciennes 9 récentes			
Paysage	Actuel (2012)	TBrec_500	Proportion de surface de forêt 500m autour de la forêt	5,6	37,7	19,1	7,8
		TBrec_1000	Proportion de surface de forêt 1000m autour de la forêt	4,4	47,3	19,0	10,6
	Passé (1850)	TBanc_500	Proportion de surface de forêt 500m autour de la forêt en 1850	0	56,9	17,9	15,1
		TBanc_1000	Proportion de surface de forêt 1000m autour de la forêt en 1850	0,1	27	14,3	7,5

pas sélectionné dans le modèle. Ceci ainsi que l'importance du taux de boisement actuel pour cette espèce laissent à penser que celle-ci pourrait être mobile dans le paysage.

Tableau 10.2 – Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition d'*Acalles missillus*

Variables Explicatives	Coefficients	AIC	pseudo R ² (%)	Contribution Relative (%)
NUL		37,59		
<i>Modèle 500 (sélectionné)</i>				
TB500_Anc	-0,37			15,39
TB500_Rec	0,64			41,36
BMS	0,12			21,96
BMD	-0,10	28,01	55,03	2,53
Surf	0,11			18,76
<i>Modèle 1000</i>				
BMD	0,07			54,44
Surf	0,06	34,45	20,08	45,55

La répartition d'*Anchonidium unguiculare* est mieux expliquée par le modèle à 500m (tableau 10.3). Avec trois variables, ce modèle explique 49,43% de la répartition de cette espèce. Là encore, l'espèce étant présente aussi bien en forêt ancienne que récente, la variable ancienneté n'a pas été sélectionnée. Le taux de boisement ancien est la variable la plus importante de ce modèle, puisqu'elle le constitue à 74,56%. Les ressources et

CHAPITRE 10. INFLUENCES DES DISCONTINUITÉS SPATIALES ET
TEMPORELLES SUR LA RÉPARTITION DES ESPÈCES

la surface de la forêt ne prennent que peu part au modèle. Cette espèce apparaît ainsi fortement dépendante de la connectivité du paysage en 1850.

Tableau 10.3 – Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition d’*Anchonidium unguiculare*

Variables Explicatives	Coefficients	AIC	pseudo R ² (%)	Contribution Relative (%)
NUL		27,88		
<i>Modèle 500 (sélectionné)</i>				
TB500_Anc	0,27			74,56
BMS	0,16	21,08	49,43	17,45
Surf	-0,20			7,99
<i>Modèle 1000</i>				
TB1000_Anc	0,14	26,55	12,84	

La répartition de *Dienerella clathrata* est mieux expliquée par le modèle à 1000m (tableau 10.4). La seule variable sélectionnée dans ce modèle est le taux de boisement ancien. Cette unique variable explique bien la répartition de l’espèce (D2=37.87%).

Tableau 10.4 – Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition d’*Dienerella clathrata*

Variables Explicatives	Coefficients	AIC	pseudo R ² (%)	Contribution Relative (%)
NUL		34,82		
<i>Modèle 500</i>				
TB500_Anc	0,06	29,22	29,24	46,03
TB500_Rec	0,17			53,97
<i>Modèle 1000 (sélectionné)</i>				
TB1000_Anc	0,30	24,39	37,87	

La répartition de *Langelandia anophthalma* n’est expliquée par aucun des deux modèles étudiés puisque, dans les deux cas, la différence d’AIC entre le modèle obtenu et le modèle nul est inférieure à 2 (tableau 10.5).

Tableau 10.5 – Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition de *Langelandia anophthalma*

Variables Explicatives	Coefficients	AIC	pseudo R ² (%)	Contribution Relative (%)
NUL		32,90		
<i>Modèle 500</i>				
Anc	1,39	32,59	7,50	
<i>Modèle 1000</i>				
TB1000_Anc	-0,11	32,22	8,67	

10.3 Discussion

10.3.1 La ressource en bois mort, la surface et la connectivité actuelle et passée expliquent la répartition des espèces

Une partie importante de la répartition de trois espèces sur quatre a pu être expliquée par les facteurs étudiés. Les modèles sélectionnés pour *Acalles misellus*, *Anchonidium unguiculare* et *Dienerella clathrata* expliquent plus de 37,8% de la répartition de ces espèces. Chez les espèces saproxyliques, la ressource en bois mort apparaît en général un facteur déterminant leur répartition (Brustel, 2004). En contexte de paysages très fragmentés, les espèces aptères sont apparues fortement dépendantes de l'ancienneté de la forêt (Buse, 2012). Les espèces étudiées ici étant à la fois saproxyliques et aptères, nous avons émis l'hypothèse que les caractéristiques de la forêt (ressources, surface, ancienneté) devraient expliquer une part importante de leur répartition. Étonnamment, les caractéristiques actuelles de la forêt (ressources et surface) constituent une part relativement faible des modèles de répartition de ces espèces (de 0 à 43,25% du modèle). Encore plus surprenant, l'ancienneté de la forêt n'a jamais été conservée dans les modèles sélectionnés.

10.3.2 La répartition des espèces semble indépendante de l'ancienneté de la forêt

L'absence de sélection de la variable ancienneté dans les modèles pourrait être expliquée par une hypothèse simple : 1850 ne serait pas la période déterminante pour ces espèces. Pour évaluer cette hypothèse, il serait nécessaire de considérer l'existence de la forêt à d'autres époques (postérieures et antérieures). Certains résultats de cette étude

vont cependant à l'encontre de cette hypothèse : i/les caractéristiques de la forêt sont, en général, apparues moins déterminantes que celles des paysages et ii/ l'état des paysages en 1850 explique une partie plus ou moins importante de la répartition des trois espèces. Cette date semble donc être un choix pertinent pour l'étude de ces espèces. Il semblerait plutôt que l'ancienneté de la forêt ne soit pas la bonne échelle spatiale pour les espèces étudiées.

Ce résultat amène à émettre des réserves sur les travaux de Buse (2012). Les contextes et variables sont semblables : faible taux de boisement actuel, ancienneté datant du XIX^{ème} siècle et 27 à 29 forêts échantillonnées. Or, une très nette différence est visible au niveau des jeux de données récoltés : 27 individus de 6 espèces récoltés par Buse (2012) contre 372 individus de 4 espèces récoltés dans cette expérience. Il est à noter que les espèces échantillonnées ici ne sont pas les mêmes que celles du nord-ouest de l'Allemagne, bien que certaines soient du même genre. Cette importante différence d'individus récoltés nous amène à nous poser la question de la pertinence du protocole d'échantillonnage utilisé par Buse (2012) et par là même sur les conclusions tirées parfois pour des espèces dont un seul individu constitue le jeu de données.

10.3.3 Les connectivités passées et actuelles apparaissent déterminantes pour les espèces

Les taux de boisement passés et actuels constituent la part la plus importante des modèles sélectionnés. Ceci montre une fois de plus que la perte d'habitat est une des principales menaces sur la biodiversité (Fahrig, 2003). Ceci montre également que l'échelle spatiale déterminante pour ces espèces n'est pas la forêt mais le paysage.

Il est intéressant de remarquer qu'*Acalles misellus* semble davantage influencé par les taux de boisements actuels, tandis qu'*Anchonidium unguiculare* et *Dienerella clathrata* sont plus influencés par les taux de boisements anciens. Ceci laisse à penser qu'*Acalles misellus* serait plus mobile dans l'espace que les deux autres espèces qui présenteraient une certaine inertie dans l'espace.

10.3.4 *Dienerella clathrata* : un bio-indicateur de l'état des paysages en 1850 ?

Le modèle de répartition de *Dienerella clathrata* est le seul à ne prendre en compte qu'une seule variable, qui pourtant explique une part relativement importante de la distribution de l'espèce (37,87%). Ceci amène à s'intéresser de plus près au lien entre cette espèce et cette variable.

Le taux de boisements à 1000m en 1850 semble particulièrement bien expliquer la répartition de *Dienerella clathrata* (figure 10.2). L'espèce est absente dans toutes les forêts dont les taux de boisement étaient inférieurs à 5% en 1850, la présence varie entre 5 et 15% et l'espèce est présente dans toutes les forêts ayant un taux de boisement supérieur à 15%.

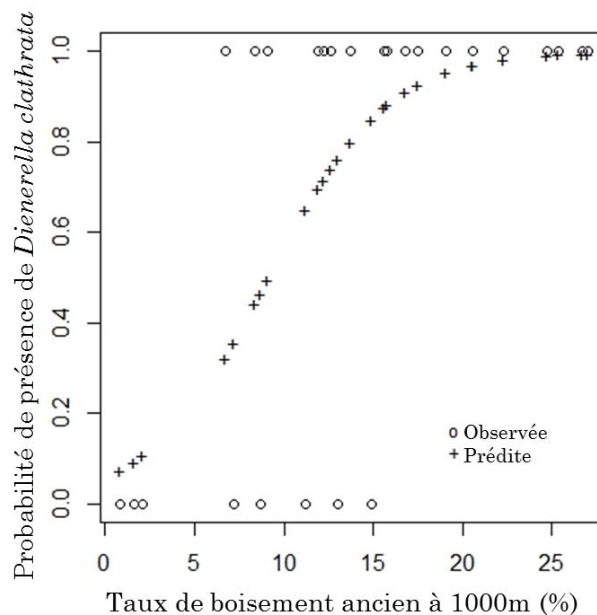


FIGURE 10.2 – Comparaison de la présence avérée et du modèle à 1000m de *Dienerella clathrata*

L'allure en sigmoïde de la courbe de la figure 10.2 laisse à penser à une potentialité de bio-indicateur de *Dienerella clathrata* pour les taux de boisements anciens. Avant de vérifier cette hypothèse, il paraît légitime de se demander l'intérêt d'un bio-indicateur pour une variable (taux de boisements anciens) connue par d'autres outils plus simples, comme la carte de l'état major. Ceci présenterait en effet relativement peu d'intérêt dans le contexte Français, une fois les spatialisations des cartes de l'état major réalisées sur

l'ensemble du territoire. En revanche, ce bioindicateur pourrait s'avérer intéressant dans d'autres pays où l'information n'est pas disponible et où l'espèce est présente. Dans les cas où l'espèce serait absente, l'intérêt démontré de *Dienerella clathrata* pourrait pousser les chercheurs à s'intéresser à d'autres espèces du même genre, jusqu'ici particulièrement méconnues.

Afin de vérifier cette hypothèse, la qualité de bioindicateur est évaluée grâce au coefficient INDVAL (Dufrêne et Legendre, 1997). Pour ce calcul, deux groupes de forêts sont considérés, suivant qu'elles ont un taux de boisements à 1000m en 1850 inférieur ou supérieur à 15%. Les deux groupes sont relativement équilibrés, constitués respectivement de 15 et 12 forêts. *Dienerella clathrata* présente une valeur indicatrice de la classe supérieure à 15% égale à 72,6% (9999 permutations, p-value = 0,0013). Cette valeur est composée d'une fidélité à 1 et d'une spécificité à 0,726.

Dans la littérature, les seuils d'INDVAL permettant de définir une espèce indicatrice sont fixés arbitrairement et varient énormément : 25% (Brin, 2008 ; Dufrêne et Legendre, 1997 ; Goux, 2011 ; Lassauce et al., 2012), 30% (Bouget, 2005 ; Jonsell, 2011), 50% (Ohsawa, 2007) et 70% (Samways et al., 2009). Avec une valeur indicatrice de 72,6%, *Dienerella clathrata* est au dessus des seuils apparus dans la littérature et peut ainsi être considérée comme une espèce indicatrice des taux de boisements supérieurs à 15% en 1850. Notons que cette valeur est proche des seuils limites préconisés dans la littérature qui sont de l'ordre de 20 à 30% d'habitats favorables dans un paysage (Fahrig, 2003).

Synthèse de la section V

Aucun effet négatif de l'exploitation forestière n'a pu être mis en évidence pour cinq des sept espèces suffisamment présentes pour être étudiées.

Ce résultat n'est valable que dans le contexte Pyrénéen et uniquement pour (*Acalles camelus*, *Acalles misellus*, *Mitoplinthus caliginosus* et *Sciaphilius costulatus*).

Dans un contexte de forêts fragmentées et pauvres en ressources, l'ancienneté et les caractéristiques des forêts ne permettent pas, ou très peu, d'expliquer les répartitions de quatre espèces de coléoptères saproxyliques aptères.

En revanche les taux de boisements anciens et actuels expliquent une part plus ou moins importante de trois espèces : *Acalles misellus*, *Anchonidium unguiculare* et *Dienerella clathrata*.

Cette dernière se révèle avoir un bon potentiel de bio-indicateur de l'état des paysages anciens.

Objectifs de la section VI

L'importance des taux de boisement révélés dans cette partie amène à s'intéresser à la mobilité des espèces au sein des paysages fragmentés. La dispersion des espèces est approchée par deux de ces caractéristiques :

- par quel moyen ? les espèces sont-elles capables d'utiliser les éléments non forestiers du paysage tels que les haies ?
- à quelle vitesse ? les capacités des déplacements en laboratoire sont évaluées dans le but d'obtenir un ordre de grandeur de leur vitesse de déplacement et de les comparer entre des espèces ayant des répartitions très différentes.

Section VI

Déplacement et dispersion des coléoptères saproxyliques aptères de litière

Chapitre 11

Utilisation des haies par les coléoptères saproxyliques aptères

Les connectivités actuelles et passées des paysages sont apparues déterminantes pour les espèces ciblées (chapitre 10). Ceci témoigne d'une certaine mobilité des espèces dans le paysage et soulève, entre autre, une question : par l'intermédiaire de quels éléments, boisés ou non, du paysage les espèces se déplacent-elles ?

L'objectif principal de ce chapitre est d'étudier la capacité des coléoptères saproxyliques aptères à emprunter les haies dans leurs déplacements. Pour remplir cet objectif, deux questions sont posées :

- les coléoptères saproxyliques aptères sont-ils capables d'emprunter les haies entre deux forêts ?
- Quelles caractéristiques des haies (de largeur, longueur, culture adjacente ou ancienneté) expliquent la présence ou l'abondance des espèces ?

11.1 Matériels et méthodes

11.1.1 Sites d'études : trois zones échantillonnées aux alentours de la forêt de Grésigne

L'étude a été menée autour de la forêt de Grésigne dans le Tarn. Cette région a été choisie car d'une part la région présente un taux de boisement actuel et ancien relativement élevé pour une région de plaine, et d'autre part la forêt de Grésigne est particulièrement

riche en coléoptères saproxyliques aptères (chapitre 7). Ces deux éléments laissent supposer que la faune des forêts (et donc potentiellement des haies) étudiées devrait être relativement riche en coléoptères saproxyliques aptères. Cette faune pourra également être comparée à celle de la forêt de Grésigne.

Dans cette région, trois zones ont été délimitées à moins de 30 km de la forêt de Grésigne (figure 11.1) : Barganelle, Puycelsi et Roussayrolles. Elles présentent des taux de boisement élevés, allant de 59,29% pour Puycelsi à 80,24% pour Barganelle (calculs effectués d'après les BDTopo® de l'IGN, dans des cercles de 3km de rayon, à l'intérieur desquels sont situées les haies et les forêts). La vectorisation des cartes de l'état major n'étant pas disponible pour ces cartes, les taux de boisements anciens ne le sont pas non-plus. Une estimation, à vu d'œil, laisse à penser à des taux de boisements de l'ordre de 30 à 45% en 1850 (annexe C).

La zone de Barganelle est séparée des deux autres zones et de la forêt de Grésigne par l'Aveyron et se trouve dans des forêts un peu plus sèches.

11.1.2 Un plan d'échantillonnage pour différencier les *absences sectorielles des absences locales dans les haies*

Deux causes peuvent expliquer l'absence d'une espèce dans une haie :

- soit l'espèce est absente des forêts sources et est donc logiquement absente des haies. Ce cas de figure sera nommé *absence sectorielle* ;
- soit l'espèce est présente dans les forêts sources et ce sont donc les caractéristiques de la haie qui sont à l'origine de l'absence de l'espèce. Ce cas de figure sera nommé *absence locale*.

Afin de distinguer les absences sectorielles des locales, il est donc nécessaire de savoir si les espèces sont présentes dans les forêts adjacentes aux haies.

Etant donné que l'objet ciblé de cette partie de l'étude demeure les haies, il est nécessaire de maximiser le rapport haies/forêts échantillonnées afin d'avoir un plan d'échantillonnage optimal. Ainsi, au sein de chaque zone des triplets composés d'une forêt source et de deux haies connexes sont délimités. Chaque haie relie deux chênaies exploitées anciennes, c'est à dire présente sur la carte de l'état major (datée des environs de 1850).

Au sein de chaque zone, quatre triplets ont ainsi été délimités. Trois séparent des jachères et prairies et un sépare des grandes cultures. Ces triplets à proximité de parcelles exploitées en agriculture conventionnelle permettront de tester la sensibilité des espèces à l'activité agricole intensive. Au total, 24 haies et 12 forêts ont ainsi été échantillonnées.

Les haies ont été choisies pour présenter dans chaque zone le même panel de longueurs et de largeurs (tableau 11.1).

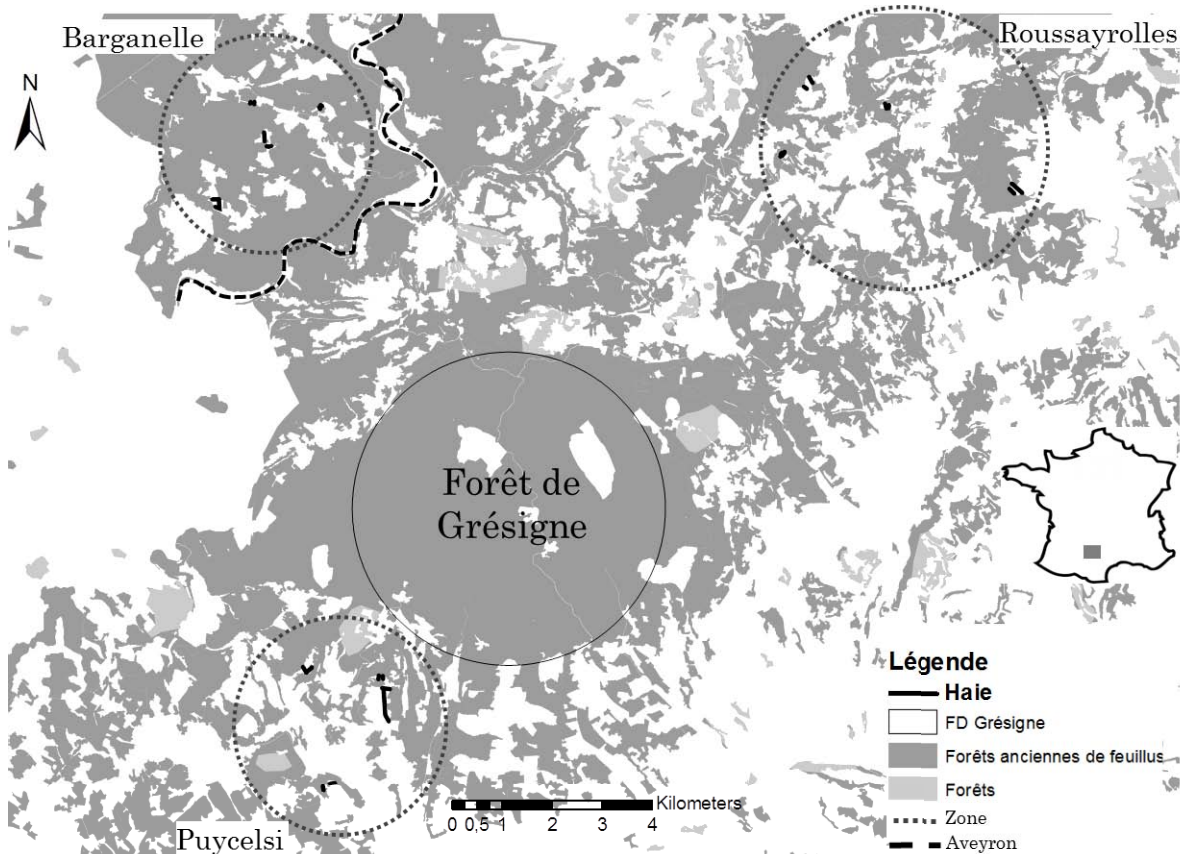


FIGURE 11.1 – Plan d'échantillonnage des 24 haies étudiées

11.1.3 Espèces et variables échantillonnées

Selon la même méthode que développée dans la thèse (chapitre 6), les coléoptères saproxyliques aptères ont été échantillonnés par tamisage de 10L par haie. Les haies étant plus pauvres en litière que les forêts, les dix litres n'ont pas été prélevés au pied de dix arbres exactement, mais d'au moins dix arbres. La haie est divisée en cinq portions équivalentes dans toute sa longueur et 2 litres sont relevés à chaque *portion* de haie. Les haies sont caractérisées à deux échelles : la haie dans sa globalité et chaque *portion* individuellement.

CHAPITRE 11. UTILISATION DES HAIES PAR LES COLÉOPTÈRES
SAPROXYLIQUES APTÈRES

Quatorze variables permettent de caractériser la haie (tableau 11.1). Sa structure est évaluée grâce à la longueur, ses largeurs minimale et maximale, les continuités herbacée (c'est à dire le pourcentage de la longueur de la haie occupé par la strate herbacée, soit la végétation inférieure à 1m de hauteur), arbustive (1 à 7m) et arborée (supérieure à 7m) et la présence d'un chemin. La présence d'un muret et le dénivelé entre les deux parcelles sont relevés car ils induisent un microclimat particulier. La continuité temporelle de la haie est caractérisée par son ancienneté (sa présence sur les photos aériennes de 1950) et le diamètre du plus gros arbre. Les conditions chimiques de la litière sont estimées grâce à l'essence dominante, la diversité des essences et le type de culture des parcelles adjacentes aux haies.

Tableau 11.1 – Variables échantillonnées pour caractériser les haies

Variable	Minimum	Maximum	Moyenne
Longueur (m)	29	346	105
Largeur minimale (m)	0	8	2
Largeur maximale (m)	2	20	8
Continuité herbacée (%)	50	100	80
Continuité arbustive (%)	50	100	80
Continuité arborée (%)	0	100	60
Présence d'un chemin (0/1)	12 avec - 12 sans		
Présence d'un muret (0/1)	20 avec - 4 sans		
Dénivelé entre les deux parcelles (m)	0	3	1
Ancienneté de la haie	19 anciennes et 5 récentes		
Diamètre du plus gros arbre (cm)	25	80	45
Essence dominante	18 Chênes, 2 Erables, 2 Chataîgniers, 1 Frene, 1 Noyer		
Nombre d' essences différentes	2	13	7
Type de culture	6 grandes cultures céréalières 18 jachères ou prairies		

Six variables permettent de caractériser la *portion* de haie dans laquelle deux litres sont prélevés : la forêt à laquelle la haie est connectée, la distance aux forêts connexes, la largeur de la portion et les continuités herbacées, arbustives et arborées comme définies précédemment.

11.1.4 Analyses statistiques

La comparaison de répartition des espèces dans les haies par rapport aux forêts est réalisée grâce à un tableau de contingence.

La présence des espèces dans les portions de haie est étudiée grâce à des modèles linéaires généralisés utilisant une loi binomiale. La sélection des variables explicatives se déroule suivant la démarche détaillée en 5.2.3.

11.2 Résultats

11.2.1 Variables échantillonnées

Echelle de la haie

Aucune corrélation ($|r| > 0.7$ (Dormann et al., 2013)) n'apparaît entre les variables étudiées à l'échelle de la haie. En revanche, la largeur maximale, le dénivelé et la diversité des essences sont significativement différents en fonction de la zone considérée (Test de Kruskal-Wallis, p-value < 0.05).

L'échantillon de haie est globalement représentatif des haies du paysage étudié (tableau 11.1)

Échelle de la portion de haie

Les cinq variables quantitatives qui caractérisent les portions ne sont pas corrélées entre elles ($|r| < 0.7$ (Dormann et al., 2013)).

En revanche, la largeur des portions et la continuité arborée sont significativement différentes en fonction de la zone (Test de Kruskal-Wallis, p-value < 0.05).

11.2.2 Répartition des espèces : un fort déséquilibre entre les zones

Huit espèces de coléoptères saproxyliques aptères ont été échantillonnées durant l'expérience. Parmi l'ensemble du jeu de données, un seul individu de l'espèce *Sphaerosoma pilosum* a été échantillonné. Ce singleton, et donc cette espèce, n'est plus pris en compte dans la suite des analyses.

CHAPITRE 11. UTILISATION DES HAIES PAR LES COLÉOPTÈRES
SAPROXYLIQUES APTÈRES

834 individus répartis en 7 espèces constituent le jeu de données (tableau 11.2).

Les effectifs présentent un déséquilibre important entre les différentes zones. L'abondance de *Coloracalles humerosus*, *Acalles misellus*, *Anchonidium unguiculare*, *Aparopion chevrolati* et *Dienerella clathrata* est significativement différente entre les zones (test de Krustal-Wallis, p-value < 0.05).

Seules deux espèces sont présentes à Barganelle (*Coloracalles humerosus* et *Dienerella clathrata*). Dans les deux autres zones, les sept espèces sont représentées, mais dans des proportions différentes. Des différences significatives d'abondance de *Anchonidium unguiculare* et *Aparopion chevrolati* apparaissent entre ces deux zones (test de Wilcoxon, pvalue <0,05).

Tableau 11.2 – Synthèse des effectifs échantillonnés au cours de l'expérience

Zone	Barganelle		Puycelsi		Roussayrolles		Total
Espèce	Forêt	Haie	Forêt	Haie	Forêt	Haie	
<i>Coloracalles humerosus</i>	13	19	38	72	22	58	222
	25%	38%	100%	100%	100%	88%	
<i>Acalles misellus</i>	0	0	4	10	1	64	79
			50%	50%	25%	50%	
<i>Anchonidium unguiculare</i>	0	0	0	4	53	109	166
				13%	75%	88%	
<i>Aparopion chevrolati</i>	0	0	15	65	5	23	108
			100%	100%	25%	25%	
<i>Dienerella clathrata</i>	21	20	22	48	74	64	249
	100%	88%	100%	100%	100%	100%	
<i>Langelandia anophthalma</i>	0	0	3	4	0	2	9
			75%	50%	0%	25%	
<i>Dasycerus sulcatus</i>	0	0	2	0	12	3	17
			25%		25%	25%	
Total	34	39	84	203	167	323	850

Légende : les pourcentages représentent la proportion de haies ou de forêts dans la zone comportant l'espèce en question. Rappel : les effectifs des forêts ont été récoltés dans 40L de tamisâts (10L dans 4 forêts), tandis que les effectifs des haies ont été récoltés dans 80L de tamisâts (10L dans 8 haies)

11.2.3 Présence des espèces dans les haies

Les présences-absences des six espèces dans chaque haie ont été comptabilisées en fonction de leurs présences-absences dans les forêts connexes (tableau 11.3), sur l'ensemble du jeu de données.

Tableau 11.3 – Tableau de contingence de la présence des espèces

		Forêt		
		Absence	Présence	Total
Haie	Absence	85	8	93
	Présence	11	64	75
	Total	96	72	168

NB : Test du χ^2 sur ce tableau : p-value < 0,05

Dans 11 cas, l'espèce est présente dans la haie mais absente de la forêt. Deux raisons peuvent être évoquées pour expliquer cela : soit l'espèce est effectivement présente dans la forêt, mais n'a pas été échantillonnée, soit l'espèce vient de la forêt non échantillonnée. Dans seulement 8 cas sur 168 (soit 4,76%) l'espèce considérée est absente dans la haie alors qu'elle est présente dans la forêt (*absence locale*). 91,4% des absences sont de *absences sectorielles* et elles sont réparties de manière équilibrée entre les six espèces.

11.2.4 Répartition des espèces à l'intérieur des haies

Etant donné l'absence de cinq espèces sur sept dans la zone de Barganelle, les forêts et les haies de cette zone ne sont pas prises en compte dans la suite des analyses. Sur le jeu de données comportant les 80 portions de haies de Roussayrolles et Puycelsi, les modèles linéaires généralisés ont montré que :

- les présences de *Coloracalles humerosus* et *Dienerella clathrata* ne peuvent pas être expliquées par les paramètres relevés car les modèles sélectionnés ne présentent que des différences d'AIC avec le modèle nul inférieures à 2 (au mieux 104,06 par rapport à 105,87) ;
- Les présences d'*Acalles misellus* et d'*Aparopion chevrolati* sont uniquement expliquées par la variable forêt. Cette dernière explique 33,6% de la répartition d'*Acalles misellus* (respectivement 58,31% de la répartition d'*Aparopion chevrolati*), avec un AIC de 69,16 (respectivement 71,51) soit une nette amélioration par rapport au modèle nul qui a une AIC de 109,98 (respectivement 105,87) ;
- La présence d'*Anchonidium unguiculare* est expliquée par quatre variables, dont les principales sont la forêt (62,47% du modèle) et la largeur de la portion (30,20% du

modèle). Ce modèle explique bien la répartition de l'espèce ($D^2 = 61,53\%$) (Tableau 11.4).

Tableau 11.4 – Résultat du modèle linéaire généralisé de la répartition d'*Anchonidium unguiculare* au sein des haies

Variables explicatives	Coefficient	AIC	Pseudo R ² (%)	Contribution relative (%)
Modèle nul		95,46		
Forêt				62,47
Distance à la forêt	-0,8			1,4
Largeur	-0,53	57,95	61,53	30,20
Continuité herbacée	2,49			5,85

- la répartition de *Langelandia anophtalma* est expliquée à 28,57% par deux variables : la largeur de la haie et la distance à la forêt qui prennent part au modèle de manière relativement équilibrée (Tableau 11.5)

Tableau 11.5 – Résultat du modèle linéaire généralisé de la répartition de *Langelandia anophtalma* au sein des haies

Variables explicatives	Coefficient	AIC	Pseudo R ² (%)	Contribution relative (%)
Modèle nul		44,62		
Largeur	0,19	36,44	28,57	56,84
Distance à la forêt	-2,11			43,15

11.3 Discussion

11.3.1 Présence des espèces dans les haies

Les sept espèces de coléoptères saproxyliques aptères, suffisamment présentes pour être étudiées, sont présentes dans les haies. Ceci permet d'affirmer que ces espèces sont capables d'emprunter les haies et conforte l'hypothèse que ces espèces sont mobiles dans le paysage.

Les *vraies absences* des espèces dans les haies représentent 4,76% des cas. Cette proportion est à peine plus élevée que l'erreur liée à la technique d'échantillonnage qui a été estimée à 2,7% (chapitre 6). Il est fort probable que tout ou partie de cette proportion de

vraies absences soit en réalité liée à l'erreur d'échantillonnage.

Cette faible proportion montre que les espèces sont réparties de manière particulièrement homogène entre les forêts et les haies. Ceci suggère que les espèces considérées se déplacent largement dans les haies, quelles que soient leur caractéristiques.

11.3.2 Répartition des espèces au sein des haies

La présence dans les portions de haies d'*Anchonidium unguiculare* est expliquée par les variables forêts et largeur. Or, à l'échelle de la portion de haie, la variable largeur est très différente en fonction de la zone (test de Wilcoxon entre les zones Puycelsi et Roussayrolles, p-value <0.001). Aux vues des différences d'abondance et de présence de l'espèce en fonction de la zone (tableau 11.2), il est fort probable que la variable largeur sélectionnée dans le modèle soit en réalité le témoin de cette différence entre les zones. *Anchonidium unguiculare* apparaît ainsi fortement lié à la zone et aux forêts, plutôt qu'à des variables des portions de haies.

Seuls six individus de l'espèce *Langelandia anophthalma* ont été échantillonnés dans cette partie. Le modèle explique 28% de la répartition des espèces, soit la répartition d'un peu moins de deux individus. Aucune conclusion valable ne peut être tirée de ce modèle.

Ainsi, la répartition de cinq espèces (*Coloracalles humerosus*, *Dienerella clathrata*, *Anchonidium unguiculare*, *Aparopion chevrolati* et *Acalles misellus*) au sein de la haie n'a : soit pas pu être expliquée par les variables relevées, soit n'est expliquée que par la forêt connexe et éventuellement la zone. Aucune caractéristique de la portion de haie dans laquelle les espèces ont été échantillonnées n'explique leur répartition au sein de la haie. Ceci montre que les espèces sont réparties de manière homogène dans la haie et sont capables de se déplacer dans des haies très différentes.

11.3.3 Affinité des espèces avec les milieux ouverts

Pour chacune des sept espèces, il n'existe pas de différence significative d'abondance entre les haies et les forêts (Test de Wilcoxon, p-value >0,05). Malgré cette absence de significativité, certaines différences sont perceptibles dans les données (tableau 11.2). Ainsi à volume de tamisât identique :

CHAPITRE 11. UTILISATION DES HAIES PAR LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES APTÈRES

- *Acalles misellus* et *Aparopion chevrolati* sont plus abondants dans les haies que dans les forêts ;
- *Dienerella clahtrata* et *Dasycerus sylvatus* sont plus abondants dans les forêts que dans les haies
- il n'y a pas de différence nette pour *Coloracalles humersus*, *Anchonidium unguiculare* et *Langelandia anophthalma*

Aucun test n'a été réalisé pour valider la capacité de la technique d'échantillonnage par tamisage à échantillonner correctement l'abondance des espèces dans les forêts ou les haies. Ces résultats sont donc à considérer avec précaution. Ces résultats montrent qu'il est possible qu'*Acalles misellus* et *Aparopion chevrolati* aient une certaine affinité avec les milieux relativement ouverts.

Chapitre 12

Capacité de déplacement des coléoptères aptères

L'objectif de cette partie est d'acquérir un ordre de grandeur de la vitesse de déplacement des coléoptères saproxyliques aptères en laboratoire. Si la capacité de déplacement joue un rôle important dans la capacité de dispersion, d'autres éléments (comme le paysage, l'abondance de la ressource, etc.) entrent en compte. Cette partie ne renseigne ainsi pas directement sur les capacités de dispersion des espèces car leur comportement en laboratoire est potentiellement complètement différent de celui dans la nature. Cette partie permet en revanche d'estimer les coûts de temps et de risque des espèces, détaillé en 2.5. Ces coûts sont essentiels pour estimer et modéliser la probabilité de réussite de la dispersion (Bonte et al., 2012).

12.1 Matériels et méthodes

12.1.1 Trois espèces ciblées : *Acalles lemur*, *A. misellus* et *Colo-racalles humerosus*

Les espèces aptères fréquemment récoltées en Forêt de Grésigne sont ciblées pour cette expérience. Ceci, couplé à l'expérience sur la phénologie (chapitre 7) permet d'avoir un panel de données sur ces espèces jusqu'alors peu connues. Trois espèces ont été ciblées pour représenter la variabilité de comportement et de taille des espèces présentes en Midi-Pyrénées :

- *Acalles misellus* car c'est l'espèce d'*Acalles* la plus présente dans les forêts de Midi-Pyrénées, même récentes et fragmentées ;
- *Acalles lemur* car, à l'opposé d'*Acalles misellus*, il n'est présent qu'en forêt domaniale de Grésigne. Nous pourrions ainsi voir si leur différence de répartition est liée à une différence de comportement ou de vitesses de déplacement en milieu hostile. ;
- *Coloracalles humerosus* car cette espèce est plus grande que les deux autres (4mm de long contre 3 et 2.5mm pour *Acalles lemur* et *Acalles misellus* respectivement, moyennes réalisées sur 10 individus).

Huit individus (quatre mâles et quatre femelles) de chaque espèce ont été étudiés. Les individus ont été sexés grâce à des dissections. Chacun des 24 individus étudiés est identifié par un numéro et isolé. Entre chaque prise de vidéo, les individus sont conservés dans une boîte en plastique transparente de 13 cm de hauteur et 11 cm de diamètre. Cette boîte contient un papier absorbant dans le fond permettant le maintien d'une certaine humidité et permettant aux individus de boire et une branche morte de hêtre petite dimension (<2 cm de diamètre). Les boîtes sont conservées dans un carton ouvert sur le dessus, permettant de conserver la périodicité jour/nuit, sans exposer les espèces à la lumière directe. Tout ceci a été réalisé afin de maintenir les espèces dans l'état le plus proche possible de celui de la nature malgré des conditions de laboratoire.

L'ensemble de l'expérience (conservation des individus et vidéos) a été réalisé à température constante : 23°C.

12.1.2 Matériels utilisés

Les individus ont été filmés grâce à une tablette numérique de terrain (HP elitepad 900 semi durcie). Les films sont en qualité 780p en 16 :9. Cette qualité a été choisie car elle représente un bon compromis entre qualité d'image et taille du fichier.

Afin de filmer les individus au plus proche de leur vitalité naturelle, les films ont été pris le plus rapidement possible après leurs captures, réalisées le 23 mars 2015, le 8 octobre 2015 et le 23 novembre 2015.

Sur chaque vidéo, deux individus sont filmés simultanément. Ceci constitue un bon compromis entre un gain de temps pour conserver la vitalité des individus et une taille apparente suffisante des individus sur la vidéo .

Les deux individus sont placés dans deux boîtes de Petri de 6 cm de diamètre en plastique transparent. Un papier absorbant de la taille de la boîte a été placé dans le fond et humidifié car les premiers essais sans ce papier ont montré que les individus n'arrivaient pas à s'accrocher pour se relever. Les deux boîtes de Petri sont placées sur une feuille blanche sur laquelle est tracée l'échelle de la vidéo (Figure ??).

12.1.3 Traitement des données

Le logiciel TRACKER©version 4.87 a été utilisé pour l'analyse des vidéos (Brown, 2015). Ce logiciel de physique permet de suivre les mouvements d'un objet sur une vidéo. A chaque image, le logiciel cherche dans une zone donnée un "gabarit", c'est-à-dire un nombre de pixel précis ayant une certaine couleur et que nous avons défini. Pour être considérée comme l'objet recherché, l'image de l'individu doit correspondre au gabarit original au moins à 80%. Les coordonnées du centre de l'objet identifié sont enregistrées, et le logiciel passe à l'image suivante. Avec les coordonnées, les vitesses et accélérations des individus sont calculées.

Le logiciel ne peut traiter que des vidéos qui ont une taille inférieure à 2 Go. Avec la qualité d'image choisie, nous avons dû limiter nos séquences vidéos à 30 minutes consécutives, entre 7h30 et 20h30.

12.1.4 Calculs des erreurs

Différents types d'erreurs ont été caractérisés afin de déterminer la précision des mesures.

Les erreurs liées à la précision du logiciel ont été caractérisées en filmant des individus morts. Le traitement de ces données acquises sur individus immobiles a permis de déterminer une vitesse au deçà de laquelle les individus seront considérés comme immobiles. Cette vitesse est de $0.029\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$.

Les erreurs de parallaxe (Tian et al., 2002) sont liées au fait que les distances sur les bords de vidéo sont déformées par rapport au centre de la vidéo. La tablette utilisée corrige automatiquement cette erreur en réduisant le champs de capture par rapport à une photo. Cette erreur a été caractérisée en mesurant le même trait de 5 cm placé aux bords ou au centre de la vidéo. Cette erreur est au maximum de 1.6%.

A chaque vidéo traitée, les vitesses sont scrupuleusement vérifiées afin de supprimer les

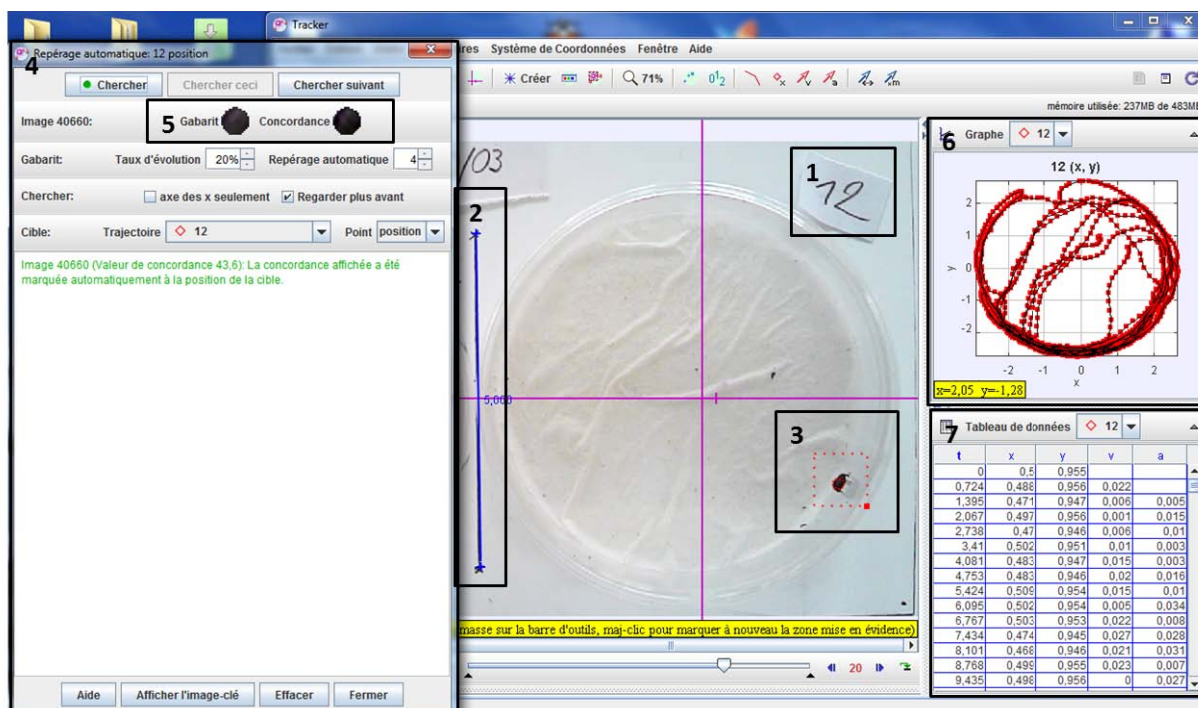


FIGURE 12.1 – Capture d’écran lors de la détection automatique de la position par le logiciel Tracker ©. Légende : 1 : identification de l’individu filmé, 2 : échelle = 5cm, 3 : individu filmé et la zone de recherche du gabarit, 4 : fenêtre de repérage automatique, 5 : comparaison de la zone détectée avec le gabarit original, 6 : graphique du parcours réalisé par l’individu, 7 : tableau de données

valeurs aberrantes.

12.1.5 Variables étudiées

Pour chacune des vidéos, différentes variables sont inventoriées :

- Les vitesses maximales, moyennes et médianes
- Les accélérations maximales et moyennes
- La proportion d’activité, c’est à dire le rapport du temps où l’individu est en mouvement (vitesse supérieure à $0.029 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) sur le temps total de la vidéo
- Le jour de la vidéo depuis la mise en captivité. Ceci est réalisé pour tester si la mise en captivité induit une diminution des capacités physiques de l’individu.

Chaque individu est caractérisé par son espèce et son sexe.

12.1.6 Aperçu du jeu de données et sélection des variables

Pour chacun des 24 individus, 5 vidéos ont été réalisées. Le jeu de données comporte ainsi 126 vidéos de 30 minutes, soit un total de 313 196 valeurs de vitesse.

L'étude des corrélations montre deux groupes de variables corrélées ($|r| > 0.7$, (Dormann et al., 2013)) :

- la vitesse et l'accélération maximales
- les vitesses moyenne et médiane, l'accélération moyenne et la proportion d'activité

Par la suite, seules les vitesses maximales et la proportion d'activité sont étudiées.

12.2 Résultats

12.2.1 Vitesse de déplacement maximale

La vitesse mesurée la plus grande est de 0.67 cm.s^{-1} , effectuée par un *Coloracalles humerosus* femelle. Cette valeur n'est pas représentative de l'échantillon, car la plupart des valeurs de vitesse maximale sont entre 0.2 et 0.5 cm.s^{-1} . La moyenne des vitesses maximales est de 0.336 cm.s^{-1} , soit $12,1 \text{ m.h}^{-1}$.

Les vitesses maximales des individus ne diffèrent pas en fonction du sexe (test de Wilcoxon, p-value >0.05), mais sont légèrement différentes en fonction l'espèce de l'individu (test de Krustal-Wallis, p-value= 0.01). Cependant, les larges écart-types des vitesses maximales en fonction de l'espèce laissent à penser que cette différence n'est pas très importante (figure 12.2a).

12.2.2 Activité des individus et vitesse moyenne

Les vitesses moyennes varient de 0 (individus immobiles tout au long de la vidéo) à 0.202 cm.s^{-1} , effectuée par un *Acalles lemur* qui s'est déplacé 97.1% du temps. Cette vitesse moyenne représente 7.27 m.h^{-1} . La moyenne de l'ensemble des vitesses moyennes déterminées dans cette expérience est $0,046 \text{ cm.s}^{-1}$, ce qui représente **$1,67 \text{ m.h}^{-1}$** . Cette valeur sera retenue comme ordre de grandeur de la vitesse moyenne de déplacement en laboratoire dans la suite de l'étude.

La proportion d'activité est significativement différente en fonction de l'espèce (test de

Kruskal-Wallis, p value <0.01) et du sexe (test de Wilcoxon, p value <0.01). *Acalles lemur* et *A. misellus* se déplacent significativement davantage que *Coloracalles humerosus* (figure 12.2b). Logiquement, les vitesses moyennes de ces espèces sont également différentes. En moyenne, *Acalles misellus* se déplace à $0,078\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ($2,81\text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$), *Acalles lemur* à $0,083\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ($2,98\text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$) et *Coloracalles humerosus* à $0,028\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ($0,99\text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$).

Les mâles se déplacent en moyenne légèrement davantage que les femelles (figure 12.2c). En séparant le jeu de données en fonction de l'espèce, il n'existe de différence significative entre mâles et femelles que pour *Coloracalles humerosus* (test de Wilcoxon, p -value <0.01). Les mâles et femelles d'*Acalles misellus* et *A. lemur* ont une activité similaire (test de Wilcoxon, p -value >0.05).

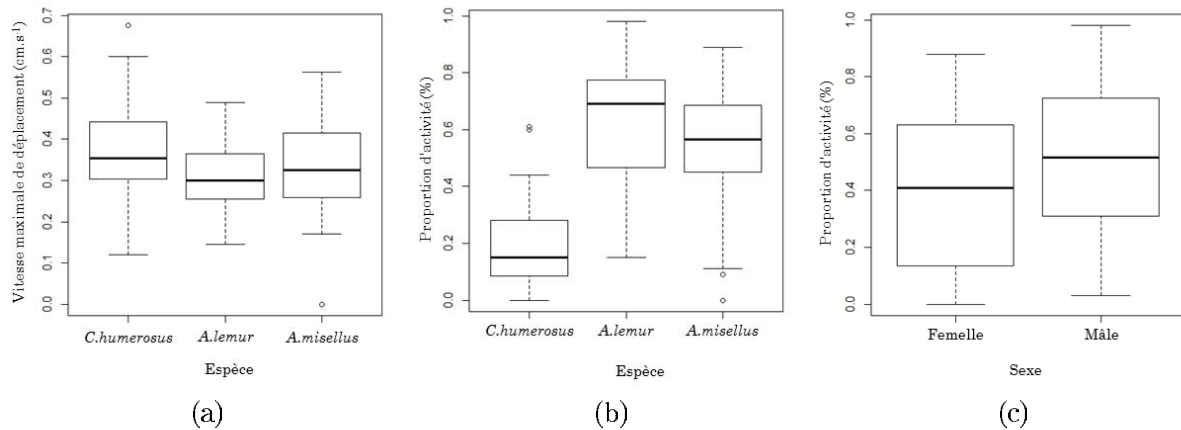


FIGURE 12.2 – Variation des proportions d'activité en fonction du sexe et de l'espèce

12.2.3 Captivité et capacités physiques

Les individus ont été filmés à partir du jour de leur capture et jusqu'à 15 jours après celle-ci. Pour chaque espèce, des régressions linéaires ont été effectuées entre le jour du relevé après la capture et : la vitesse maximum d'une part et la proportion d'activité d'autre part . Aucune ne présente de résultats significatifs (p -value >0.05). Ceci laisse à penser qu'une période de captivité d'une quinzaine de jours n'a pas d'influence négative sur les capacités de déplacement.

12.2.4 Observations sur les mécanismes de marche

Les vidéos réalisées ont permis d'observer de manière précise les mécanismes de marche des espèces. Deux mécanismes de marche différents ont pu être mis en évidence : un mécanisme de marche à plat et un mécanisme de montée.

Lors des marches sur le plat ou avec de faibles dénivelés, les pattes se mouvent trois par trois, en deux temps. De manière quasi simultanée, les pattes avant droite, milieu gauche et arrière droite avancent. Une fois posées, ce sont leur symétrique (avant gauche, milieu droite et arrière gauche) qui avancent.

Lors de montées abruptes (comme sur le bord de la boîte de pétri, à la verticale), le mécanisme de marche se fait en trois temps. Les deux premiers mouvements se font par avancée des pattes les plus opposées (avant droite et arrière gauche), puis leur symétrique (avant gauche et arrière droite). Le dernier temps se fait par avancée simultanée des deux pattes du milieu.

12.3 Discussion

12.3.1 Ordre de grandeur des capacités de déplacement

La vitesse moyenne retenue est de 1.67 m.h^{-1} . Ramenée à une année, cela représente 14,6 km. Les individus ne marchant pas en ligne droite et certainement pas à cette vitesse sur plusieurs jours ou semaines, cette valeur est évidemment à considérer avec précaution. Cependant, avec une telle capacité de déplacement, **il est possible que ces espèces soient capables de parcourir plusieurs centaines de mètres, voire éventuellement quelques kilomètres en une année.**

12.3.2 Influence du sexe sur les capacités de déplacement

La seule différence qui apparaît entre mâle et femelle porte sur l'activité et ne concerne que *Coloracalles humerosus*. Ce résultat est similaire à l'espèce *Lucanus cervus* chez laquelle la femelle a un nombre de vols significativement inférieur à celui du mâle (Rink et Sinsch, 2007). Chez *Osmoderma eremita* en revanche, la femelle a une plus grande capacité de vol que le mâle (Dubois et al., 2010 ; Ranius, 2006).

12.3.3 Influence de l'espèce sur les capacités de déplacement

Coloracalles humerosus se démarque d'*Acalles lemur* et *A. misellus* par une activité très inférieure à celles des deux autres espèces dans les mêmes conditions. Ceci pourrait traduire une différence de comportement face à des conditions hostiles, telles que le laboratoire. Il est possible que les deux *Acalles* soient davantage dans la fuite que *Coloracalles humerosus*. Cette hypothèse ne pourrait être vérifiée qu'en expérimentant sur le terrain. Malgré sa taille plus grande, la vitesse maximale de *Coloracalles humerosus* n'est guère plus élevée que celles des deux autres espèces (différence non significative).

Il est intéressant de noter qu'*Acalles lemur* et *A. misellus* ont la même vitesse maximale et la même proportion d'activité. **Leurs importantes différences de répartition dans cette étude n'a donc pas pour origine une capacité de déplacement différente.**

12.3.4 Comparaison des vitesses de déplacement avec d'autres coléoptères

Afin de comparer les vitesses de différentes espèces, celles-ci sont fréquemment rapportées au poids ou à la taille moyenne des individus (Evans et Forsythe, 1984; Garland, 1983).

Les vitesses maximales des trois espèces considérées ici sont comparées à celles d'autres coléoptères en marche (*Cicindela campestris*, *Notiophilus biguttatus*, *Geotrupes stercorarius*, *Nicrophorus vespillo*, *Phyllobius pyri*, *Lucanus servus* et *Anatis ocellata*) ou en vol (*Osmoderma eremita*) (tableau 12.1). Les vitesses des trois *Cryptorhynchinae* étudiées sont proches de la moyenne des vitesses de marche des autres coléoptères. En ramenant ces vitesses aux poids (tableau 12.1 colonne V/M) ou aux tailles (tableau 12.1 colonne V/M) des individus, les espèces étudiées font partie des plus rapides, ayant des rapports plus ou moins proches des espèces prédatrices (*Cicindela campestris* et *Notiophilus biguttatus*).

Tableau 12.1 – Comparaison des vitesses maximales de différents coléoptères

Déplacement	Espèce (régime)	V(m.h ⁻¹)	M(g)	V/M	T(cm)	V/T
Marche	<i>Cicindela campestris</i> (Carni) ^a	223,2	0,105	2125	1,4	159
	<i>Notiophilus biguttatus</i> (Carni) ^a	61,2	0,0057	10737	0,55	111
	<i>Geotrupes stercorarius</i> (Copro) ^a	15,12	0,332	46	1,7	9
	<i>Nicrophorus vespillo</i> (Necro) ^a	25,56	0,208	123	1,5	17
	<i>Phyllobius pyri</i> (Phyto) ^a	10,08	0,015	672	7	1
	<i>Lucanus servus</i> (Sapro) ^a	24,12	2,4	10	5,2	5
	<i>Anatis ocellata</i> (Sapro) ^a	11,16	0,035	319	0,7	16
	<i>Acalles misellus</i> (Sapro) ^b	20,16	0,001	20160	0,25	81
	<i>Acalles lemur</i> (Sapro) ^b	17,68	0,003	5893	0,3	59
	<i>Coloracalles humerosus</i> (Sapro) ^b	24,48	0,004	6120	0,4	61
Vol	<i>Osmoderma eremita</i> (Sapro)	8550,00 ^c	1,43 ^c	59802	29,5 ^d	289

Légende : *V* : vitesse maximale, *M* :masse, *T* : taille ; Régime :Carni : carnivore (non saproxylique), Copro : coprophage, Necro : nécrophage, Phyto :phytophage, Sapro :saproxylique. Références : ^a : Evans et Forsythe 1984, ^b : la présente étude, ^c : Dubois 2009, ^d : Dubois et al. 2010

A titre de comparaison anecdotique, les rapports vitesse maximale/taille des *Acalles* ($V/T = 59$ et 81) et *Coloracalles* ($V/T = 61$) déterminés dans ce chapitre sont proches de celui des éléphants d’Afrique ($V/T = 88$). Selon ces mêmes rapports, les espèces considérées se déplacent environ trois fois moins vite qu’un homme ($V/T = 233$) et neuf fois moins vite qu’un guépard ($V/T = 733$) (Garland, 1983).

Synthèse de la section VI

L'étude de la présence des espèces dans les haies a montré que sept espèces de coléoptères saproxyliques aptères sont capables de se déplacer dans les haies. Les espèces ont été échantillonnées dans presque toutes les haies lorsqu'elles étaient présentes dans la forêt. Ceci permet de conclure que les sept espèces étudiées (*Coloracalles humerosus*, *Dienerella clathrata*, *Anchonidium unguiculare*, *Aparopion chevrolati*, *Langelandia anophtalma* et *Dasycerus sulcatus* et *Acalles misellus*) sont mobiles dans le paysage, notamment en utilisant les haies.

L'étude des vitesses de déplacement a permis de montrer que les trois espèces étudiées sont capables de se déplacer à une vitesse moyenne de $1,67 \text{ m.h}^{-1}$. Ceci laisse à penser que les coléoptères saproxyliques aptères sont morphologiquement capables de se déplacer de *plusieurs centaines de mètres par an*.

Puisqu'*Acalles lemur* et *A. misellus* ont les mêmes vitesses moyennes et maximales, leurs différences de répartition dans cette thèse ne semblent pas avoir pour origine une capacité de déplacement différente.

Objectifs de la section VII

L'ensemble des résultats acquis durant la thèse ayant été exposés, l'objectif de la partie suivante est de les discuter, les critiquer, les confronter ensemble à la littérature disponible et proposer des perspectives de recherche.

Section VII

Discussion générale

Chapitre 13

Éléments de discussions et perspectives

Les coléoptères saproxyliques aptères de litière faisaient l'objet d'importantes lacunes de connaissances. Cette thèse avait pour objectif de combler différents volets de ces lacunes :

- calibrer la méthode d'échantillonnage afin de savoir : quand et comment les espèces peuvent être étudiées ?
- apporter des connaissances sur la biologie des espèces : sont-elles longévives ? sténopèces ? sont-elles liées à des essences d'arbres particulières ? quels sont leurs habitats ?
- étudier les impacts anthropiques tels que l'exploitation forestière, les discontinuités temporelles et spatiales de l'état boisé sur les espèces ;
- approcher la dispersion des espèces : à quelle vitesse sont-elles capables de se déplacer en laboratoire ? sont-elles capables d'emprunter certains éléments boisés dans le paysage pour, au moins, se déplacer ?

Les réponses à ces questions ayant été discutées individuellement dans les chapitres concernés, l'objectif de cette partie est de croiser les différents résultats, les discuter ensemble et apporter des perspectives. Trois angles de vues sont ainsi abordés :

- la technique d'échantillonnage en elle-même ;
- les espèces individuellement. Etudier chacune des espèces séparément permet d'appréhender leur diversité ;

- les assemblages d'espèces en contexte de montagne d'une part et en contexte de plaine d'autre part. En plaine, ceci permet de comparer les trois sites d'études présentant un gradient d'anthropisation (Grésigne, ses alentours et les Coteaux de Gascogne);

Une réflexion plus générale fait suite sur l'aptérisme et les capacités de dispersion.

Enfin, des réflexions sur la gestion forestière paysagère et sur la conservation des milieux naturels sont proposées.

13.1 Échantillonnage des coléoptères saproxyliques aptères de litière : retour d'expériences

13.1.1 Un groupe pratique à échantillonner mais assez difficile à déterminer

L'étude de la phénologie des espèces (chapitre 7) a montré que les espèces sont présentes dans la litière toute l'année. Même si les périodes de grande chaleur sont à éviter, la période d'échantillonnage potentielle est très large (de septembre à juin). Ceci facilite considérablement l'étude de ce groupe par rapport à d'autres espèces de coléoptères saproxyliques (Bouget et Nageleisen, 2009), pour qui la période d'inventaire est beaucoup plus restreinte à latitude et longitude équivalentes.

Cette technique est également facile à mettre en œuvre par rapport à d'autres techniques d'échantillonnage. Les pièges (piège vitre, piège Barber, tente Malaize) sont exposés à des aléas et des destructions (vent, animaux sauvages et bipèdes curieux), ce dont on s'acquitte par le tamisage. La calibration réalisée au cours de cette étude a permis de montrer que 10L de litière tamisés suffisaient à échantillonner correctement la faune ciblée dans une modalité ou site donnés. A la vue de notre expérience, cela représente en moyenne une heure à une personne. Cette durée est évidemment variable en fonction de l'opérateur, mais surtout en fonction de la forme d'humus tamisé. En fonction de ces deux paramètres, elle peut varier d'une demi-heure à une heure et demi environ.

13.1.2 Perspectives pour améliorer la méthode d'échantillonnage

La capacité de cette technique à échantillonner la richesse spécifique, et donc la présence des espèces, a été éprouvée durant cette thèse. Faute de temps, aucun test n'a pu être réalisé sur la validité de cette méthode pour estimer l'abondance des espèces. Ce serait la principale expérience à réaliser sur cette méthode. Ceci nécessiterait des inventaires en plein, par exemple dans plusieurs quadrats d'1 m² au sein d'un peuplement avec mise en Berlese, pour être comparés avec le tamisage de 10L de litière.

La possibilité d'étude quasi toute l'année des espèces a été montrée dans le contexte de Midi-Pyrénées. La sensibilité des espèces à l'humidité (précipitation et ensoleillement) a également été démontrée pour certaines espèces. Ceci laisse à penser que l'évolution de

la présence des espèces dans la litière pourrait être différente dans d'autres contextes, notamment plus secs. Des échantillonnages naturalistes dans des forêts sèches de méditerranée (Espagne : les chênaies de Grazalema (Cadix) et la Réserve Naturelle de la Font Roja – Alcoy (Alicante) et Maroc : Parc National de Talassemtane (Rif)) ont montré la quasi absence des individus dans la litière tamisée lorsque le substrat est très sec, donc essentiellement les mois de juillet à septembre (Brustel et Courtin, comm. pers.).

13.2 Apport de connaissances sur la biologie des coléoptères saproxyliques aptères

13.2.1 Connaissances générales

L'étude de la phénologie des espèces a permis d'émettre l'hypothèse que ces espèces sont certainement longévives, vivant au moins un an à l'état adulte dans le compartiment litière. Ceci est cohérent avec la littérature, dont une espèce a été élevée durant deux ans (Dajoz, 1977) et deux espèces de la même sous-famille que certaines espèces étudiées élevées entre 4 mois et 2 ans (Stüben, 2005; Stüben in littoris). Mis à part *Dienerella clathrata*, les espèces sont plus abondantes dans la litière en hiver.

La présence des coléoptères saproxyliques aptères dans le compartiment litière tous les mois de l'année, la stabilité entre deux années ainsi que les avantages matériels de la technique d'échantillonnage, font de cette faune un groupe facile à étudier d'un point de vue pratique.

Différentes caractéristiques peuvent rendre difficiles les déterminations des espèces à l'œil : elles sont petites (< 5mm), leurs habitus sont parfois proches et leurs longévités importantes induisent la présence d'individus abimés, ne portant plus les soies qui permettent ou facilitent la détermination. Tous ces éléments rendent ce groupe relativement difficile à déterminer sans dissection et des doutes peuvent subsister sur certaines femelles abimées. Avec les travaux de Stüben et Astrin (Stüben, 2015), les articles scientifiques de Buse (2012) et Horák et al. (2013), l'intérêt porté à ces espèces augmente ces dernières années. Ainsi les outils de détermination sont accessibles et l'étude de ces espèces devient de plus en plus facile à aborder.

13.2.2 Connaissances des espèces individuellement : un groupe diversifié

Acalles fallax, *A. camelus*, *Mitoplinthus caliginosus* et *Sciaphilus costulatus* n'ont été échantillonnés que dans les Hêtraies-sapinières de montagnes dans les Pyrénées. Aucun impact de l'exploitation n'a pu être mis en évidence pour les trois dernières espèces dans ce contexte. L'importante variabilité de présence de ces espèces entre les différentes vallées

amène à émettre l'hypothèse que ces espèces pourraient être particulièrement sensibles aux impacts anthropiques importants anciens et à grande échelle.

Acalles misellus est l'espèce de *Cryptorhynchinae* la plus abondante en Midi-Pyrénées, région qui se trouve au centre de son aire de répartition connue. Elle est présente dans toutes les expériences réalisées, du Tarn aux montagnes pyrénéennes en passant par les forêts fragmentées des Coteaux de Gascogne. L'habitat de l'adulte semble être les accumulations de litière. Elle est liée à la connectivité du paysage actuel et peut utiliser les haies dans ses déplacements.

Dienrella clathrata est présente dans la plupart des forêts de plaine de Midi-Pyrénées. L'adulte semble vivre dans la matière ligneuse en décomposition. Sur l'ensemble de l'étude, il n'y a que très peu de forêts où elle n'a pas été capturée et lorsqu'elle est présente, elle est particulièrement abondante par rapport aux autres coléoptères saproxyliques aptères. Dans les Coteaux de Gascogne, particulièrement anthropisés, elle est apparue absente des paysages très faiblement boisés en 1850. Cette étude a montré le potentiel bio-indicateur de cette espèce pour les taux de boisement en 1850 à 1000m (INDVAL=72,6% ***) L'expérience réalisée dans le nord du Tarn a permis de montrer que cette espèce est capable, au moins, d'aller dans les haies.

Anchonidium unguiculare est présent en forêt de plaine, sur l'ensemble de Midi-Pyrénées. Cette espèce est une des rares espèces présente dans les paysages fragmentés des Coteaux de Gascogne et, dans ce contexte, elle est apparue liée au taux de boisement ancien à 500m. Cette espèce est capable de traverser tous les types de haies échantillonnées autour de la forêt de Grésigne.

Langelandia anophtalma est présent dans toutes les expériences menées en plaine, mais avec une très faible abondance. En Grésigne, cette espèce semble liée aux arbres matures. Pourtant, elle a été capturée en milieux très anthropisés tels que les caves (Orousset, 2012). Il convient donc d'émettre d'importantes réserves quant au résultat sur le lien de cette espèce avec les arbres matures (chapitre 8). Cette espèce est connue pour être présente davantage dans la rhizosphère et remonterait dans la litière en fonction des conditions

d'humidité de ces deux milieux. Il est ainsi fortement possible que le protocole d'échantillonnage par tamisage de litière ne soit pas adapté à cette espèce. Ceci expliquerait l'absence de significativité pour cette espèce dans l'ensemble des expériences (tableau 13.2).

Dasycerus sulcatus a été capturé ponctuellement dans de nombreuses forêts de plaine et de montagne de Midi-Pyrénées, en général en faible abondance. Cette étude n'a pu apporter aucune connaissance sur la biologie de cette espèce. En chasse à vue, on la trouve sous des pièces de bois carié humide où elle semble liée aux amas fongiques resupinés (Brustel, com. pers.) Dans les montagnes Pyrénéennes, cette espèce est apparue fortement dépendante de la vallée.

Aparopion chevrolati n'a été capturé que dans les forêts du nord du Tarn. Cette espèce est abondante en Grésigne et présente dans quelques forêts dans les alentours. En Grésigne, elle est apparue plus abondante au pied d'arbres ayant du bois mort dans le houppier.

Coloracalles humerosus est une espèce assez abondante en Midi-Pyrénées, espace qui se trouve en limite Nord de son aire de répartition connue. Elle est présente dans la moitié nord-est de Midi-Pyrénées, elle est absente des Coteaux de Gascogne aux Pyrénées. Cette espèce est plus abondante à proximité de bois mort de petit diamètre et l'expérience réalisée dans le Tarn a montré qu'elle est capable d'aller dans les haies. Dans les zones où elle est présente, elle l'est en abondance et aucun facteur relevé n'a permis d'expliquer sa répartition.

Kyklloacalles navieresi, *Onyxacalles luigiioni* et *Ruteria hypocrita* sont des espèces peu présentes en Midi-Pyrénées. Cette étude n'a pas permis d'apporter de connaissances sur leurs traits de vie ou leurs exigences.

Acalles lemur a été trouvé en abondance en forêt domaniale de Grésigne, en limite Est de son aire de répartition connue. Cette espèce est absente des forêts jeunes pourtant connectées à la forêt de Grésigne. Elle est apparue liée aux arbres matures et présente

une capacité de déplacement semblable à *Acalles misellus*, espèce abondante dans tout Midi-Pyrénées.

Acalles pulchellus et *A.ptinoides* font partie des espèces les plus rares, car elles n'ont été inventoriées que ponctuellement en forêt de Grésigne et aucune connaissance n'a pu être apportée sur leurs traits de vie.

Les coléoptères saproxyliques aptères sont ainsi apparus comme un groupe d'espèces très diversifié. Certaines espèces, comme *Dienerella clathrata* ou *Acalles misellus*, sont largement présentes dans toute la région étudiée, même dans les paysages très anthropisés ; tandis que d'autres ne sont présentes que dans les forêts particulièrement peu marquées par l'Homme, comme *Acalles pulchellus* et *A. ptinoides*.

13.2.3 Perspectives

Cette thèse a permis d'apporter des connaissances sur la biologie d'espèces jusqu'alors peu connues. Pourtant, d'importantes lacunes sur ces aspects subsistent et mériteraient d'être approfondies.

La mise en émergence de branches en 2014 et 2015 n'a malheureusement apporté pratiquement aucune connaissance sur les habitats larvaires. Or cet aspect est essentiel car il pourrait éventuellement permettre d'expliquer les différences de répartition des espèces. Il est possible que les larves des espèces les moins répandues telles qu'*Acalles lemur*, *A. pulchellus*, *A. ptinoides*, *Onyxacalles luigiioni* et *Ruteria hypocrita* se développent dans des habitats plus rares que les autres espèces, telles que des pièces de bois de taille plus importante. De nombreuses espèces saproxyliques sont considérées comme rares en raison de la rareté de l'habitat ou de la ressource de la larve, comme par exemple certains mycetophages oligophages sur polypores des gros bois cariés. Il est fort probable que certaines espèces de ce groupe subissent la même contrainte. Cette lacune de connaissances est la plus pénalisante pour l'étude de ces espèces.

Les habitats des larves pourraient être approchés par une expérience de mise en émergence de branches présentant plus de variabilité que celle réalisée durant la thèse. La source de nourriture de la larve pourrait ensuite être étudiée, comme celle des adultes,

Tableau 13.1 – Synthèse des apports de connaissances et hypothèses de la thèse sur les aspects de biologie

	Biologie			
	Répartition en Midi-Pyrénées	Phénologie	Habitat adulte	Vitesse de déplacement
Chapitre associé	/	7	8	6
<i>Mitoplinthus caliginosus</i>		/	/	/
<i>Sciaphilus costulatus</i>		/	/	/
<i>Acalles fallax</i>	Pyrénées	/	/	/
<i>Acalles camelus</i>		/	/	/
<i>Acalles misellus</i>	Abondant (plaine et montagne)	Présents dans la litière toute l'année	Matière ligneuse	2,81 m.h-1
<i>Dienerella clathrata</i>	Abondant en plaine			/
<i>Anchonidium unguiculare</i>	Assez abondant en plaine		en décomposition	/
<i>Langelandia anophthalma</i>	Peu abondants en plaine		(Arbres matures)?	/
<i>Dasycerus sulcatus</i>			/	/
<i>Aparopion chevrolati</i>	Abondants en Grésigne et ses alentours		Arbres matures	/
<i>Coloracalles humerosus</i>			Matière ligneuse en décomposition	0,99 m.h-1
<i>Kykliaacalles navieresi</i>	Disseminés		ns	/
<i>Onyxacalles luigionii</i>	Rares en plaine		ns	/
<i>Ruteria hypocrita</i>			ns	/
<i>Acalles lemur</i>			Arbres matures	2,98 m.h-1
<i>Acalles pulchellus</i>	Uniquement en Grésigne		ns	/
<i>Acalles ptinoides</i>			ns	/

Légende : / : espèce absente de l'expérience, ns : résultats non significatifs, 0 : absence d'impact; + : impact significatif; ++ : fort impact significatif; ? : hypothèse émise

Tableau 13.2 – Synthèse des apports de connaissances et hypothèses de la thèse sur les aspects d'impact anthropique

	Impact anthropique			Dispersion	
	Exploitation forestière	Taux de boisement actuel	Taux de boisement ancien	A grande échelle	Haie
Chapitre associé	9	10		/	11
<i>Mitophilinus caliginosus</i>	0	/	/	+?	/
<i>Sciaphilus costulatus</i>	0	/	/	+?	/
<i>Acalles fallax</i>	ns	/	/	+?	/
<i>Acalles camelus</i>	ns	/	/	+?	/
<i>Acalles misellus</i>	0	++	+	0/+?	+
<i>Dienerella clathrata</i>	/	ns	++	0/+?	+
<i>Anchonidium unguiculare</i>	/	ns	+	0/+?	+
<i>Langelandia anophtalma</i>	/	ns	ns	ns	+
<i>Dasycerus sulcatus</i>	/	/	/	/	+
<i>Aparopion chevrolati</i>	/	/	/	/	+
<i>Coloracalles humerosus</i>	/	/	/	/	+
<i>Kykliaoacalles navieresi</i>	/	/	/	/	/
<i>Onyxacalles luigionii</i>	/	/	/	/	/
<i>Ruteria hypocrita</i>	/	/	/	/	/
<i>Acalles lemur</i>	/	/	/	/	/
<i>Acalles pulchellus</i>	/	/	/	/	/
<i>Acalles ptinoides</i>	/	/	/	/	/

Légende : / : espèce absente de l'expérience, ns : résultats non significatifs, 0 : absence d'impact; + : impact significatif; ++ : fort impact significatif; ? : hypothèse émise

par l'analyse des contenus stomacaux (Dodelin et al., 2005). Cette technique a été peu utilisée chez les coléoptères saproxyliques, mais paraît pourtant bien adaptée dans notre cas. En effet, la dissection des adultes des espèces étudiées nous a permis de constater la présence d'un tube digestif délimité et contenant de la matière.

Des hypothèses sur l'habitat des adultes ont pu être émises au chapitre 8. Or, les connaissances de spécialistes de ces espèces (P.Stuben, comm.pers.) et la capture de ces espèces au piège vitre, montrent qu'elles montent dans les arbres. Il serait intéressant d'investiguer sur cette thématique pour comprendre le(s) objectif(s) de ces déplacements : est-ce pour la reproduction ? pour la nourriture ? pour la recherche de certaines conditions climatiques ?

Un aspect très complexe n'a pas pu être abordé dans cette thèse : celui des cortèges. Quelles sont les relations coenotiques ? comment les cortèges sont-ils régulés ?

13.3 Assemblages d'espèces et impacts anthropiques

13.3.1 Contexte de montagne

Etude réalisée dans les Alpes

Cette étude a été réalisée en partenariat avec une équipe d'IRSTEA, principalement avec Philippe Janssen, Marc Fuhr et Christophe Bouget. Le paragraphe qui suit est un résumé détaillé de l'article Janssen P., Cateau E., Fuhr M., Nusillard B., Brustel H. et Bouget C, Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation ? A case study in montane mixed forests ; soumis à *Oecologia* manuscrit en annexe D

L'objectif de cette étude est de comparer la réponse des espèces ailées et aptères aux limitations de ressource (maturité) et de continuité temporelle (ancienneté). Deux hypothèses sont émises et testées :

- la richesse et l'abondance des espèces à dispersion limitée augmentent avec l'ancienneté de la forêt et les forêts récentes proches de forêts anciennes sont plus riches que celles qui sont éloignées ;
- la richesse et l'abondance des espèces associées aux attributs de maturité sont positivement corrélées et la qualité et la quantité de bois mort sont les paramètres explicatifs de la répartition de la biodiversité.

Matériels et méthodes Cette étude a été réalisée dans les pré-Alpes Françaises, dans les massifs du Vercors, de la Chartreuse et des Bauges. Ces contextes présentent une bonne continuité spatiale, avec un taux de boisement de l'ordre de 63% sur l'ensemble de la région. Les forêts sont essentiellement des hêtraies-sapinières.

Quarante forêts ont été échantillonnées suivant un plan d'échantillonnage stratifié croisant maturité et ancienneté. Ainsi, dix forêts anciennes adultes, dix anciennes matures, dix récentes adultes et dix récentes matures ont été échantillonnées. Cet échantillonnage a été réalisé d'une part avec trois pièges-vitres par forêt et d'autre part par le tamisage de six litres de litière par forêt. Les variables décrivant le peuplement ont été mesurées dans des placettes circulaires de 20m de rayons, afin de déterminer : la diversité des classes de diamètre de bois vivant, le nombre de bois vivant à l'hectare, le nombre de très gros bois,

le volume de bois mort debout, le volume de bois mort au sol, la diversité des types de bois mort (essence, classe de diamètre, classe de décomposition) et la diversité des dendromicrohabitats. A l'échelle du paysage, les proportions de forêts, de hêtraies-sapinières et de forêts anciennes ont été calculées dans un rayon de 500m autour de la forêt. A titre informatif, notons que les taux de boisement actuel autour des forêts sont en moyenne de 90,2% ($\pm 10,4$) et que les taux de boisements anciens sont de 62,7% ($\pm 30,6$). La configuration du paysage a été évaluée grâce : au ratio périmètre/surface de la forêt et à la distance à la lisière la plus proche.

Les richesses et abondances de différents groupes d'espèces (aillés vs aptères et associées aux bois mort vs associées aux dendromicrohabitats) ont été testées en fonction de l'ancienneté et de la maturité des forêts. Ceci a été réalisé grâce à des T-tests. Trente modèles statistiques ont été réalisés. Ceux-ci visent à étudier le lien entre les variables environnementales et i/ la richesse spécifique et ii/ l'abondance des coléoptères saproxyliques. Dix de ces modèles ne prennent en compte que les variables liées à la continuité temporelle, dix uniquement les variables liées à la maturité et dix autres prennent en compte les deux catégories de variables.

Résultats Au total, 309 espèces de coléoptères saproxyliques ont été échantillonnées, réparties dans 53 familles. Parmi ces espèces, 16 sont aptères (tableau 13.3).

Aucune différence significative de richesse ou d'abondance pour aucun des groupes n'a pu être démontrée en fonction de l'ancienneté de la forêt. En revanche, en fonction de la maturité, des différences significatives existent pour l'abondance et la richesse pour les coléoptères ailés, associés au bois mort et aux dendromicrohabitats. Les modèles linéaires généralisés sont cohérents avec ces résultats : les abondances et richesses spécifiques des espèces ailées, associées au bois mort et aux dendromicrohabitats sont principalement expliquées par les variables de maturité (diversité des types de bois mort et nombre de gros bois mort au sol) et faiblement par la proportion de hêtraies-sapinières dans les 500m.

Discussion Pour les trois groupes d'espèces i/ ailées, ii/ associés au bois mort et iii/ associés aux dendromicrohabitats, la seconde hypothèse est donc validée : l'abondance et la richesse spécifique de ces groupes sont liées à la maturité des forêts.

Tableau 13.3 – Proportions des peuplements inventoriés dans les Alpes où les espèces ont été échantillonnées

Massif	Chartreuse	Bauges	Vercors
<i>Acalles aubei</i>	61,1%	53,3%	42,9%
<i>Acalles camelus</i>	38,9%	13,3%	28,6%
<i>Acalles lemur</i>	5,6%		
<i>Acalles micros</i>	38,9%	33,3%	
<i>Acalles temperei</i>	50,0%	33,3%	14,3%
<i>Cotaster cuneipennis</i>	16,7%	46,7%	
<i>Cotaster uncipes</i>			71,4%
<i>Dasycerus sulcatus</i>	66,7%	53,3%	14,3%
<i>Dienerella vincenti</i>	50,0%	40,0%	42,9%
<i>Kyklioacalles navieresi</i>	88,9%	93,3%	71,4%
<i>Ruteria hypocrita</i>	11,1%	20,0%	
<i>Sphaerosoma globosum</i>		40,0%	
<i>Sphaerosoma pilosum</i>	33,3%	53,3%	42,9%
<i>Sphaerosoma quercus</i>	88,9%	86,7%	85,7%
<i>Sphaerosoma reitteri</i>			14,3%
<i>Trachodes hispidus</i>	11,1%		
Richesse spécifique	13	12	10

Contrairement à la première hypothèse, l'ancienneté de la forêt n'est apparue déterminante pour aucun des groupes étudiés. Dans un contexte fortement boisé (63% du paysage), l'importante connectivité spatiale pourrait expliquer la rapide colonisation d'espaces nouvellement boisés.

Contrairement aux autres groupes, l'abondance et la richesse spécifique des coléoptères saproxyliques aptères n'ont pas pu être expliquées par les variables relevées. Contrairement aux résultats obtenus dans le paysage très fragmenté des Coteaux de Gascogne, les espèces aptères sont apparues déterminées ni par les taux de boisement actuel et ni par les anciens. Or les contextes entre ces deux expériences sont très différents et complémentaires : les Alpes sont et étaient beaucoup plus boisées que les Coteaux de Gascogne (de l'ordre de plus de 90% contre 20%). Ceci laisse à penser que les espèces aptères pourraient être très impactées par d'importantes pertes d'habitats, mais supporteraient relativement bien une faible déforestation. Cette hypothèse est cohérente avec leur mobilité dans le paysage montrée aux chapitres 10 et 11.

L'étude de la répartition des espèces individuellement dans ce contexte Alpin pourrait permettre d'affiner les résultats précédents. En effet, il est possible que la variabilité d'exigences et de comportement qui caractérise le groupe étudié, amène l'étude de la ri-

chasse spécifique ou l'abondance à être biaisée par la possible *compensation* des exigences et/ou comportements.

13.3.2 Synthèse des études menées dans les Alpes et dans les Pyrénées : Absence de lien fort avec la maturité

Malgré le fait que les espèces étudiées soient différentes, les mêmes conclusions ont pu être tirées dans les Alpes et dans les Pyrénées : les espèces ne semblent pas impactées par l'exploitation forestière récente.

Plusieurs de ces espèces ont été obtenues d'émergence de branche (Galibert, 1932) non qualifiée de "grosse" par l'auteur. Il est ainsi possible que les rémanents (normalement laissés après l'exploitation sylvicole actuelle ou provenant de l'élagage naturel) constituent une ressource suffisante pour ces espèces, y compris dans les peuplements jeunes. Le stock de ressource disponible serait ainsi relativement constant tout au long de la vie du peuplement.

Avec une richesse spécifique totale de 16 espèces (tableau 13.3), les sites situés dans les Alpes apparaissent bien plus riches en coléoptères saproxyliques aptères que les surfaces équivalentes de Midi-Pyrénées inventoriées. En effet, seules 7 espèces ont pu être échantillonnées dans les Pyrénées, 7 aux alentours de Grésigne et 4 dans les Coteaux de Gascogne. Ceci confirme l'intérêt national majeur de ces zones pour leur richesse en espèce saproxylique, ce qui avait déjà été montrée pour les espèces ailées en Chartreuse et dans le Vercors (Brustel, 2004).

13.3.3 Contexte de plaine : un gradient de richesse spécifique

Trois contextes paysagers : la forêt de Grésigne, ses alentours et les Coteaux de Gascogne

Cette thèse a été menée de façon à comparer la faune de trois territoires de plaine présentant une anthropisation croissante : la forêt de Grésigne, ses alentours et les Coteaux de Gascogne. Pour la comparaison de la faune de ces milieux, les espèces jugées trop rarement échantillonnées et qui avaient été exclues des jeux de données dans les analyses précédentes (chapitre 7, 10 et 11), sont, là encore, exclues du pool d'espèces. Ceci concerne : *Onyxacalles luigionii* et *Acalles pulchellus* pour la Grésigne, *Sphaerosoma pilo-*

sum pour les alentours de Grésigne et *Dasycerus sulcatus* pour les Coteaux de Gascogne. Sur les 11 espèces qui constituent le pool d'espèces de la forêt de Grésigne, seules 7 sont présentes dans ses alentours, et parmi ces dernières seules 4 constituent le pool d'espèces des Coteaux de Gascogne (figure 13.1). L'étude de ces trois contextes montre ainsi une tendance : l'anthropisation à l'échelle du paysage semble entraîner une diminution de la richesse en coléoptères saproxyliques aptères.

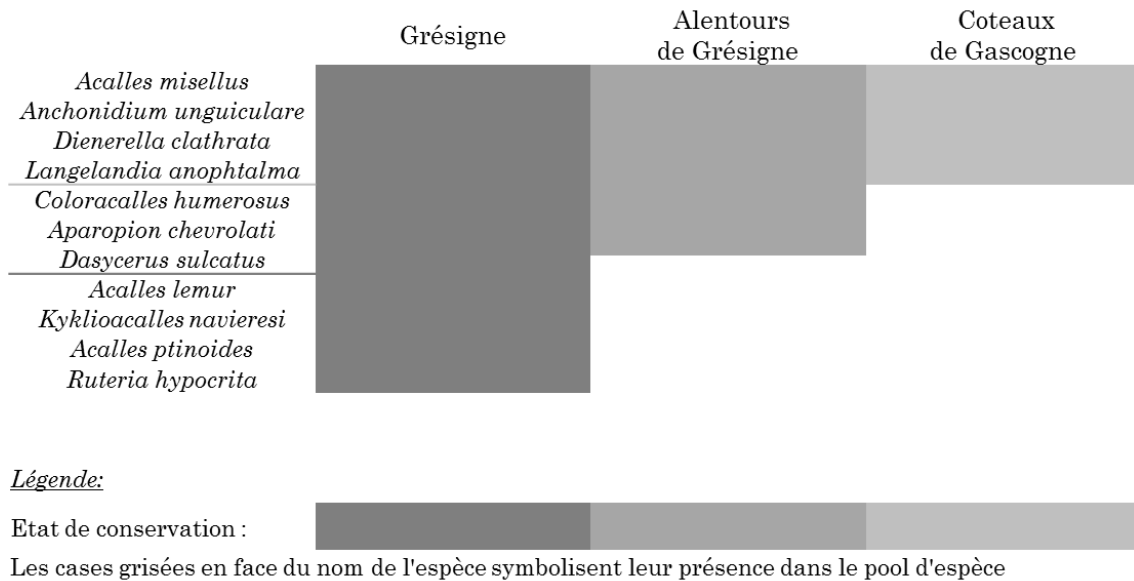


FIGURE 13.1 – Synthèse des pools d'espèces dans les différents contextes de perturbation anthropique

Cette tendance demeure, bien évidemment, à confirmer par l'échantillonnage d'autres paysages.

Importante différence de richesse spécifique entre Grésigne et ses alentours

La proximité géographique de Grésigne et des zones échantillonnées dans l'expérience des haies (chapitre 11) rend particulièrement intéressante la comparaison de leur faune. Les alentours de la forêt de Grésigne étant fortement boisés (59,86% et 60,48%), il existe une bonne continuité spatiale entre ladite forêt et les zones de Rousayrolles et Puycelsi (la vallée de l'Aveyron séparant la forêt et la zone de Barganelles) (Carte 11.1, page 131). Trois principales différences, liées à l'anthropisation, sont perceptibles entre la forêt de Grésigne et ses alentours :

- la surface : la forêt de Grésigne est constituée de plus de 3000ha de bois continus

tandis que les alentours sont morcelés par l'agriculture.

- la maturité : les peuplements de Saint Clément et Montoulieux échantillonnés dans la forêt de Grésigne ont un degré de maturité élevé tandis que les forêts des alentours sont relativement jeunes et pauvres en gros bois et en bois mort.
- des différences de surface et de maturité résulte une différence de microclimat.

Sur les onze espèces qui constituent le pool d'espèces de Grésigne, quatre sont absentes des forêts aux alentours, qui se trouvent parfois à moins de 3 kilomètres de distance et séparées par des espaces fortement boisés.

Il est impossible d'affirmer avec certitude si la différence de surface, de maturité, de microclimat ou une combinaison de ces paramètres, est à l'origine de cette différence de répartition. Cependant, l'importante continuité de boisement entre la forêt et les zones étudiées ainsi que le régime saproxylique des espèces, peut laisser penser que la maturité (avec ou sans le microclimat qu'elle induit) pourrait être un facteur plus déterminant que la surface pour ces quatre espèces.

13.3.4 Perspective : potentialité d'indicateurs des coléoptères saproxyliques aptères

Indicateurs de l'état de conservation des paysages

Les résultats de cette étude ont montré que i/certaines espèces sont apparues présentes uniquement dans les forêts et les paysages les moins anthropisés (notamment *Acalles lemur*, *A. pulchellus*, *A. ptinoides* et *Ruteria hypocrita*) et ii/ la richesse spécifique semble inversement corrélée à l'anthropisation. Ceci laisse penser que ces espèces pourraient être indicatrices de l'état de conservation des milieux naturels, comme cela avait été affirmé par Buse (2012) et Horák et al. (2013).

L'état de conservation actuel des forêts est aujourd'hui mesurable grâce à différents outils. Des mesures indirectes sont possibles grâce à des outils de notations tels que l'IBP (Larrieu et Gonin, 2008), l'indice de naturalité (Rossi et al., 2014) qui mettent en avant les peuplements et les forêts les mieux gérés et/ou conservés. Leurs mises en œuvre est simple et rapide et ils constituent d'excellents outils pédagogiques. A l'heure actuelle, ils sont composés de différents facteurs à évaluer pour attribuer la note finale. Ces facteurs repré-

sentent l'intégralité des qualités des écosystèmes forestiers actuellement connues (Vallauri et al., 2015). Ils décrivent donc l'état actuel des forêts, voire des paysages si plusieurs forêts proches sont évaluées. Ils prennent en compte l'aspect historique uniquement via la carte de l'état major, car c'est le seul outil disponible pour cela. Pour bien évaluer l'état de conservation des forêts et des paysages, il faudrait, dans l'idéal, rassembler l'ensemble des archives disponibles (actes notariés, aménagements etc). Ceci permettrait de connaître avec précision l'histoire des pratiques sylvicole et pastorale qui ont eu lieu dans la ou les différentes forêts, et donc sur le territoire. Or ceci est particulièrement chronophage et les informations ne sont pas toujours disponibles.

C'est sur ce point que les espèces étudiées pourraient être utilisées. Comme nous avons pu le constater avec *Dienerella clathrata*, les espèces étudiées sont sensibles et peuvent être indicatrices de certains impacts anthropiques passés. Ceci justifie ainsi de continuer à améliorer les connaissances des impacts anthropiques passés sur les arthropodes saproxyliques aptères (tels que le pâturage, les déforestations importantes). Si les espèces, ou la diversité d'espèces, s'avéraient sensibles à ces impacts sur des territoires dont l'histoire est connue, il serait alors possible de faire de ces espèces des bio-indicateurs des impacts humains passés, là où l'information n'est pas disponible.

Dans le cas où les espèces seraient indicatrices d'impacts anthropiques, la paleo-entomologie pourrait permettre de retracer avec précision l'histoire des paysages et remonter très loin dans le temps.

Indicateurs de la diversité en coléoptères saproxyliques ailés

Les coléoptères saproxyliques sont un groupe vaste (3000 espèces en France). Leur inventaire exhaustif est long, difficile et coûteux, car il nécessite différents pièges et beaucoup d'expertises. Ce type d'inventaire n'a été réalisé, à notre connaissance, que dans quelques grandes forêts emblématiques (Rambouillet, Fontainebleau, Grésigne, la Massane). Il serait intéressant de comparer la richesse en coléoptères saproxyliques ailés et aptères pour voir s'il existe une corrélation entre ces deux groupes.

La relative simplicité de mise en œuvre (en terme de temps et de coût) de la méthode d'étude de la mésofaune aptères des litières forestières est un atout. Si les richesses des faunes ailées et aptères sont effectivement corrélées, il sera alors beaucoup plus facile et accessible d'estimer la richesse spécifique d'un territoire, tel que les réserves naturelles,

ZNIEFF, etc. Ce type d'information pourra aider la mise en place de mesures ou la sélection de sites prioritaires (cœurs de parcs, réserves biologiques intégrales, etc), notamment dans le cadre des politiques publiques telles que la SCAP, le SRCE, voire pour éclairer des initiatives associatives (comme l'identification des sites à maîtriser par les CEN)

13.4 Aptérisme et capacité de dispersion

13.4.1 Différents caractères des espèces améliorent ou limitent les capacités de dispersion des espèces aptères

Une des hypothèses de ce travail était que l'aptérisme est un frein à la dispersion. Or certaines espèces sont apparues très largement présentes dans les forêts, même récentes, de Midi-Pyrénées et assez mobiles dans le paysage ; tandis que d'autres n'ont été capturées que de manière très ponctuelle. Ceci amène à moduler l'hypothèse de départ : toutes les espèces aptères ne semblent pas avoir la même capacité de dispersion. Malgré le frein morphologique de l'aptérisme, les espèces étudiées présentent certaines caractéristiques qui assurent, et/ou limitent selon les cas, leur mobilité dans les paysages :

- la longue durée de vie des adultes (au moins égale à un an) que possèdent la plupart des espèces étudiées est un élément important pour expliquer une plus grande dispersion. A défaut d'aller vite, les coléoptères saproxyliques aptères peuvent aller longtemps, ce qui constitue une stratégie d'adaptation (Bonte et al., 2012) ;
- une diversité d'exigences trophiques pourrait expliquer la diversité de répartition des espèces dans les paysages. Il est probable que les espèces largement présentes dans des forêts fortement anthropisées, trouvent les ressources qui leurs sont nécessaires tandis que les espèces peu répandues en Midi-Pyrénées nécessiteraient un type de ressources, ou d'habitats, détruit(s) par l'Homme. Cette hypothèse laisse penser que, pour des espèces longévives, l'absence de ressource ou d'habitat serait un frein à la dispersion supérieure à l'aptérisme ;
- si leurs exigences trophiques sont proches, il est possible que la diversité de répartition soit liée à une différence dans leurs activités et comportements de déplacement. Des espèces supportant bien la proximité des milieux ouverts seraient ainsi davantage susceptibles de se disperser dans des paysages fragmentés, par exemple par l'intermédiaire des éléments boisés du paysages. La présence marquée dans les haies de ces espèces, pourtant forestières, témoigne d'une certaine euryécie.
- certaines espèces comme *Acalles lemur* se trouvent en limite de l'aire de répartition connue. Ce facteur est certainement limitant dans la colonisation de nouveaux mi-

lieux et il est possible que ces espèces ne soient plus présentes que dans les milieux qui leur sont très favorables, notamment par un microclimat particulier.

Une meilleure connaissance de la biologie des espèces permettrait de vérifier les différentes hypothèses ainsi émises.

13.4.2 Une mobilité dans le paysage mais une fragmentation d'aire et un endémisme marqué

L'importance du taux de boisement et la présence des espèces dans les haies, montrent la capacité, voire la nécessité, de certaines d'entre elles à être mobiles dans le paysage. Pourtant, les échantillonnages menés et les aires de répartition connues laissent penser que les espèces aptères présentent des aires localement fragmentées plus importantes que les espèces ailées.

Les expériences ont été menées dans quatre grands sites d'étude : Grésigne, ses alentours, les Coteaux de Gascogne et Pyrénées. Dans les trois derniers cas, trois zones géographiques ont été échantillonnées et étaient comparables : aux alentours de Grésigne : Barganelles, Puyscelsi et Roussayrolles ; dans les Coteaux de Gascogne : Saint-Lys, Lombez et Aurignac ; et dans les Montagnes Pyrénéennes : Vallée d'Aure, du Biros et de la Garonne (chapitre 9 à 11). Dans chacune de ces trois expériences, une hétérogénéité plus ou moins forte de répartition des espèces a pu être observée entre les différentes zones. Dans deux de ces expériences (alentours de Grésigne et montagnes Pyrénéennes), ces zones sont apparues comme le facteur expliquant le mieux, voire le seul, la répartition des espèces. L'ensemble de ces expériences montre que les espèces sont marquées par des aires fragmentées. Ceci est difficile à expliquer et a très certainement une origine multifactorielle, c'est pourquoi seule une hypothèse sera formulée ici. Nous pensons qu'il est possible que l'impact de l'Homme dans le passé sur ces territoires pourrait en être, tout ou partie, la cause.

La comparaison des distributions biogéographiques des coléoptères saproxyliques ailés et aptères montre que ces derniers ont, en général, une aire de répartition plus petite que les ailés, donc un plus grand endémisme. Par exemple *Acalles misellus*, qui est l'espèce de *Cryptorhynchinae* la plus abondante de l'étude, a une aire de répartition bien

plus restreinte que celle de *Lucanus cervus*, qui est l'espèce la plus abondante en France (selon la base de données SAPROX (Horellou, comm.pers.) (figure 13.2). Notons que le peu d'intérêt qu'ont suscité les espèces aptères chez les naturalistes et leurs changements taxonomiques récents provoque probablement une sous estimation de leurs aires de répartition par manque d'inventaire.

L'endémisme des espèces considérées traduit peut-être en réalité un retard de colonisation depuis la dernière glaciation, voire des phénomènes de spéciations parapatriques au grès des successions interglaciaires. Un tel retard a en effet été démontré pour les coléoptères aptères non saproxyliques (Baselga et al., 2012).

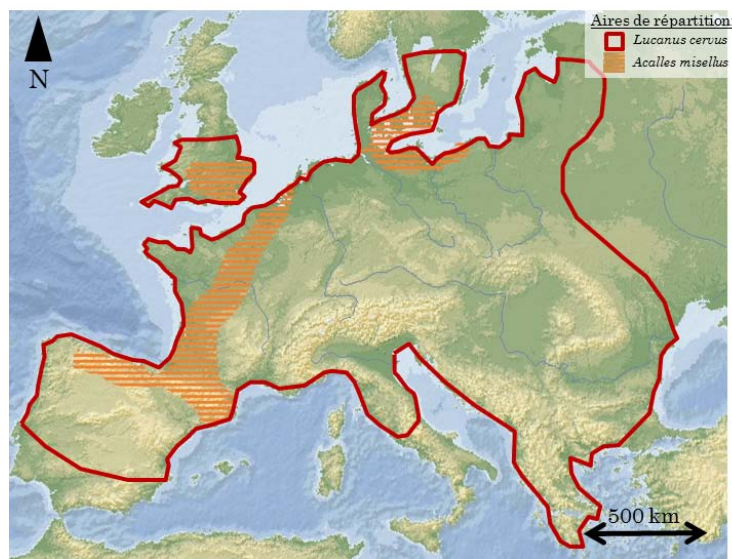


FIGURE 13.2 – Exemples comparés d'aires de répartition de deux coléoptères saproxyliques communs : *Acalles misellus* (aptere, d'après (Stüben, 2015)) et *Lucanus cervus* (ailé, d'après (Harvey et al., 2011))

13.4.3 Perspective : quel rôle a joué la sélection génétique dans le maintien des espèces aptères actuellement présentes ?

Les coléoptères saproxyliques aptères les plus présents aujourd'hui en Midi-Pyrénées semblent vivre longtemps à l'état adulte et être plus ou moins exigeants en terme de ressources, voire plus ou moins euryèces. Ces caractéristiques contrastent avec celles des espèces ailées qui, en général, vivent peu de temps à l'état adulte et nombreuses sont les espèces très exigeantes d'un point de vue de la ressource (Brustel, 2004 ; Dajoz, 1977). Il paraît légitime de se demander le rôle qu'a pu jouer la sélection génétique dans ce groupe

d'espèces. Est-ce que les espèces peu longévives, ayant ainsi une plus faible capacité de dispersion, n'ont pas disparue en raison de la fragmentation des paysages par l'Homme ? Est-ce que la fragmentation est à l'origine de l'euryécie des espèces ?

La paléo-entomologie pourrait permettre de répondre à cette question. Ce type d'étude a déjà été réalisé et a permis de mettre en évidence la présence d'espèces au néolithique ayant aujourd'hui disparu de la région (Andrieu-Ponel et Ponel, 1999).

13.5 Éléments pour des gestions forestière et paysagère adaptées aux coléoptères saproxyliques aptères

13.5.1 Une gestion forestière pour les espèces saproxyliques

Les lacunes de connaissances qui subsistent sur la biologie, en particulier les exigences trophiques, rendent difficiles des préconisations de gestion d'une forêt adaptée particulièrement à ces espèces. Cependant, il existe un lien entre l'état de conservation général de la forêt et la richesse spécifique. Ceci montre qu'une gestion maintenant les principales qualités de l'écosystème forestier, favorise la présence et le maintien des populations de coléoptères saproxyliques aptères. Ainsi des préconisations visant l'ensemble de la biodiversité saproxylique forestière semblent nécessaires et suffisantes pour la conservation des espèces ciblées. Parmi celles-ci, pourront être retenues en priorité :

- La quantité et la qualité de bois mort, au sol et debout (Gossner et al., 2013) ;
- Le maintien de TGB et d'arbres porteurs de dendromicrohabitats (Larrieu et al., 2014) ;
- la taille, la distribution et l'ancienneté du boisement.

13.5.2 Politiques de conservation des espaces naturels : enjeu de la pérennité

Cette étude a montré que les paysages les moins anthropisés sont plus riches en coléoptères saproxyliques aptères et on y trouve des espèces absentes des paysages où l'impact humain est marqué. Dans l'intérêt des espèces plus rares, et donc *a priori* plus menacées, il paraît ainsi important de protéger les espaces riches en biodiversité de l'anthropisation. Pour cela, différents outils peuvent et pourraient être mis en œuvre en fonction du type de forêt notamment.

En forêt publique, de nombreux outils sont aujourd'hui disponibles et des directives nationales fixent des seuils de conservation objectifs (Dubourdieu, 1997 ; ONF, 2009). Pour les forêts de plus de 300ha, il est fixé comme objectif de conserver 3% de la surface en îlots de vieux bois (avec seulement 1% d'îlots de sénescence). Pour les forêts de moins

de 300ha, aucun objectif n'est fixé. Dans l'ensemble des forêts publiques un objectif d'un arbre mort de plus de 35 cm de diamètre et deux arbres portant des dendro-microhabitats par hectare est fixé. Quant au bois mort, aucun seuil n'est fixé, il est simplement demandé de "Conserver du bois mort au sol, de toutes dimensions et de toutes essences (avec toutefois des précautions pour les résineux et dans les zones sensibles aux incendies ou aux abords immédiats des zones très fréquentées par le public), en veillant à en renouveler régulièrement le stock. [...] Laisser en place le vieux bois mort de plus de 2 ans [...] Laisser sur place quelques purges d'abattage et billons défectueux".

Or, l'ensemble de ces seuils, lorsqu'ils existent, paraissent bien insuffisants par rapport à ce que préconise la littérature scientifique. En contexte Européen, les seuils de 4 à 20% de mise en îlots de sénescence sont préconisés (Lachat et Bütler, 2007 ; Larrieu et al., 2011). Dans le contexte Nord-Américain, où les coupes rases de grande surface sont fréquentes, les auteurs préconisent en général un seuil minimal de 15% (Aubry et al., 2009 ; Peterson et Anderson, 2009 ; Rosenvald et Lõhmus, 2008). A l'échelle mondiale, Gustafsson et al. (2012) préconisent un seuil de surface mise en îlots de 5 à 10%. En ce qui concerne le bois mort, le seuil de 20 m³/ha revient fréquemment (Gossner et al., 2013 ; Müller et Bütler, 2010 ; Penttilä et al., 2004). Que ce soit pour la surface de mise en îlots ou le volume de bois mort nécessaire, nous pouvons constater que les objectifs des directives publiques (ONF, 2009) sont bien inférieurs aux préconisations scientifiques sus-citées. D'autre part, il n'existe que très peu de zones en libre évolution en France et même les cœurs de parcs nationaux n'échappent pas aux exploitations forestières.

Au delà des seuils objectifs faibles, le problème de la pérennité des actions mises en place se pose pour les coléoptères saproxyliques aptères. Les espaces ciblés (îlots et arbres "bio") ne sont protégés officiellement que pour la durée de l'aménagement, soit 15-20 ans. Or une inertie temporelle d'au moins 150 ans a été montrée pour des espèces pourtant relativement euryèces telles que *Dienerella clathrata* et *Anchonidium unguiculare* (chapitre 10). Aucun seuil n'a pu être mis en évidence pour les espèces les plus rares, mais il est probable qu'il soit également d'au moins 150 ans. Il paraît ainsi légitime de se poser la question de la pertinence de mesures de protection à si court terme par rapport à l'inertie des espèces considérées. Nous pensons qu'un statut de protection spécial devrait être créé pour permettre la pérennité des dispositifs mis en place.

75% de la surface forestière française est privée (IFN, 2010a), faisant de la forêt privée un enjeu de taille pour la conservation de la biodiversité. La protection de ces écosystèmes ne peut passer que par des mesures incitatives, telles que les certifications (PEFC (PEFC France, 2011) et FSC) dont les critères sont issus de négociations et non de la littérature scientifique (Angelstam et al., 2013). Là encore, le propriétaire est le décisionnaire et peut modifier à chaque plan de gestion, quand il y en a un, les mesures de conservation. La seule mesure de protection effective demeure aujourd’hui l’acquisition foncière et la mise en gestion par des organismes de conservation.

13.5.3 Gestion paysagère : une échelle essentielle

Les caractéristiques des paysages passés et actuels sont apparues essentielles pour les espèces considérées. Cette étude a permis de mettre en lumière différentes exigences et capacités des espèces qui permettent de formuler plusieurs préconisations.

Dans cette étude, l’impact anthropique le plus marqué sur ces espèces est la perte d’habitats dans le paysage. Ainsi, pour conserver au mieux les coléoptères saproxyliques aptères de litière, il paraît essentiel de maintenir un taux de boisements le plus élevé possible. Le seuil critique de 15% de boisement dans le paysage a été mis en évidence pour *Dienerella clathrata*. Cette espèce est une des deux espèces les plus présentes en Midi-Pyrénées, ce qui laisse supposer une certaine adaptabilité aux perturbations anthropiques. Ainsi, même si ce seuil n’a été établi que pour une seule espèce, il apparaît comme une limite importante à ne pas dépasser.

Le chapitre 11 a montré que les espèces sont au moins capables de se déplacer à l’intérieur des haies, quelles que soient leur caractéristiques de longueur, largeur etc. Ceci amène à préconiser de maintenir le plus possible les haies dans les paysages et en créer dès que possible. Ceci n’est pas nouveau en biologie de la conservation ni même pour les agronomes (Pointereau, 2002), mais les résultats présentés ici viennent appuyer les politiques de conservation des haies.

Pour être appliquées correctement, ces préconisations à l’échelle du paysage néces-

sitent, d'une part des directives nationales, mais également la mise en œuvre à l'échelle régionale d'actions concrètes et cohérentes.

13.5.4 Perspectives de recherche pour améliorer la gestion et la conservation des espaces naturels

Approfondir les impacts anthropiques sur les espèces

A l'échelle de la forêt, seul l'impact anthropique lié à l'exploitation forestière a été abordé dans cette étude. Or, par la gestion, l'Homme a bien d'autres impacts sur la biodiversité et les écosystèmes, qui mériteraient d'être approfondis.

Une importante différence entre les coléoptères saproxyliques aptères et ailés est que les premiers sont beaucoup plus liés aux sols que les seconds. L'exploitation forestière par des engins particulièrement lourds peut provoquer des tassements des sols. Ceci ont des conséquences sur une partie de la biodiversité des sols, comme les acariens (Battigelli et al., 2004). Il serait intéressant d'évaluer les conséquences de ces impacts sur les espèces considérées.

Toutes les sylvicultures n'ont pas le même impact sur la biodiversité et certaines sont plus adaptées au maintien, notamment des assemblages de saproxyliques (De Turckheim et Bruciamacchie, 2005). Il serait ainsi intéressant de tester pour les coléoptères saproxyliques aptères quels modes de gestion leur est la plus adaptée.

Certaines espèces se développant dans les branches plus ou moins menues (Hoffmann et al., 1958), la mesure qui consiste à laisser les rémanents d'exploitation en forêt semble adaptée à la conservation de ces espèces. Il serait intéressant de mieux cibler cette composante de bois mort : y-a-t-il un volume minimum ? un diamètre minimum ? où laisser les rémanents après une éclaircie, donc une mise en lumière, importante ?

Rechercher des espèces déterminantes

Depuis ces dernières décennies, des politiques publiques orientées vers la conservation du patrimoine naturel se sont concrétisées et ont notamment plébiscité l'élaboration de listes d'espèces et d'habitats déterminants pour identifier les sites d'intérêt patrimonial. Ces listes de taxons ou syntaxons à statut sont établies à l'échelle locale ou nationale

pour délimiter des zones SCAP (liste nationale), ZNIEFF (listes régionales), SRCE (listes régionales) (INPN, 2015). Les espèces qui forment ces listes ont été jugées déterminantes suivant les connaissances naturalistes et scientifiques disponibles, en fonction de leur rareté (sténoécie, dynamiques et densités des populations, taille de leurs aires de distribution dont l'endémisme). La rareté induit logiquement la nécessité de protection et un fort endémisme induit une responsabilité patrimoniale des gouvernances des territoires concernés et justifie de fait des mesures de protection.

Ainsi les espèces sensibles aux perturbations (donc potentiellement plus rares) et endémiques sont de bonnes candidates pour les listes en questions. Les coléoptères saproxyliques aptères présentent ces deux caractéristiques, mais ne sont que très peu prises en compte dans ces listes. A notre connaissance, la seule liste d'espèces déterminantes ZNIEFF qui prend en compte des coléoptères saproxyliques aptères est celle de la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur (DIREN PACA, 2004). Dans l'annexe de la directive Habitat Faune Flore, la seule espèce de coléoptères saproxyliques aptère présente est *Morimus funereus*, qui n'est pas présente en France (sauf à considérer que cette espèce est en réalité synonyme de *M. asper* (Solano et al., 2013).

Que ce soit à l'échelle régionale, nationale ou européenne, les coléoptères saproxyliques aptères ne figurent donc pas ou très peu dans les listes d'espèces à statuts, malgré leurs caractéristiques d'endémisme et de sensibilité aux perturbations. Continuer à apporter des connaissances sur ces espèces et les faire connaître auprès des politiques publiques paraît essentiel. Les nombreuses actions internationales, nationales ou régionales soutenues par l'UICN (Union Internationale de Conservation de la Nature), avec la multiplication des listes rouges d'espèces menacées existantes ou en chantier, pourraient permettre de mettre en avant les taxons saproxyliques aptères. Ce fut récemment le cas en Italie (Carpaneto et al., 2015), mais pas en Europe (Nieto et Alexander, 2010) où les familles de coléoptères saproxyliques retenues ne concernent pas ou peu d'espèces aptères. Pour la première fois, la liste rouge des coléoptères saproxyliques méditerranéens va permettre d'alerter sur quelques taxons saproxyliques aptères (*Tarphius* spp., *Diodesma* spp. et *Esarcus* spp. par exemple), micro-endémiques et cantonnés à quelques très rares lambeaux forestiers en relatif bon état de conservation (H. Brustel, co-auteur de cette liste en chantier, com. pers.).

Conclusion générale

Cette étude, marquée par son aspect exploratoire et pluridisciplinaire, a permis d'apporter des connaissances sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière et leur utilisation potentielle en écologie des communautés, écologie du paysage et biologie de la conservation. Nous avons supposé que ce groupe d'espèces devait être relativement exigeant d'un point de vue de la ressource et limité par ses capacités de dispersion. Ceci nous a amené à émettre l'hypothèse que les perturbations anthropiques de la maturité du peuplement, de l'ancienneté de la forêt, voire de la composition du paysage, impactent significativement la répartition des espèces. Il s'est avéré que ni l'ancienneté des forêts et ni la maturité des peuplements ne semble impacter les espèces directement. Des nuances ont été apportées en discussion. La composition du paysage semble en revanche expliquer la répartition des coléoptères saproxyliques aptères étudiés.

Différents résultats étonnants, mais intéressants, ont pu être mis en avant. Parmi les espèces étudiées, certaines semblent mobiles dans les paysages et relativement euryèces. D'autres en revanche n'ont pu être échantillonnées que dans les plus hauts lieux de biodiversité de la région Midi-Pyrénées et des Alpes. Cette diversité de répartition qui semble corrélée à l'anthropisation montre l'intérêt de l'étude de ce groupe taxonomique. A des fins de recherches scientifiques, ces espèces constituent un modèle biologique intéressant pour étudier les stratégies d'adaptation à la fragmentation et modéliser la dispersion d'espèces morphologiquement peu adaptées au déplacement. A des fins de conservation et de gestion des milieux naturels, l'intérêt de ces espèces en tant qu'indicateurs des impacts passés a déjà commencé à se dessiner. Approfondir cette thématique pourrait simplifier l'approche de l'histoire des paysages, voire de la biodiversité saproxylique, qui sont des éléments essentiels pour une gestion et une protection pertinente des milieux naturels, en particulier forestiers.

Bibliographie

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *Autom. Control. IEEE Trans.*, 19(6) :716 – 723.
- Andrieu-Ponel, V. & Ponel, P. (1999). Human impact on Mediterranean wetland Coleoptera : An historical perspective at Touvres (Var, France). *Biodivers. Conserv.*, 8(3) :391–407.
- Angelstam, P., Roberge, J. M., Axelsson, R., Elbakidze, M., Bergman, K. O., Dahlberg, A., Degerman, E., Eggers, S., Esseen, P. A., Hjältén, J., Johansson, T., Müller, J., Paltto, H., Snäll, T., Soloviy, I., & Törnblom, J. (2013). Evidence-based knowledge versus negotiated indicators for assessment of ecological sustainability : The swedish forest stewardship council standard as a case study. *Ambio*, 42(2) :229–240.
- Archaux, F., Bergès, L., Dupouey, J.-l., Sevrin, E., & Barres, D. (2014). Dispersion et persistance de la biodiversité dans la trame forestière (DISTRAFOR) - Rapport final. Technical report.
- Arnaud, P. & Emig, C. (1986). La population, unité fonctionnelle de la biocoenose. In *Biol. des Popul.*, Lyon.
- Assmann, T. (1999). The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodivers. Conserv.*, 8 :1499–1517.
- Astrin, J. J. & Stüben, P. E. (2008). Phylogeny in cryptic weevils : molecules, morphology and new genera of western Palaearctic Cryptorhynchinae (Coleoptera :Curculionidae). *Invertebr. Syst.*, 22(5) :503–522.
- Aubry, K. B., Halpern, C. B., & Peterson, C. E. (2009). Variable-retention harvests in the Pacific Northwest : A review of short-term findings from the DEMO study. *For. Ecol. Manage.*, 258(4) :398–408.
- Baeten, L., Verstraeten, G., De Frenne, P., Vanhellemont, M., Wuyts, K., Hermy, M., & Verheyen, K. (2011). Former land use affects the nitrogen and phosphorus concentrations and biomass of forest herbs. *Plant Ecol.*, 212 :901–909.
- Baguette, M. (2004). The classical metapopulation theory and the real, natural world : a critical appraisal. *Basic Appl. Ecol.*, 5(3) :213–224.
- Baguette, M. & Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior : Functional grain as a key determinant for dispersal. *Landsc. Ecol.*, 22 :1117–1129.
- Ball, D. & Stevens, P. (1981). The role of 'ancient' woodlands in conserving 'undisturbed' soils in Britain. *Biol. Conserv.*, 19 :163–176.
- Barbier, Y., Rasmon, P., Dufrière, M., & Sibert, J.-M. (2014). DATA FAUNA-FLORA.
- Barthélémy, D. & Caraglio, Y. (2007). Plant architecture : a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.*, 99 :375–407.
- Barthod, C. (1997). La protection des forêts dans la politiques forestière française. Cas particulier des réserves intégrales. In *Colloq. Nat. forêts d'Europe*, Conseil de l'Eu-

- rope, Strasbourg.
- Bartoń, K. a., Phillips, B. L., Morales, J. M., & Travis, J. M. J. (2009). The evolution of an 'intelligent' dispersal strategy : Biased, correlated random walks in patchy landscapes. *Oikos*, 118(2) :309–319.
- Bartoli, M. (2011). *Louis de Froidour (1626 ?-1685)*. Paris, les dossier edition.
- Baselga, A., Lobo, J. M., Svenning, J.-C., Aragón, P., & Araújo, M. B. (2012). Dispersal ability modulates the strength of the latitudinal richness gradient in European beetles. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 21 :1106–1113.
- Bässler, C. & Müller, J. (2010). Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodia citrinella* Niemelä & Ryvarden. *Fungal Biol.*, 114(1) :129–33.
- Bastien, Y. & Gauberville, C. (2011). *Vocabulaire forestier : Ecologie, gestion et conservation des espaces boisés*. Forêt priv edition.
- Battigelli, J. P., Spence, J. R., Langor, D. W., & Berch, S. M. (2004). Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Can. J. For. Res.*, 34(5) :1136–1149.
- Bauhus, J., Puettmann, K., & Messier, C. (2009). Silviculture for old-growth attributes. *For. Ecol. Manage.*, 258 :525–537.
- Bellemare, J., Motzkin, G., & Foster, D. (2002). Legacies of the agricultural past in the forested present : an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *J. Biogeogr.*, 29 :1401–1420.
- Bergès, L., Pellissier, V., Avon, C., Verheyen, K., & Dupouey, J. L. (2013). Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landsc. Ecol.*, 28(3) :439–453.
- Bernier, N. & Ponge, J. F. (1994). Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.*, 26 :183–220.
- Bijlsma, R., Dorland, G., Bal, D., & Janssen, J. (2010). Oude bossen en oude bosgroeiplaatsen : een referentie voor het karteren van de habitattypen beuken-eikenbossen met hulst en oude eikenbossen. Technical report, Alterra rapport, Wageningen.
- Blasi, C., Marchetti, M., Chiavetta, U., Aleffi, M., Audisio, P., Azzella, M. M., Brunialti, G., Capotorti, G., Del Vico, E., Lattanzi, E., Persiani, a. M., Ravera, S., Tilia, A., & Burrascano, S. (2010). Multi-taxon and forest structure sampling for identification of indicators and monitoring of old-growth forest. *Plant Biosyst.*, 144(1) :160–170.
- Blondel, J. (2005). Bois mort et à cavités : leur rôle pour l'avifaune cavicole. In Vallauri, D., André, J., Dodelin, B., Eynard-Machet, R., & Ramband, D., editors, *Bois mort à cavité, une clé pour les forêts vivantes*, pages 137–144. Paris, tec&doc edition.
- Bobiec, A., Gutowski, J. M., Laudenslayer, W F Pawlaczyk, P., & Zub, K. (2005). *The afterlife of a tree*. Bialystok, Poland, wwf poland edition.
- Bonte, D., Dyck, H. V., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C. M., Palmer, S. C. F., Turlure, C., & Travis, J. M. J. (2012). Costs of dispersal. *Biol. Rev. Biol. Rev.*, 87(87) :290–312.
- Bormann, F., Likens, G., Fisher, D., & Pierce, R. (1968). Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem. *Science (80-)*, 159 :882–884.
- Bosmans, B. (2008). Sunken path in Halen. A locality of interest for the genera *Acalles* and *Kykliocalles* (Coleoptera : Curculionidae, Cryptorhynchinae). *Phegea*, 36(2) :77–80.
- Bossuyt, B., Hermy, M., & Deckers, J. (1999). Migration of herbaceous plant species across ancient–recent forest ecotones in central Belgium. *J. Ecol.*, 87(4) :628–638.

- Bouget, C. (2005). Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests : Part II. Effects of gap size and gap isolation. *For. Ecol. Manage.*, 216 :15–27.
- Bouget, C., Brustel, H., & Nageleisen, L.-M. (2005). Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois : synthèse et mise au point sémentique. *C. R. Biol.*, 328(10-11) :936–48.
- Bouget, C., Brustel, H., & Zagatti, P. (2008). The French InFormation System on Saproxylic Beetle ecology (FRISBEE) : an ecological and Taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Rev. d'Ecologie (suite La Terre la Vie)*, suppt 10 :33–36.
- Bouget, C. & Nageleisen, L.-m. (2009). *Forest insect studies : methodes and techniques. Key considerations for standardisation. An overview of the reflections of the " Entomological Forest Inventories " working group*, volume 19. Office National des Forêts, Paris.
- Bourquin-Mignot, C. & Girardclos, O. (2001). Construction d'une longue chronologie de hêtres au Pays Basque la forêt d'Iraty et le petit âge glaciaire. *Sud-Ouest Eur.*, 11 :59–72.
- Branquart, E., Vandekerkhove, K., Bourland, N., & Lecomte, H. (2005). Les arbres sur-âgés et le bois mort dans les forêts de Flandre, de Wallonie et du Grand Duché de Luxembourg. In Vallauri, D., André, J., Dodelin, B., Eynard-Machet, R., & Ramband, D., editors, *Bois mort à cavité, une clé pour les forêts vivantes*, pages 19–29. Tec&doc edition.
- Brin, A. (2008). Le bois mort et les Coléoptères associés dans les plantations de pin maritime (*Pinus pinaster*, L.) Implications possibles pour la gestion durable des forêts et l'élaboration d'indicateurs de biodiversité. page 183.
- Brooker, L., Brooker, M., & Cale, P. (1999). Animal dispersal in fragmented habitat : measuring habitat connectivity , corridor use , and dispersal mortality. *Ecol. Soc.*, 3(1) :4.
- Brown, D. (2015). Tracker.
- Brustel, H. (2004). *Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises : perspectives pour la conservation du patrimoine naturel*, volume 13. Paris, France, onf edition.
- Brustel, H. & Clary, J. (2000). « Oh, cette Grésigne ! », acquisitions remarquables pour cette forêt et le sud-ouest de la France : données faunistiques et perspectives de conservation (Coleoptera), (premier supplément au catalogue de Jean Rabil, 1992, 1995). *Bull. la Société Entomol. Fr.*, 105(4) :357–374.
- Brustel, H. & Rogé, J. (1998). Sur quelques Coléoptères rares ou peu connus du sud-ouest de la France. *L'Entomologiste*, 54 :203–209.
- Burel, F. (1989). Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landsc. Ecol.*, 2(4) :215–226.
- Burnham, K. & Anderson, D. (2002). *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. Springer s edition.
- Burrascano, S., Rosati, L., & Blasi, C. (2009). Plant species diversity in Mediterranean old-growth forests : A case study from central Italy. *Plant Biosyst.*, 143(1) :190–200.
- Buse, J. (2012). "Ghosts of the past" : flightless saproxylic weevils (Coleoptera : Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J. Insect Conserv.*, 16(1) :93–102.
- Carey, E. V., Sala, A., Keane, R., & Callaway, R. M. (2001). Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Glob. Chang. Biol.*, 7 :339–344.

- Carpaneto, G. M., Baviera, C., Biscaccianti, A. B., Brandmayr, P., Mazzei, A., Mason, F., Battistoni, A., Teofili, C., Rondinini, C., Fattorini, S., & Audisio, P. (2015). A red list of Italian saproxylic beetles : taxonomic overview, ecological features and conservation issues (Coleoptera). *Fragm. Entomol.*, 47(2) :53.
- Chapin, F. S., Matson, P. a., & Mooney, H. a. (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, volume 21.
- Clements, F. (1916). Plant succession : an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Washingt.*, 242 :1–512.
- Cluzeau, C., Hamza, N., & Dupouey, J. L. (2010). Les indicateurs de naturalité des forêts et d’empreinte de la gestion en France. Perspective dans le contexte européen. In Vallauri, D., André, J., Genot, J.-C., De Palma, J.-P., & Eynard-Machet, R., editors, *Biodiversité, Nat. Humanit. pour inspirer la Gest. des forêts*, pages 263–270. Tec&doc edition.
- Cocciufa, C. C., Erth, W. G., Uiselli, L. L., De Zan, L. R., Cerretti, P., & Carpaneto, G. M. (2014). Survey of saproxylic beetle assemblages at different forest plots in central Italy. *Bull. Insectology*, 67(2) :295–306.
- Colasanti, R. L. & Grime, J. P. (1993). Resource dynamics and vegetation processes : a deterministic model using two. *Funct. Ecol.*, 7(2) :169–176.
- Compton, J. E. & Boone, R. D. (2000). Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology*, 81(8) :2314–2330.
- Connell, J. & Slatyer, R. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111(982) :1119–1144.
- Conseil des Communautés Européennes (1992). Directive 92/43 CCE concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages.
- Dajoz, R. (1977). *Coléoptères : colydiidae et anommatidae paléarctiques*. Masson, Paris.
- Dambrine, E., Dupouey, J. L., Laüt, L., Humbert, L., Thinon, M., Beaufils, T., & Richard, H. (2007). Present Forest Biodiversity Patterns in France Related to Former Roman Agriculture. *Ecology*, 88(6) :1430–1439.
- Dardignac, C. (2013). Les forêts anciennes : des forêts sans histoire ? Illustration par les données archéologiques et paléoenvironnementales. In *Colloq. Nat. vers une autre Cult. des eaux des forets*, Chambéry.
- De Keersmaeker, L., Onkelinx, T., Vandekerkhove, K., Thomaes, A., Hermy, M., & Verheyen, K. (2014). A spatially explicit empirical model on actual and potential ancient forest plant diversity in a fragmented landscape. *Landsc. Urban Plan.*, 130 :149–158.
- De Keersmaeker, L., Vandekerkhove, K., Verstraeten, A., Baeten, L., Verschelde, P., Thomaes, A., Hermy, M., & Verheyen, K. (2011). Clear-felling effects on colonization rates of shade-tolerant forest herbs into a post-agricultural forest adjacent to ancient forest. *Appl. Veg. Sci.*, 14(1) :75–83.
- De Turckheim, B. & Bruciamacchie, M. (2005). *La futaie irrégulière. Théorie et pratique de la sylviculture irrégulière, continue et proche de la nature*. Edisud edition.
- Delcourt, H. R. (1987). The impact of prehistoric agriculture and land occupation on natural vegetation. *Trends Ecol. Evol.*, 2(2) :39–44.
- Desender, K., Ervynck, A., & Tack, G. (1999). Beetle diversity and historical ecology of woodland in Flanders. *Belgian J. Zool.*, 129 :139–156.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests : a functional approach. *TREE*, 11(6) :255–260.
- Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P., & Stork, E. (1998). Beetle

- Species Responses to Tropical Forest Fragmentation. *Ecol. Monogr.*, 68(3) :295–323.
- Diedhiou, A. G., Dupouey, J. L., Buée, M., Dambrine, E., Laüt, L., & Garbaye, J. (2009). Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biol. Biochem.*, 41 :2206–2213.
- DIREN PACA (2004). L'actualisation de l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique de Provence Alpes Côte d'Azur. ANNEXE 1 : Listes des espèces et habitats déterminants et remarquables.
- Dodelin, B., Pene, B., & André, J. (2005). L'alimentation des coléoptères saproxyliques et notes sur les contenus stomacaux de cinq espèces. *Bull. Mens. la Société Linnéenne Lyon*, 74(10) :335–345.
- Donovan, T. M. & Flather, C. H. (2002). Relationships among North American songbird trends, habitat fragmentation, and landscape occupancy. *Ecol. Appl.*, 12(2) :364–374.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity : A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Cop.)*, 36(February 2012) :027–046.
- Dormann, C. F., McPherson, J., Araújo, M., Bivand, R. S., Bolliger, J., Carl, G., G. Davies, R., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., R. Peres-Neto, P., Reineking, B., Schröder, B., M. Schurr, F., & Wilson, R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data : A review. *Ecography (Cop.)*, 30(5) :609–628.
- Drénou, C. (2009). *Face aux arbres, apprendre à les observer pour les comprendre*. Ulmer edition.
- Dubois, G. (2009). *Écologie des saproxyliques : Biologie des conservation d'Osmoderma eremita*. PhD thesis.
- Dubois, G. F., Le Gouar, P. J., Delettre, Y. R., Brustel, H., & Vernon, P. (2010). Sex-biased and body condition dependent dispersal capacity in the endangered saproxylic beetle *Osmoderma eremita* (Coleoptera : Cetoniidae). *J. Insect Conserv.*, 14(6) :679–687.
- Dubourdieu, J. (1997). *Manuel d'aménagement forestier*. Paris, lavoisier edition.
- Ducasse, J. & Brustel, H. (2008). «Ah, cette grésigne!» : de Rabil à Natura 2000. *Rev. For. Française*, LX :345–362.
- Ducasse, J.-J. (2004). Forêt domaniale de Grésigne : Aménagement forestier (2004-2021). Technical report, ONF.
- Dufrêne, M., Branquart, E., Henin, J., & Fayt, P. (2005). Vieux arbres et bois mort : des composantes essentielles de la biodiversité forestière. In *Résumé des Interv. la journée d'étude «Gestion For. biodiversité»*, pages 22–24, Gembloux.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.*, 67(3) :345–366.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65(1) :169–175.
- Dupouey, J. L. (2010). Le plus vieil arbre. *Rev. For. Française*, LXII(6) :671–680.
- Dupouey, J. L., Bachacou, J., Cosserat, R., Aberdam, S., Vallauri, D., Chappart, G., & Corvisier De Villèle, M.-a. (2007). Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Com. Français Cartogr.*, 191 :85–98.

- Dupouey, J. L., Dambrine, E., Laffite, J., & Moares, C. (2002a). Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83(11) :2978–2984.
- Dupouey, J. L., Grel, A., Larrieu, L., Heintz, W., Leroy, N., Montpied, P., Gilles, C., Hamdi, E., Deconchat, M., & Vallauri, D. (2013). Cartographie de l'occupation des sols des Pyrénées en 1850 et identification des espèces de forêt ancienne. In *Commun. orale au Colloq. Int. Bot. pyrénéo-cantabrique*, Bagnères-de-Luchon.
- Dupouey, J. L., Sciama, D., Dambrine, E., & Rameau, J. C. (2002b). La végétation des forêts anciennes. *Rev. For. française*, LIV(6) :521–532.
- Emberger, C., Larrieu, L., & Gonin, P. (2013). *Dix facteurs clés pour la biodiversité des espèces en forêt. Comprendre l'indice de biodiversité potentielle (IBP). Document technique*. Paris, idf edition.
- Engen, S., Lande, R., & Saether, B. E. (2002). Migration and spatiotemporal variation in population dynamics in a heterogeneous environment. *Ecology*, 83(2) :570–579.
- ESRI (2014). Using arcgis desktop version 10.1 : The geographic information system for everyone.
- Etienne, D., Ruffaldi, P., Dupouey, J., Georges-Leroy, M., Ritz, F., & Dambrine, E. (2013). Searching for ancient forests : A 2000 year history of land use in northeastern French forests deduced from the pollen compositions of closed depressions. *The Holocene*, 23(5) :678–691.
- Evans, M. E. G. & Forsythe, T. G. (1984). A comparison of adaptations to running, pushing and burrowing in some adult Coleoptera : carabidae especially. *J. Zool., L.*, 202 :513–534.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 34(2003) :487–515.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M., & Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.*, 14(2) :101–112.
- Fahrig, L. & Nuttle, W. (2006). Population ecology in spatially heterogeneous environments. In *Ecosyst. Funct. Heterog. Landscapes*, pages 95–118.
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312 :109–114.
- Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S., & Starr, M. (2003). Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *For. Ecol. Manage.*, 174 :51–63.
- Flinn, K. M. & Vellend, M. (2005). Recovery of Forest Plant Communities in Post-Agricultural Landscapes. *Front. Ecol. Environ.*, 3(5) :243–250.
- Foley, J. A. (2005). Global consequences of land use. *Science (80-)*, 309(5734) :570–574.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. (2003). The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *Bioscience*, 53(1) :77.
- 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(1) :86–98.
- Frelich, L. E. (2002). *Forest Dynamics and Disturbance Regimes : Studies from temperate Evergreen-Deciduous forests*. Cambridge university press, Cambridge.
- Fritz, Ö., 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(3) :655–668.
- Fronhofer, E., Kubisch, A., M, H. F., Hoverstad, T., & Poethke, H. J. (2012). Why are

- metapopulations so rare? *Ecol. Soc. Am.*, 93(8) :1967–1978.
- Galibert, H. (1932). Dix-huit années de chasse aux coléoptères dans le bassin de l'Agout (Tarn). Catalogue des espèces recueillies pendant cette période avec préface de J. Sainte-Claire Deville. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 63 :27–477.
- Garland, T. (1983). The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *J. Zool.*, 199(2) :157–170.
- Gaudin, S. (1996). Quelques éléments d'histoire forestière et généralités sur la forêt en France et dans le monde.
- Gause, G. & Witt, A. (1935). Behavior of mixed population and the problem of natural selection. *Am. Nat.*, 69(725) :596–609.
- Gause, G. F., Smaragdova, N. P., & Witt, A. A. (1936). Further studies of interaction between predators and prey. *J. Anim. Ecol.*, 5(1) :1–18.
- Gilg, O. (2004). Forêts à caractère naturel. Caractéristiques, conservation et suivi.
- Giurgiu, V., Donita, N., Bandiu, C., Radu, S., Cenusa, R., Dissescu, R., Stoiculescu, C., & Biris, I. A. (2001). *Les forêts vierges de Roumanie*. Louvain-la-Neuve : ASBL Forêt Wallonne.
- Goldberg, E., Kirby, K., Hall, J., & Latham, J. (2007). The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. *J. Nat. Conserv.*, 15 :109–119.
- Goldberg, E., Peterken, G., & Kirby, K. (2011). Origin and evolution of ancient woodland inventory. *Br. Wildl.*, pages 90–96.
- Gonin, P. (1988). *Contribution à l'étude de l'évolution des forêts non-exploitées dans les Pyrénées*. St Gaudens.
- Gosselin, F., Nageleisen, L.-M., & Bouget, C. (2004). Réflexions pour mieux gérer le bois mort en faveur de la biodiversité. *Forêt Entrep.*, 438 :26–29.
- Gosselin, M. & Laroussinie, O. (2002). *Biodiversité et gestion forestière Connaitre pour préserver - synthèse bibliographique*. Paris, cemagref edition.
- Goßner, M., Engel, K., & Jessel, B. (2008). Plant and arthropod communities in young oak stands : are they determined by site history? *Biodivers. Conserv.*, 17 :3165–3180.
- Gossner, M. M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W. W., & Müller, J. (2013). Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.*, 27(3) :605–14.
- Goux, N. (2011). *Gestion forestière et biodiversité, les enjeux de conservation d'une espèce parapluie : Limoniscus violaceus (Coleoptera)*. PhD thesis, Pierre et Marie Curie.
- Greslier, N., Renaud, J., & Chauvin, C. (1995). Les forêts subnaturelles de l'arc alpin français : Réflexion méthodologique des principales forêts alpines peu transformées par l'homme. *Rev. For. française*, XLVII(3) :241–254.
- Guisan, A., Guisan, A., Zimmermann, N. E., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.*, 135 :147–186.
- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W. J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D. B., Löhmus, A., Pastur, G. M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-thygeson, A., Volney, W. J. A., Wayne, A., & Franklin, J. F. (2012). Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests : A World Perspective. *Bioscience*, 62(7) :633–645.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford, UK, oxford uni edition.
- Harmon, M. M., Franklin, J. J., Swanson, F., Sollins, P., Gregory, S., Lattin, J., Anderson, N., Cline, S., Aumen, N., Sedell, J., Lienkaemper, G., Cromack, K., Cummins,

- K., Cromack Jr., K., & Cummins, K. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems.
- Harvey, D. J., Gange, A. C., Hawes, C. J., & Rink, M. (2011). Bionomics and distribution of the stag beetle, *Lucanus cervus* (L.) across Europe. *Insect Conserv. Divers.*, 4(1) :23–38.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36(1) :191–218.
- Heijerman, T. (2004). The weevil genera *Acalles*, *Ruteria* and *Kyklioacalles* in the Netherlands (Coleoptera : Curculionidae). *Ned. Faun. Meded.*, (21) :61–78.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., & Lawesson, J. E. (1999). An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol. Conserv.*, 91 :9–22.
- Hermý, M. & Verheyen, K. (2007). Legacies of the past in the present-day forest biodiversity : a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol. Res.*, 22(3) :361–371.
- Hoffmann, A., Tempère, G., & Péricart, J. (1958). *Faune de France, troisième partie : Coléoptères curculionides*. Paris, France, paul leche edition.
- Honnay, O., Verheyen, K., & Hermý, M. (2002). Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *For. Ecol. Manage.*, 161 :109–122.
- Horák, J., Vodka, Š., Pavlíček, J., & Boža, P. (2013). Unexpected visitors : flightless beetles in window traps. *J. Insect Conserv.*, 17(3) :441–449.
- Horellou, A. & Meriguet, B. (2015). Inventaire des coléoptères saproxyliques de France métropolitaine (SAPROX).
- Huguet, L. (1993). Forêts des pays tempérés, forêts des pays tropicaux : essai d'histoire forestière et agricole comparée. *Rev. For. Française*, XLV(1) :75–80.
- Ibero, C. (1994). *The status of Old Growth and Semi-natural Forests in Western Europe*. Wwf edition.
- IFN (2010a). *Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines*. Paris, ifn edition.
- IFN (2010b). La forêt française - Tome Midi-Pyrénées : les résultats régionaux. Technical report, Nogent-sur-Vernisson.
- IGN (2010). La forêt française - Les résultats issus des campagnes d'inventaire - GRECO I Pyrénées. Technical report.
- IGN (2012). *La forêt en chiffre et en carte*. Paris, ign edition.
- IGN (2013a). SER Causses du Sud-Ouest (F40). Technical report.
- IGN (2013b). SER Coteaux de la Garonne (F30). Technical report.
- IGN (2013c). SER Haute chaîne pyrénéenne (I21). Technical report, Paris.
- INPN (2015). <https://inpn.mnhn.fr>.
- Jonsell, M. (2011). Old park trees as habitat for saproxylic beetle species. *Biodivers. Conserv.*, 21(3) :619–642.
- Jonsson, B., Kruys, N., & Ranius, T. (2005). Ecology of species living on dead wood—lessons for dead wood management. *Silva Fenn.*, 39(2) :289–309.
- Kaplan, J. O., Krumhardt, K. M., & Zimmermann, N. (2009). The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quat. Sci. Rev.*, 28 :3016–3034.
- Karroum, M., Guillet, B., Laggoun-défarge, F., Disnar, J.-r., Lottier, N., Villemin, G., & Toutain, F. (2005). Evolution morphologique des litières de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et transformation des biopolymères, lignine et polysaccharides, dans un mull et un moder, sous climat tempéré (forêt de Fougères, Bretagne, France). *Can.*

- J. Soil Sci.*, 85 :405–416.
- Kindt, R. & Coe, R. (2005). Tree diversity analysis : A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies.
- Koerner, W., Cinotti, B., Jussy, J., & Benoît, M. (2000). Evolution des surfaces boisées en France depuis le début du XIXe siècle : identification et localisation des boisements des territoires agricoles abandonnés. *Rev. For. française*, LII(3) :249–269.
- Kokko, H. & López-Sepulcre, A. (2006). From individual dispersal to species ranges : perspectives for a changing world. *Science (80-.)*, 313(5788) :789–791.
- Komez, N. (2013). Cryptorhynchinae de France (Coleoptera Curculionidae) - 1. Analyse générique à l'échelle paléarctique occidentale. *Bull. Mens. la Société Linnéenne Lyon*, 82(7-8) :147–197.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ockinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., & Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt : a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 24(10) :564–571.
- Lachat, T. & Bütler, R. (2007). Gestion des vieux arbres et du bois mort. Ilots de sénescence, arbres-habitat et métapopulations saproxyliques. Technical report.
- Ladet, S., Lopez, J., Grel, A., Valladares, L., & Brin, A. (2013). Cartographie historique : outil clé pour caractériser la continuité temporelle. Application à des travaux en écologie forestière. In *Conférence Int. géomatique d'analyse Spat.*, pages 139–154, Brest.
- Lambeck, R. J. (1997). Focal Nature Species : Multi-Species Umbrella for Conservation. *Conserv. Biol.*, 11(4) :849–856.
- Larrieu, L., Brustel, H., Cabanette, A., Coriol, G., Delarue, A., Harel, M., Loireau, J.-N., & Sarthou, J.-P. (2009). Impact de l'anthropisation ancienne sur la biodiversité d'un habitat de hêtraie-sapinière montagnarde. *Rev. For. Française*, LXI(4) :351–368.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C., & Deconchat, M. (2014). Tree microhabitats at the stand scale in montane beech – fir forests : practical information for taxa conservation in forestry. *Eur. J. For. Res.*, 133(2) :355–367.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., & Delarue, A. (2011). Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *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. For. française*, LX(6) :727–748.
- Larrieu, L., Gonin, P., & Deconchat, M. (2012). Le domaine d'application de l'indice de biodiversité potentielle (IBP). *Rev. For. Fr.*, LXIV(5) :701–710.
- Lassaue, A., Lieutier, F., & Bouget, C. (2012). Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests : Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biol. Conserv.*, 147(1) :204–212.
- Le parlement européen et le conseil de l'Union Européenne (2009). DIRECTIVE 2009/147/CE concernant la conservation des oiseaux sauvages.
- Leather, S. R., Baumgart, E. a., Evans, H. F., & Quicke, D. L. J. (2014). Seeing the trees for the wood - beech (*Fagus sylvatica*) decay fungal volatiles influence the structure of saproxylic beetle communities. *Insect Conserv. Divers.*, 7(4) :314–326.
- Lefkovitch, L. & Fahrig, L. (1985). Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecol. Modell.*, 30(3-4) :297–308.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental hetero-

- geneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 15(3) :237–240.
- Lindenmayer, D., Franklin, J., & Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biol. Conserv.*, 131(3) :433–445.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R. J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, D., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Mac Nally, R., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J., & Zavaleta, E. (2008). A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol. Lett.*, 11(1) :78–91.
- Lindenmayer, D. B. & Franklin, J. F. (2003). Conserving Forest Biodiversity : a Comprehens-. *Aust. Geogr. Stud.*, 41(2) :210–220.
- Löbl, I. & Smetana, A. (2003). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, volume 1-8.
- Lopez Fernandez, M. J. (2014). *La familia Latridiidae Erichson 1842 (Insecta : Coleoptera) en la peninsula iberica e islas baleares*. PhD thesis, universidad de Santiago de compostela.
- Lorimer, C., Dahir, S., & Nordheim, E. (2001). Tree mortality rates and longevity in mature and old-growth hemlock-hardwood forests. *J. Ecol.*, 89(6) :960–971.
- Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., Ciais, P., & Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455(7210) :213–5.
- Magle, S. B., Theobald, D. M., & Crooks, K. R. (2009). A comparison of metrics predicting landscape connectivity for a highly interactive species along an urban gradient in Colorado, USA. *Landsc. Ecol.*, 24 :267–280.
- Mayer, P. M. (2008). Ecosystem and decomposer effects on litter dynamics along an old field to old-growth forest successional gradient. *Acta Oecologica*, 33 :222–230.
- Mcgarigal, K. & Mccomb, W. C. (1995). Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecol. Monogr.*, 65(3) :235–260.
- MCPFE (2007). State of Europe’s Forests 2007. The MCPFE report on sustainable forest management in Europe. Technical report, Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Warsaw, Poland.
- 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. Manage.*, 257 :1453–1464.
- Moning, C. & Müller, J. (2009). Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecol. Indic.*, 9 :922–932.
- Mosseler, A., Lynds, J., & Major, J. (2003). Old-growth forests of the Acadian Forest Region. *Environ. Rev.*, 11 :47–77.
- Müller, J. & Bütler, R. (2010). A review of habitat thresholds for dead wood : a baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.*, 129(6) :981–992.
- Nachman, G. (1987). Systems analysis of acarine predator-prey interactions. 1. A stochastic simulation model of spatial processes. *J. Anim. Ecol.*, 56(1) :247–265.
- Nations Unies (1992). Déclaration de Rio sur l’environnement et le développement durable.

- Nations Unies (1998). Protocole de Kyoto à la Convention-cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques.
- Nieto, A. & Alexander, K. (2010). European Red List of Saproxyllic Beetles. Luxemburg, Publications Office of the European Union : 45 p.
- Nilsson, S., Niklasson, M., & Hedin, J. (2002). Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manage.*, 161 :189–204.
- Nogué, S., de Nascimento, L., Fernández-Palacios, J. M., Whittaker, R. J., & Willis, K. J. (2013). The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. *J. Ecol.*, 101(2) :368–377.
- Nunery, J. S. & Keeton, W. S. (2010). Forest carbon storage in the northeastern United States : Net effects of harvesting frequency, post-harvest retention, and wood products. *For. Ecol. Manage.*, 259 :1363–1375.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science (80-.)*, 164 :262–270.
- Ohsawa, M. (2007). The role of isolated old oak trees in maintaining beetle diversity within larch plantations in the central mountainous region of Japan. *For. Ecol. Manage.*, 250 :215–226.
- Oksanen, A. J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Minchin, P. R., Hara, R. B. O., Simpson, G. L., Soly, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2013). *vegan* : Community Ecology Package.
- ONF (2005). Document d'objectifs de la Zone Spéciale de Conservation : "Forêt de la Grésigne", site FR7300951. Technical report, ONF.
- ONF (2009). Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêt publiques. Instruction INS-09-T-71.
- Orousset, J. (2012). Inventaire des Coléoptères endogés de l'Île-de-France. *Le coléoptériste*, 15(3) :173–198.
- Ozenda, P. (1994). *Végétation du continent Européen*. Paris, delachaux edition.
- Parmain, G. (2015). *Contribution de différents éléments forestiers et non-forestiers de la Trame de Très vieux Bois à la diversité des coléoptères saproxyliques*. PhD thesis, Université d'Orléans.
- PEFC France (2011). Cahier des charges relatif à la gestion durable de la forêt.
- Penttilä, R., Siitonen, J., & Kuusinen, M. (2004). Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biol. Conserv.*, 117 :271–283.
- Peterken, G. (1977). Habitat conservation priorities in British and European woodlands. *Biol. Conserv.*, (11) :223–236.
- Peterken, G. & Game, M. (1984). Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *J. Ecol.*, 72(1) :155–182.
- Peterson, C. E. & Anderson, P. D. (2009). Large-scale interdisciplinary experiments inform current and future forestry management options in the U.S. Pacific Northwest. *For. Ecol. Manage.*, 258 :409–414.
- Pimentel, D., Nagel, W., & Madden, J. (1963). Space-time structure of the environment and the survival of parasite-host systems. *Am. Nat.*, 97(894) :141–167.
- Podlaski, R. (2008). Dynamics in Central European near-natural *Abies Fagus* forests : Does the mosaic-cycle approach provide an appropriate model? *J. Veg. Sci.*, 19 :173–182.
- Pointereau, P. (2002). Les haies : évolution du linéaire en France depuis quarante ans. *Le Courr. l'environnement*, 46 :69–73.

- Ponge, J. F. (2003). Humus forms in terrestrial ecosystems : a framework to biodiversity. *Soil Biol. Biochem.*, 7(December 2002) :935–945.
- Ponge, J. F. & Delhay, L. (1995). The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biol. Fertil. Soils*, 20(1) :24–32.
- Punzo, F. (1975). *Effects of temperature, moisture and thermal acclimation on the biology of Tenebrio molitor (Coleoptera : Tenebrionidae)*. PhD thesis.
- R Core Team (2013). R : A language and environment for statistical computing.
- Rabil, J. (1992). "Ah, cette Grésigne!" : catalogue des coléoptères de la forêt de la Grésigne (Tarn). *Nouv. Arch. du museum d'histoire Nat. Lyon. Fasc. 29-30*, pages 1–174.
- Rabil, J. (1995). Ah ! cette Grésigne ! *L'Entomologiste*, 51 :3–6.
- Rackham, O. (2008). Ancient woodlands : modern threats. *New Phytol.*, 180(3) :571–86.
- Rameau, J. C., Drapier, N., & Gauberville, C. (2000). *Gestion forestière et diversité biologique : identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*. Paris, idf edition.
- Rameau, J. C., Mansion, D., & Dumé, G. (2005). *Flore forestière française : plaines et collines*. Paris, idf edition.
- Ranius, T. (2000). Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Anim. Conserv.*, 3(1) :37–43.
- Ranius, T. (2006). Measuring the dispersal of saproxylic insects : a key characteristic for their conservation. *Popul. Ecol.*, 48(3) :177–188.
- Ranius, T., Martikainen, P., & Kouki, J. (2011). Colonisation of ephemeral forest habitats by specialised species : beetles and bugs associated with recently dead aspen wood. *Biodivers. Conserv.*, 20(13) :2903–2915.
- Reddingius, J. & den Boer, P. J. (1970). Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia*, 5(3) :240–284.
- Richard, F., Corriol, G., Moreau, P.-A., Selosse, M.-A., & Gardes, M. (2005). Conservation des champignons saproxyliques en France : perspectives pour la gestion forestière. In Vallauri, D., André, J., Dodelin, B., Eynard-Machet, R., & Ramband, D., editors, *Bois mort à cavité, une clé pour les forêts vivantes*, pages 157–164. Paris, tec&doc edition.
- Rink, M. & Sinsch, U. (2007). Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles : implications for conservation. *J. Zool.*, 272(3) :235–243.
- Roff, D. a. (1974). Spatial heterogeneity and the persistence of populations. *Oecologia*, 15(3) :245–258.
- Rolstad, J. & Gjerde, I. (2002). Use of indicator species to assess forest continuity : a critique. *Conserv. Biol.*, 16(1) :253–257.
- Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone ? Ten questions about dispersal evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38(1) :231–253.
- Rose, F. (1993). Ancient british woodlands and their epiphytes. *Br. Wildl.*, 5 :83–93.
- Rosenvald, R. & Lõhmus, A. (2008). For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting ? A review of the biodiversity aspects. *For. Ecol. Manage.*, 255 :1–15.
- Rossi, M., Bardin, P., Cateau, E., & Vallauri, D. (2013). Forêts anciennes de Méditerranée et des montagnes limitrophes : Références pour la naturalité régionale. Technical report, WWF France, Marseille.
- Rossi, M., Bardin, P., Cateau, E., & Vallauri, D. (2014). Aperçu sur les forêts anciennes et matures de Méditerranée française et des montagnes limitrophes Enjeux pour la

- conservation de la nature. Technical report, WWF, Marseille.
- Rossi, M. & Vallauri, D. (2013). *Évaluer la naturalité. Guide pratique version 1.2*. Marseille, wwf edition.
- Rotherham, I. D. (2011). A landscape history approach to assessment of ancient woodlands. In Wallace, E. B., editor, *Woodlands Ecol. Manag. Conserv.*, chapter 6, pages 161–184. Nova Science Publisher.
- Samways, M., McGeoch, M., & New, T. (2009). *Insect conservation : a handbook of approaches and methods*. Oxford bio edition.
- Samways, M. J., Ponel, P., & Andrieu-Ponel, V. (2006). Palaeobiodiversity emphasizes the importance of conserving landscape heterogeneity and connectivity. *J. Insect Conserv.*, 10 :215–218.
- Savoie, J., Bartoli, M., Blanc, F., Brin, A., Brustel, H., Cateau, E., Corriol, G., Dejean, S., Gouix, N., Hannoire, C., Infante Sanchez, M., Larrieu, L., Marcillaud, Y., Valladares, L., & Victoire, C. (2015). Vieilles forêts pyrénéennes de Midi-Pyrénées. Deuxième phase. Evaluation et cartographie des sites. Recommandations. Technical report, Ecole d'Ingénieurs de PURPAN/DREAL Midi-Pyrénées, Toulouse.
- Schermelleh-Engel, K. (2003). Evaluating the fit of structural equation models : Tests of significance and descriptive goodness-of-fit measures. *Methods Psychol. . . .*, 8(2) :23–74.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J. L., Gonzalez, M., & Moares Domínguez, C. (2009). Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *For. Ecol. Manage.*, 258 :600–608.
- Segerström, U., Bradshaw, R., Hörnberg, G., & Bohlin, E. (1994). Disturbance history of a swamp forest refuge in northern Sweden. *Biol. Conserv.*, 68(2) :189–196.
- Sillett, S. C. & Goslin, M. N. (1999). Distribution of epiphytic macrolichens in relation to remnant trees in a multiple-age Douglas-fir forest. *Rev. Can. Rech. For.*, 29(8) :1204–1215.
- Solano, E., Mancini, E., Ciucci, P., Mason, F., Audisio, P., & Antonini, G. (2013). The EU protected taxon *Morimus funereus* Mulsant, 1862 (Coleoptera : Cerambycidae) and its western Palaearctic allies : Systematics and conservation outcomes. *Conserv. Genet.*, 14(3) :683 :694.
- Speight, M. C. D. (1989). Les invertébrés saproxyliques et leur protection. Technical report, Strasbourg.
- Sroka, K. & Finch, O.-D. (2006). Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *J. Insect Conserv.*, 10(4) :335–350.
- Srygley, R. B., Lorch, P. D., Simpson, S. J., & Sword, G. a. (2009). Immediate protein dietary effects on movement and the generalised immunocompetence of migrating Mormon crickets *Anabrus simplex* (Orthoptera : Tettigoniidae). *Ecol. Entomol.*, 34(5) :663–668.
- Stokland, J., Siitonen, J., & Jonsson, B. (2012). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge university press, Cambridge.
- Stüben, P. E. (2005a). Breeding of *Calacalles droueti* (Crotch 1867) from the Azores (Coleoptera Curculionidae Cryptorhynchinae). *SNUDEBILLER, Stud. Taxon. Biol. Ecol. Curculionoidea*, 6(80) :237–242.
- Stüben, P. E. (2005b). Breeding of *Kyklioacalles euphorbiophilus* Stüben 2003 (Coleoptera : Curculionidae : Cryptorhynchinae). *SNUDEBILLER, Stud. Taxon. Biol. Ecol. Curculionoidea*, 6(78) :222–226.

- Stüben, P. E. (2015). An illustrated Up-to-date Catalogue of Westpaleartic Cryptorhynchinae (Coleoptera : Curculionidae).
- Stüben, P. E. & Astrin, J. J. (2012). Integrative Taxonomy, Phylogeny, and New Species of the Weevil Genus *Onyxacalles* Stüben (Coleoptera : Curculionidae : Cryptorhynchinae). *Psyche A J. Entomol.*, 2012 :1–22.
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16(3) :284–307.
- Tian, Z. Z., Kyte, M. D., & Messer, C. J. (2002). Parallax Error in Video-Image Systems. *J. Transp. Eng.*, 128(3) :218–223.
- Tillon, L. (2005). Biodiversité, dynamique et conservation des petits mammifères cavicoles en France. In *Bois mort à cavité, une clé pour les forêts vivantes*, pages 145–153.
- Tischendorf, L., Bender, D. J., & Fahrig, L. (2003). Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecol.*, 18(2003) :41–50.
- Toutain, F. (1987). Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance. *Biol Fertil Soils*, 3 :31–38.
- Travis, J. M. J., Mustin, K., Bartoń, K. a., Benton, T. G., Clobert, J., Delgado, M. M., Dytham, C., Hovestadt, T., Palmer, S. C. F., Van Dyck, H., & Bonte, D. (2012). Modelling dispersal : An eco-evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved. *Methods Ecol. Evol.*, 3(4) :628–641.
- Tronquet, M. c. (2014). *Catalogue des Coléoptères de France*. Association Roussillonnaise d'Entomologie, Perpignan.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002). Characteristics of insect populations on habitat fragments : A mini review. *Ecol. Res.*, 17(2) :229–239.
- Uliczka, H. & Angelstam, P. (1999). Occurrence of epiphytic macrolichens in relation to tree species and age in managed boreal forest. *Ecography (Cop.)*, 22(4) :396–405.
- Vallauri, D. (1997). *Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec pinus nigra arn. ssp. nigra dans le secteur haut-provençal*. PhD thesis, Université Marseille III Saint-Jérôme.
- Vallauri, D., André, J., Dodelin, B., Eynard-Machet, R., & Rambaud, D. (2005). *Bois mort et à cavité, une clé pour les forêts vivantes*. Paris, tex&doc edition.
- Vallauri, D., Grel, A., Granier, E., & Dupouey, J. L. (2012). Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles. Technical report, WWF/INRA, Marseille.
- Vallauri, D., Rossi, M., & Cateau, E. (2015). La nature en forêt : qualités clés à conserver. *Rev. For. Française*, LXVII(2) :157–172.
- Vandekerckhove, K. & Keersmaecker, L. D. (2011). Reappearance of old growth elements in lowland woodlands in northern Belgium : do the associated species follow ? *Silva Fenn.*, 45(November) :909–936.
- Vanwallegem, T., Verheyen, K., Hermy, M., Poesen, J., & Deckers, J. (2004). Legacies of roman land-use in the present-day vegetaion in Meerdaal forest (Belgium) ? *Belgian J. Bot.*, 137(2) :181–187.
- Venables, W. N. & Ripley, B. (2002). Modern Applied Statistics.
- Verhulst, P. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Mathématique Phys.*, 10 :113–121.
- Victorsson, J. & Jonsell, M. (2013). Ecological traps and habitat loss, stump extraction and its effects on saproxylic beetles. *For. Ecol. Manage.*, 290 :22–29.
- Vigier, P. (1980). Les troubles forestiers du premier xxiè siècle français.

- Vignon, V. (2006). Les trognes : un habitat de substitution remarquable pour les coléoptères saproxyliques. In *Prem. Colloq. Eur. sur les trognes*, page 5, Vendôme.
- Villeneuve, N. & Brisson, J. (2003). Old-growth forests in the temperate deciduous zone of Quebec : Identification and evaluation for conservation and research purposes. *For. Chron.*, 79(3) :559–569.
- Volterra, V. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *J. du Cons. Perm. Int. pour l' Explor. la Mer*, 3(1) :3–51.
- Walsh, C. & Mac Nally, R. (2013). hier.part : Hierarchical Partitioning.
- Whitehouse, N. J. (2006). The Holocene British and Irish ancient forest fossil beetle fauna : implications for forest history, biodiversity and faunal colonisation. *Quat. Sci. Rev.*, 25(15-16) :1755–1789.
- Whitman, A. a. & Hagan, J. M. (2007). An index to identify late-successional forest in temperate and boreal zones. *For. Ecol. Manage.*, 246 :144–154.
- Williams, M. (2000). Dark ages and dark areas : global deforestation in the deep past. *J. Hist. Geogr.*, 26(1) :28–46.
- Winter, S. & Möller, G. C. (2008). Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For. Ecol. Manage.*, 255 :1251–1261.
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J. F., Sartori, G., De Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., & Englisch, M. (2011). A European morpho-functional classification of humus forms. *Geoderma*, 164(3-4) :138–145.

Annexe A

Valorisations réalisées durant la thèse

A.1 Listes des valorisations

Publications scientifiques à comité de lecture, acceptées et publiées

Cateau E, Courtin O & Brustel H, 2016. How and when should saproxylic beetles be surveyed? A case study in south west France. *Insect Conservation and Diversity* doi : 10.1111/icad.12165

Cateau E, Verneuil B, Savoie JM, Brustel H, 2016. Influences de l'exploitation forestière sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, Vol. 71 (1).

Cateau E, Larrieu L, Vallauri D, Savoie J-M, Touroult J, Brustel H, 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *C. R. Biol.* 338, 58-73.

Janssen, P, **Cateau E**, Fuhr, M, Nusillard B, Brustel, H, Bouget, C. 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in mountain mixed forest. *Biodivers Conserv* doi : 10.1007/s10531-016-1116-8

Publications en cours d'écriture

Cateau E, Ladet S, Herrault PA, Sheeren D, Brustel H. In prep. What spatiotemporal scales determine dispersal limited beetle repartition in a fragmented landscape?

Cateau E, Brustel H. In prep. How fast can flightless beetle run? Elements of discussion for dispersal abilities.

Colloques : communications orales, actes et posters

Cateau E, Ladet S, Herrault PA, Sheeren D, Brustel H, 2015 (communication orale²). Litter beetles are indicators of ancient and current forest cover. Colloque IUFRO Landscape ecology, Tartu (Estonia), 23-27 Août 2015

Cateau E, Brustel H, 2015 (communication orale¹). Influence de l'ancienneté de l'état boisé sur les cortèges de coléoptères saprophiles de litière. Colloque Les Invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels, Toulouse (France), 13-16 mai 2015

Cateau E, Courtin O, Brustel H, 2015 (Poster²). Coléoptères aptères de litière :

Technique d'échantillonnage et phénologie. Colloque « Les Invertébrés dans la conservation et la gestion des espaces naturels », Toulouse (France), 13-16 mai 2015

Vallauri D, **Cateau E**, Rossi M., in press. Un peu de langue des bois. Vocabulaire et enjeux de trois qualités écologiques. Actes du Colloque « Naturalité : vers une autre culture des eaux et des forêts », Chambéry (France), 17-20 Septembre 2013

Cateau E, Larrieu L, Vallauri D, Savoie J-M, Touroult J, Brustel H, 2013 (Poster ¹). Ancienneté versus Maturité : Mise au point sémantique, état des lieux et conséquences écologiques. Colloque « Naturalité : vers une autre culture des eaux et des forêts », Chambéry, 17-20 Septembre 2013

Développement et transfert : publications dans des revues non indexées

Vallauri D, Rossi M, **Cateau E**, 2015. La nature en forêt, qualités clés à conserver. Revue Forestière Française, LXVII, 157–172

Cateau E, Parrot M, Roux A, Reyna K, Rossi M, 2015. Mettre en œuvre d'un réseau d'îlots de vieux bois : Test d'une méthode dans la Réserve de biosphère du mont Ventoux. Forêt méditerranéenne XXXVI (1), 23–36.

Rossi M, Bardin P, **Cateau E**, Vallauri D, 2014. Aperçu sur les forêts anciennes et matures de Méditerranée française et des montagnes limitrophes : Enjeux pour la conservation de la nature. Forêt méditerranéenne XXXV (4), 409–422.

Rapports

Savoie JM, Bartoli M, Blanc F, Brin A, Brustel H, **Cateau E**, Corriol G, Dejean S, Goux N, Hannoire C, Infante Sanchez M, Larrieu L, Marcillaud Y, Valladares L, Victoire C, 2015. Vieilles forêts pyrénéennes de Midi-Pyrénées. Deuxième phase. Evaluation et cartographie des sites. Recommandations. Rapport de projet FEDER, Toulouse.

Cateau E, Parrot M, Roux A, Reyna K, Rossi M, Bruciamacchie M, Vallauri D, 2013. Réseau d'îlots de vieux bois. Eléments de méthode et test dans les forêts publiques du Mont-Ventoux. WWF France, Marseille

Rossi M, Bardin P, **Cateau E**, Vallauri D, 2013. Forêts anciennes de Méditerranée et des montagnes limitrophes : Références pour la naturalité régionale. WWF France, Marseille.

A.2 Résumés des publications scientifiques co-écrites.

A.2.1 Janssen *et al.*, soumis

Janssen P., Cateau E., Fuhr M., Nusillard B., Brustel H., Bouget C, Soumis à Oecologia. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation ? A case study in mountain mixed forest.

Understanding the processes that shape biodiversity patterns is essential for ecosystems conservation and management. Local environmental conditions are often good predictors of species distribution and variation in habitat quality usually correlates positively to species richness. However, beside habitat limitation, species presence-absence

may result from dispersal limitation. Here, we tested the relative importance of dispersal and habitat limitation, using forest continuity and stand maturity as surrogates, on saproxylic beetle species. Forest continuity relies on the maintenance of a forest cover over time, while stand maturity relies on the presence of old-growth habitat features. The relationship was evaluated based on a stratified and balanced sampling design crossing forest continuity and stand maturity. Forty montane beech-fir forests in the French Prealps were sampled from June to October 2014. A total of 309 saproxylic beetle species (range : 40-122 species per site) were captured using flight-interception traps and Winkler-Berlese extractors. Trait-based approach was used to explore the response of low vs high-dispersal and directly vs indirectly associated to dead wood resources species to forest continuity and stand maturity. We found that stand maturity was powerful to describe variation in saproxylic beetle species richness and abundance. Overall, species were significantly more diversified in overmature stands than in mature ones and were mostly influenced by variables related to dead wood features. However, contrary to our hypothesis, beetles diversity was not influenced by forest continuity and associated variables, even for low-dispersal species. Our study outlines the significance of habitat limitation, especially stand maturity features related to dead wood, in shaping biodiversity patterns of saproxylic beetles in mountain forests.

Keywords : Biodiversity patterns, forest continuity, stand maturity, habitat limitation, dispersal limitation, mountain forest, saproxylic beetles

A.3 Résumés des publications de transfert écrite et co-écrites

A.3.1 Vallauri *et al.*, 2015

Vallauri, D., Rossi, M., Cateau, E. (2015) La nature en forêt : qualités clés à conserver. *Revue Forestière Française*. LXVII, 157–172.

La biodiversité et les processus fonctionnels de l'écosystème dépendent en forêt de qualités écologiques élémentaires que l'on retrouve spontanément dans les forêts naturelles, à savoir : diversité des espèces, des peuplements et des habitats associés ; indigénat des arbres et des autres espèces participant à l'écosystème ; complexité de la structure du peuplement ; microhabitats et habitats d'espèces ; maturité du peuplement ; complétude du cycle sylvigénétique ; continuité dans l'espace ; ancienneté de l'état boisé (continuité dans le temps). Cet article se propose de présenter succinctement les qualités écologiques clés, puis de réfléchir aux modifications induites par la gestion, et de discuter les nouveaux outils de conservation développés en faveur de certaines d'entre elles (rétention de bois mort, réseau d'îlots de vieux bois...). Il se termine sur quelques perspectives pour une gestion véritablement durable.

A.3.2 Cateau *et al.*, 2015

Cateau, E., Parrot, M., Roux, A., Reyna, K., Rossi, M. (2015) Mettre en œuvre un réseau d'îlots de vieux bois : Test d'une méthode dans la Réserve de biosphère du mont Ventoux. *Forêt méditerranéenne*. XXXVI(1), 23–36.

Le réseau d'îlots de vieux bois est un outil nouveau pour conserver notamment la riche biodiversité cavicole et saproxylique. Après avoir analysé la littérature, une méthodologie générique de mise en oeuvre, organisée en sept étapes, est proposée, ainsi que des outils pratiques. Elle est testée dans le mont Ventoux. Un scénario défini de façon participative conduit à un réseau d'îlots de sénescence fondé sur des indicateurs de naturalité (indigénat, maturité, ancienneté, connectivité), de même qu'une approche centrée sur les espèces, le manque à gagner économique et la sécurité du public. La surface du réseau d'îlots est limitée à 3% de la surface de la forêt. La méthode ELECTRE est utilisée pour classer les 132 îlots pré-repérés, au regard du scénario élaboré. 74 îlots sont retenus pour le réseau. Les valeurs écologiques sont maximisées. Le manque à gagner est minimisé (66% des îlots retenus présentent un manque à gagner < 20 euro/ha/an). La révision de l'aménagement de la forêt domaniale du Ventouret en 2012 a permis la mise en place de quatre premiers îlots, dont un a été financé par Natura 2000. La méthode permet de bien évaluer et hiérarchiser l'intérêt de chaque îlot et de discuter la notion de réseau. Elle est disponible pour être confrontée à des contextes écologiques variés.

A.3.3 Rossi *et al.*, 2014

Rossi, M., Bardin, P., Cateau, E., Vallauri, D. (2014) **Aperçu sur les forêts anciennes et matures de Méditerranée française et des montagnes limitrophes : Enjeux pour la conservation de la nature. Forêt méditerranéenne. XXXV(4), 409–422.**

Cet article propose un aperçu de la naturalité de 52 peuplements représentatifs de la diversité des hauts lieux forestiers de 15 départements du sud de la France. En moyenne, ils sont caractérisés par une diversité des arbres élevée (> 5 espèces, à l'exception notable de quelques hêtraies); une grande densité de microhabitats; une structure irrégulière; une surface terrière > 25 m²/ha; un âge du peuplement avancé; un nombre de très très gros bois (TTGB) et un volume de bois mort parfois respectivement > 10 TTGB/ha et > 50 m³/ha; une dynamique dominée par les dryades, mais avec une sylvigénèse souvent incomplète. L'empreinte humaine est généralement faible après 1960 mais importante auparavant (pâturage, charbonnage, etc.). La non exploitation du bois est attestée depuis 1880 à La Massane, 1886 à Comus et 1897 à Lente. Les analyses conduisent à l'ordination des peuplements suivant leur naturalité relative. Ceux de plus haute naturalité sont des sapinières ou hêtraies-sapinières (Bois noir de Breil, Zonza, Bois du Chapitre) ou hêtraie (Ventoux, Zicavo, La Massane). Pour les autres habitats, la chênaie verte du Fango–Omita et la chênaie blanche de Montchamp à Païolive sont à remarquer. Ces résultats ouvrent une discussion et des perspectives d'application à la gestion, qu'elle soit productiviste, ou conservatoire.

Annexe B

Liste des coléoptères saproxyliques aptères de France métropolitaine

Remarque importante : La liste suivante a été réalisée en fonction des connaissances en date du 14/01/2016 et est susceptible d'évoluer

Tableau B.1 – Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016

Famille	Sous famille	Espèce (Tronquet, 2014)	Individus échantillonnés	
			Midi-Pyrénées	Alpes
ALEXIIDAE		<i>Sphaerosoma globosum</i> (Sturm, 1807)	-	11
ALEXIIDAE		<i>Sphaerosoma pilosum</i> (Panzer, 1793)	1	40
ALEXIIDAE		<i>Sphaerosoma quercus</i> Samouelle, 1819	-	150
ALEXIIDAE		<i>Sphaerosoma reitteri</i>	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus coloratus</i> Bonadona, 1987	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus dictyoderus</i> Doderò, 1900	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus diecki</i> Reitter, 1875	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus distinctus</i> Doderò, 1900	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus duodecimstriatus</i> (Muller, 1821)	1	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus fallax</i> Orousset & Vincent, 2010	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus gallicus</i> Reitter, 1922	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus kiesenwetteri</i> (Reitter, 1881)	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus planicollis</i> Fairmaire, 1869	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus reitteri</i> Ganglbauer, 1899	-	-
BOTHRIDERIDAE	ANOMMATINAE	<i>Anommatus semistriatus</i> Coiffait, 1984	-	-
CARABIDAE	HARPALINAE	<i>Philorhizus sigma</i> P. Rossi, 1790	-	-
CERAMBYCIDAE	LAMIINAE	<i>Herophila tristis</i> (Linnaeus, 1767)	-	-
CERAMBYCIDAE	LAMIINAE	<i>Lamia textor</i> (Linnaeus, 1758)	-	-
CERAMBYCIDAE	LAMIINAE	<i>Morimus asper</i> (Sulzer, 1776)	-	-
CERAMBYCIDAE	LAMIINAE	<i>Parmena balteus</i> (Linnaeus, 1767)	-	10
CERAMBYCIDAE	LAMIINAE	<i>Parmena mer gallii</i> Sama, 1984	-	-
CERAMBYCIDAE	LAMIINAE	<i>Parmena unifasciata</i> (Rossi, 1790)	-	-
CERAMBYCIDAE	SPONDYLIDINAE	<i>Drymochares truquii</i> Mulsant, 1847	-	-
CERAMBYCIDAE	SPONDYLIDINAE	<i>Saphanus piceus</i> (Laicharting, 1784)	-	-
CURCULIONIDAE	COSSONINAE	<i>Cotaster (Cotaster) cuneipennis</i> (Aubé 1850)	-	-
CURCULIONIDAE	COSSONINAE	<i>Cotaster (Cotaster) uncipes</i> (Boheman 1838)	-	-
CURCULIONIDAE	COSSONINAE	<i>Echinomorphus ravouxi</i> (Jacquet 1889)	-	-

Tableau B.1 – Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016

Famille	Sous famille	Espèce (Tronquet, 2014)	Individus échantillonnés	
			Midi-Pyrénées	Alpes
CURCULIONIDAE	COSSONINAE	<i>Pselactus caoduroi</i> Osella, 1986	-	-
CURCULIONIDAE	COSSONINAE	<i>Pselactus spadix</i> (Herbst, 1795)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) camelus</i> (Fabricius 1792)	5	13
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) dieckmanni</i> Péricart 1989	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) echinatus</i> (Germar 1824)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) fallax</i> Boheman 1844	12	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) lemur</i> (Germar 1824)	690	1
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) micros</i> Dieckmann 1982	-	91
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) misellus</i> Boheman 1844	632	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) parvulus</i> Boheman 1837	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) ptnoïdes</i> (Marsham 1802)	55	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) setulipennis</i> Desbrochers 1871	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) temperei</i> Péricart 1987	-	36
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles (Acalles) tibialis</i> (Weise 1891)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acalles dubius</i> A. Solari & F. Solari 1907	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acallocrates denticollis</i> (Germar 1824)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Acallocrates minutusquamosus</i> (Reiche 1861)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Coloracalles humerosus</i> Fairmaire 1862	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Coloracalles pulchellus</i> H. Brisout 1864	16	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Echinodera (Dieckmannia) ochsi</i> (F. Solari 1952)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Echinodera (Dieckmannia) pergalloi</i> (Chevrolat 1863)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Echinodera (Echinodera) incognita</i> (Hoffmann 1956)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Echinodera (Rutera) hypocrita</i> (Boheman, 1837)	36	5
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Kyklioacalles (Kyklioacalles) interpositus</i> (Frieser 1955)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Kyklioacalles (Kyklioacalles) provincialis</i> (Hoffmann 1960)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Kyklioacalles aubei</i> Boheman 1837	-	95
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	<i>Kyklioacalles characivorus</i> Stueben, 2005	-	-

Tableau B.1 – Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016

Famille	Sous famille	Espèce (Tronquet, 2014)	Individus échantillonnés	
			Midi-Pyrénées	Alpes
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Kyklioacalles fausti Meyer, 1896	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Kyklioacalles pyrenaicus (Boheman, 1844)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Onyxacalles henoni (Bedel, 1888)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Onyxacalles luigionii (A. Solari & F. Solari, 1907)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Onyxacalles porcheti (Hoffmann, 1935)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Onyxacalles portusveneris (Mayet, 1903)	-	-
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Palaeoacalles navieresi Boheman 1837	279	242
CURCULIONIDAE	CRYPTORHYNCHINAE	Palaeoacalles roboris Curtis 1834	1	-
CURCULIONIDAE	ENTIMINAE	Sciaphilus costulatus Kiesenwetter 1851	6	-
CURCULIONIDAE	MOLYTINAE	Anchonidium (Anchonidium) unguiculare (Aubé 1850)	2193	-
CURCULIONIDAE	MOLYTINAE	Aparopion chevrolati Jacquelin du Val, 1855	486	-
CURCULIONIDAE	MOLYTINAE	Aparopion suturidens Reitter 1891	-	-
CURCULIONIDAE	MOLYTINAE	Hyperomorphus asperatus Ferris 1869	-	-
CURCULIONIDAE	MOLYTINAE	Mitoplithus caliginosus (Fabricius 1775)	5	-
CURCULIONIDAE	MOLYTINAE	Trachodes (Trachodes) hispidus (Linnaeus, 1758)	-	3
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella (Cartoderema) vincenti Johnson,2007	6	51
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella argus (Reitter, 1884)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella besucheti Vincent, 1994	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella clathrata (Mannerheim ,1844)	2619	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella corsica Vincent, 1990	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella costulata (Reitter ,1877)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella elegans (Aubé ,1850)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella filiformis (Gyllenhal, 1827)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella filum (Aubé, 1850)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella huguettae Vincent, 1991	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella parilis (Rey ,1889)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	Dienrerella pilifera (Reitter ,1875)	-	-

Tableau B.1 – Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016

Famille	Sous famille	Espèce (Tronquet, 2014)	Individus échantillonnés Midi-Pyrénées	Alpes
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	<i>Dienarella ruficollis</i> (Marsham, 1802)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	<i>Dienarella schueppeli</i> (Reitter, 1881)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	<i>Dienarella separanda</i> (Reitter, 1887)	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	<i>Metophthalmus</i> (<i>Bonvouloiria</i>) <i>niveicollis</i> Du Val, 1859	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	<i>Metophthalmus</i> (<i>Metophthalmus</i>) <i>hispanicus</i> Reitter, 1908	-	-
LATRIDIIDAE	LATRIDIINAE	<i>Metophthalmus</i> (<i>Metophthalmus</i>) <i>ragusae</i> Reitter, 1875	-	-
MYCETOPHAGIDAE	ESARCINAE	<i>Esarcus</i> (<i>Entoxylon</i>) <i>abeillei</i> (Ancey, 1870)	-	-
MYCETOPHAGIDAE	ESARCINAE	<i>Esarcus</i> (<i>Entoxylon</i>) <i>baudii</i> Seidlitz, 1889	-	-
PTINIDAE	DORCATOMINAE	<i>Anitys rubens</i> (Hoffmann, 1803)	-	-
PTINIDAE	PTININAE	<i>Gibbium aequinoctiale</i> Boieldieu, 1854	-	-
PTINIDAE	PTININAE	<i>Gibbium psylloides</i> Czenpinski, 1778	-	-
PTINIDAE	PTININAE	<i>Ptinus</i> (<i>Cyphoderes</i>) <i>bidens</i> Olivier, 1790	39	-
STAPHYLINIDAE	DASYCERINAE	<i>Dasycerus sulcatus</i> Brongniart, 1800	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Claviger duvali</i> Saulcy, 1863	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Claviger longicornis</i> Müller, 1818	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Claviger piochardi</i> Saulcy, 1874	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Claviger pouzaui</i> Saulcy, 1862	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Claviger revelierei</i> Saulcy, 1874	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Claviger testaceus</i> Preysslér, 1790	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Pselaphogenius longipalpis</i> (Kiesenwetter, 1850)	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Pselaphostomus auriculatus</i> Orousset, 2007	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Pselaphostomus diecki</i> (Saulcy, 1870)	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Pselaphostomus kiesenwetteri</i> (Reitter, 1882)	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Pselaphostomus pyrenaicus</i> Besuchet, 1961	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Pselaphostomus revelierei</i> (Reitter, 1882)	-	-
STAPHYLINIDAE	PSELAPHINAE	<i>Pselaphostomus stussneri</i> stussneri (Saulcy, 1881)	-	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	<i>Accanthopus velikensis</i> (Piller & Mitterpacher, 1783)	-	-

Tableau B.1 – Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016

Famille	Sous famille	Espèce (Tronquet, 2014)	Individus échantillonnés	
			Midi-Pyrénées	Alpes
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Dendarus coarcticollis (Mulsant, 1854)	-	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Nalassus alpirgradus (Fairmaire, 1883)	-	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Nalassus assimilis (Küster, 1850)	-	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Nalassus dryadophilus (Mulsant, 1854)	-	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Nalassus ecoffeti (Küster, 1850)	52	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Nalassus genei (Gené, 1839)	-	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Nalassus harpaloides (Küster, 1850)	-	-
TENEBRIONIDAE	TENEBRIONINAE	Nalassus laevioctostriatus (Goeze, 1777)	20	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Coxelus pictus (Sturm, 1807)	-	363
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Diodesma denticincta Abeille de Perrin, 1899	-	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Diodesma subterranea Latreille, 1829	-	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Langelandia anophthalma Aubé, 1842	99	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Langelandia excavata (Reitter, 1912)	-	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Langelandia exigua Perris, 1869	-	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Langelandia incostata Perris, 1869	-	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Langelandia reitteri Belon, 1882	-	-
ZOPHERIDAE	COLYDIINAE	Lyreus subterraneus Aubé, 1861	-	-

Annexe C

Comparaison des paysages de Grésigne, ses alentours et des Coteaux de Gascogne

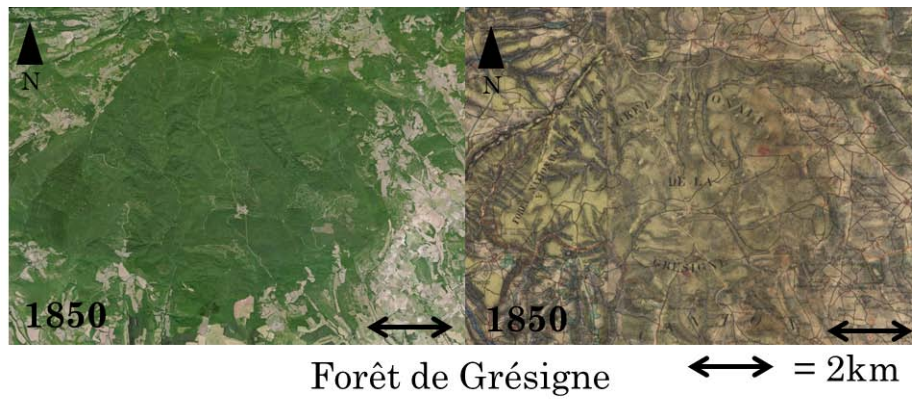


FIGURE C.1 – Photographies aériennes et cartes de l'état major de la forêt de Grésigne

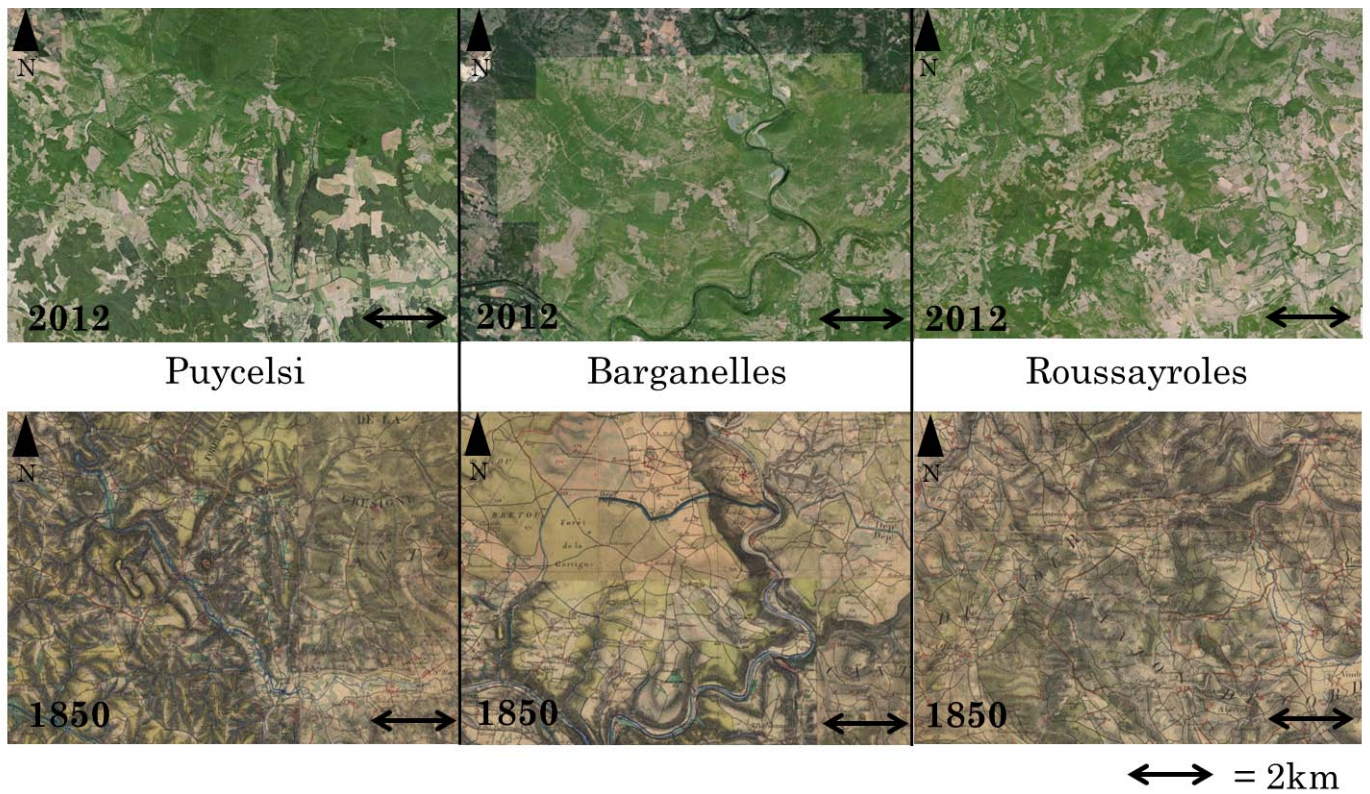


FIGURE C.2 – Photographies aériennes et cartes de l'état major des alentours de Grésigne

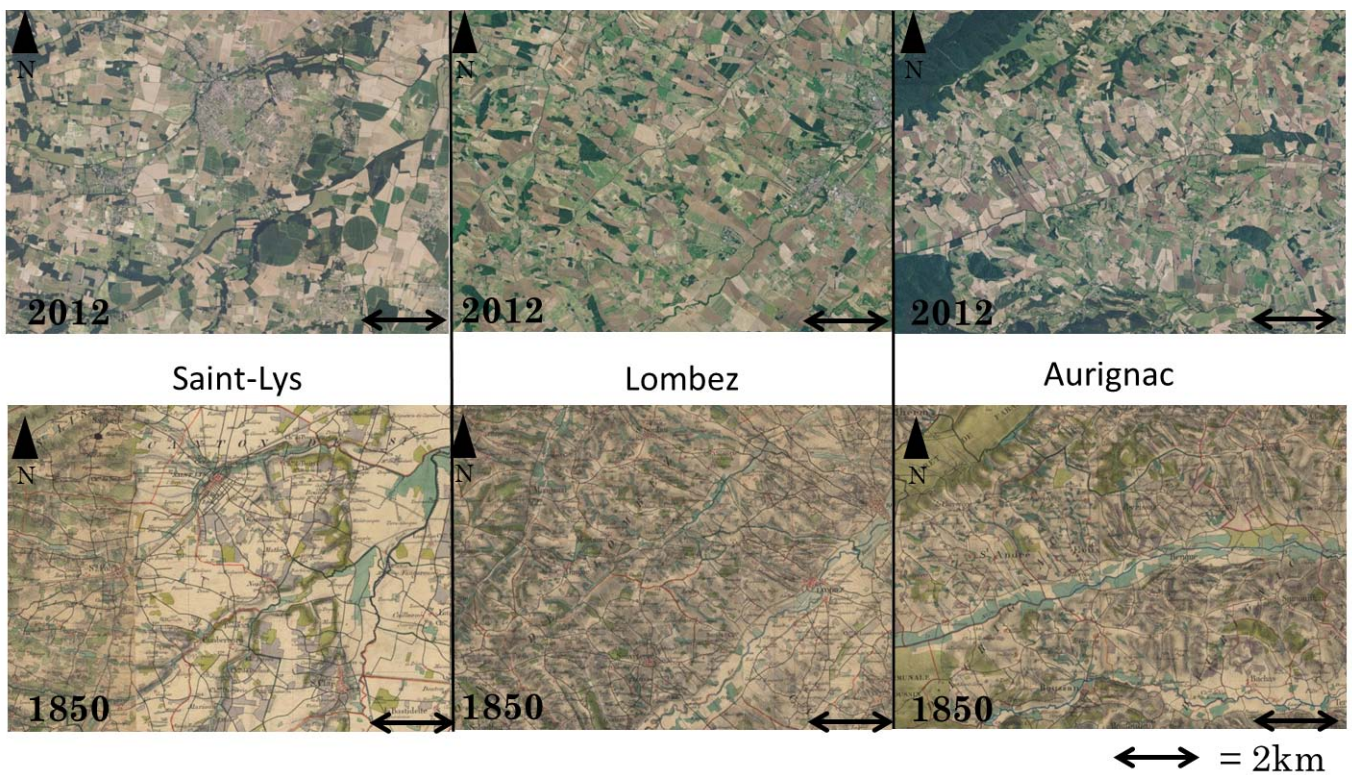


FIGURE C.3 – Photographies aériennes et cartes de l'état major des Coteaux de Gascogne

Annexe D

Manuscrit de l'article : Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation ? A case study in mountain mixed forest.

INTRODUCTION

Understanding the processes that shape local species composition and diversity is a fundamental question in ecology (Sutherland et al. 2013). Variability in local species diversity is usually assumed to reflect differences in environmental conditions. This approach relies on the ecological niche theory (Hutchinson 1957), where species-rich sites result from species coexistence through habitat heterogeneity and niche partitioning. However, beside habitat limitation, variability in local species diversity may result from dispersal limitation that constrain species movement toward suitable habitat (Pulliam 2000). Appreciate the relative influence of dispersal versus habitat limitations has implication for the conservation of biodiversity and management of ecosystems (Guisan and Thuiller 2005).

Species dispersal plays a fundamental role in ecosystem functioning through the colonization of newly available habitats and genetic flow (Clobert et al. 2012). Dispersal is closely related to spatio-temporal variations in resource availability, given that species tend to move from poor-quality to high-quality habitats (Lowe 2009). However, dispersal abilities vary within and between species groups, which can be related to species traits such flying versus flightless or wing loading for animals (Bouget et al. 2015). Depending on dispersal abilities and distance to habitat source, colonization of newly available habitats may take more or less time and explain absence of species from suitable habitats (Pulliam 2000).

Even for high dispersal species, the establishment ability in habitat patches indeed remains dependent on species-specific requirements. Species niche breadth highlights the ability of individual species to perform (i.e. growth, survival and reproduction) as a function of resource availability (Devictor et al. 2010). Generalist species are able to perform based upon a wide range of resources, whereas specialist species are able to perform based upon specific resources. Habitat quality may contribute to species presence-absence patterns (Pulliam 2000). High-quality habitat, by improving and diversifying resource availability, may support a greater diversity of species, including specialists. Variations in habitat quality, e.g. measured through habitat heterogeneity (e.g. Janssen et al. 2009) or successional gradient (e.g. Martikainen et al. 2000), provide thus a practical framework to study patterns of species diversity.

In forest ecosystems, forest continuity and stand maturity are two habitat qualities with contrasting effects on biodiversity. Forest continuity is related to the maintenance of a forest cover over time, regardless of stand maturity and forestry. Ancient forests are established for at least 200 years and recent forests are mainly agricultural areas afforested during the last 200 years (Hermy and Verheyen 2007). Comparatively to recent forest species, ancient forest species are usually more adapted to forest interior conditions and have short-distance dispersal abilities (Verheyen et al. 2003a, Sciama et al. 2009). To date, experimental studies testing the role of forest continuity in shaping communities structure have largely focused on plants (Hermy and Verheyen 2007) and only few studies have highlighted the relative importance of dispersal limitation induced by forest continuity on other taxa (e.g. Assmann 1999, Goßner et al. 2008, Buse 2012). Stand maturity is usually related to old-growth habitat features. In comparison to mature stands, overmature stands are characterized by a greater proportion of very large trees (e.g. Whitman and Hagan 2007), a larger abundance and diversity of dead wood (e.g. Meyer and Schmidt 2011) and tree-related microhabitats (e.g. Winter and Möller 2008). By enhancing habitat quality, overmature stands may improve species coexistence, especially for saproxylic species depending on specific dead wood resources (e.g. Stenbacka et al. 2010, Lassauce et al. 2012) and highlight the effect of habitat limitation on biodiversity patterns.

Using forest continuity as surrogate of dispersal limitation and stand maturity as surrogate of habitat limitation, we evaluated the relative importance of both limitations on saproxylic beetles diversity patterns. Saproxylic beetles represent a rich group of species that depend on dead wood for at least part of their lifecycle (Speight 1989). They are among the first organisms to colonize dying trees and, consequently, play a fundamental role in wood decomposition and nutrient cycling (Speight 1989, Siitonen 2001). Previous works have outlined that the diversity of saproxylic beetles is closely linked to dead wood quality and quantity (Lassauce et al. 2011, Lachat et al. 2012, Bouget et al. 2014) and that many species are more closely linked to specific dead wood features, such as tree species and diameter, stage of decay, and microhabitats (Jonsell et al. 2007, Brin et al. 2011, Bouget et al. 2013). Saproxylic beetles diversity may therefore respond to stand maturity. Moreover, dispersal abilities greatly vary among saproxylic species, i.e. between flightless and flying beetles. Since the probability of

colonization is a function of patch isolation in space and time (Clobert et al. 2012), forest continuity may allow better performance of low dispersal saproxylic species in ancient than in recent forests. This may suggest different response patterns of low and high dispersal species to environmental conditions (Lassau et al. 2005, Janssen et al. 2009) and distance to sources (Irmeler et al. 2010, Bouget et al. 2015).

Based upon a sampling design crossing forest continuity and stand maturity, we quantified the relative contribution of dispersal and habitat limitation on saproxylic beetles richness and abundance. Trait-based approach using information on morphological and life history was used to build species groups. This approach, rarely apply to terrestrial invertebrates (Fountain-Jones et al. 2015), is useful to relate mechanisms behind species response to ecological factors (Verheyen et al. 2003b). We then studied the response of (i) total, (ii) low and high-dispersal and (iii) microhabitat and dead wood associated species diversity to forest continuity and stand maturity. To reveal whether patterns of biodiversity differ according to theoretical predictions, we explored the two following hypotheses:

(1) Forest continuity induces dispersal limitation from habitat sources, i.e. ancient forests, to newly available habitats, i.e. recent forests. This limitation may especially influence low-dispersal saproxylic species, as compared to high-dispersal species, and may be a function of isolation from habitat sources. Regardless of stand maturity, i.e. habitat limitation, we hypothesized that richness and abundance of low-dispersal species increase from recent to ancient forests and that distance and proportion of ancient forests in the surrounding landscape are key parameters to explain diversity patterns.

(2) Stand maturity induces habitat limitation between homogeneous habitats, i.e. mature stands, and heterogeneous habitats, i.e. overmature stands. This limitation may influence specialist and generalist saproxylic species and may be drive above all by resource availability. Regardless of forest continuity, i.e. dispersal limitation, we hypothesized that richness and abundance of microhabitat and dead wood associated species increase from mature to overmature stands and that deadwood quantity and quality are key parameters to explain diversity patterns.

MATERIALS and METHODS

Study area and sampling design

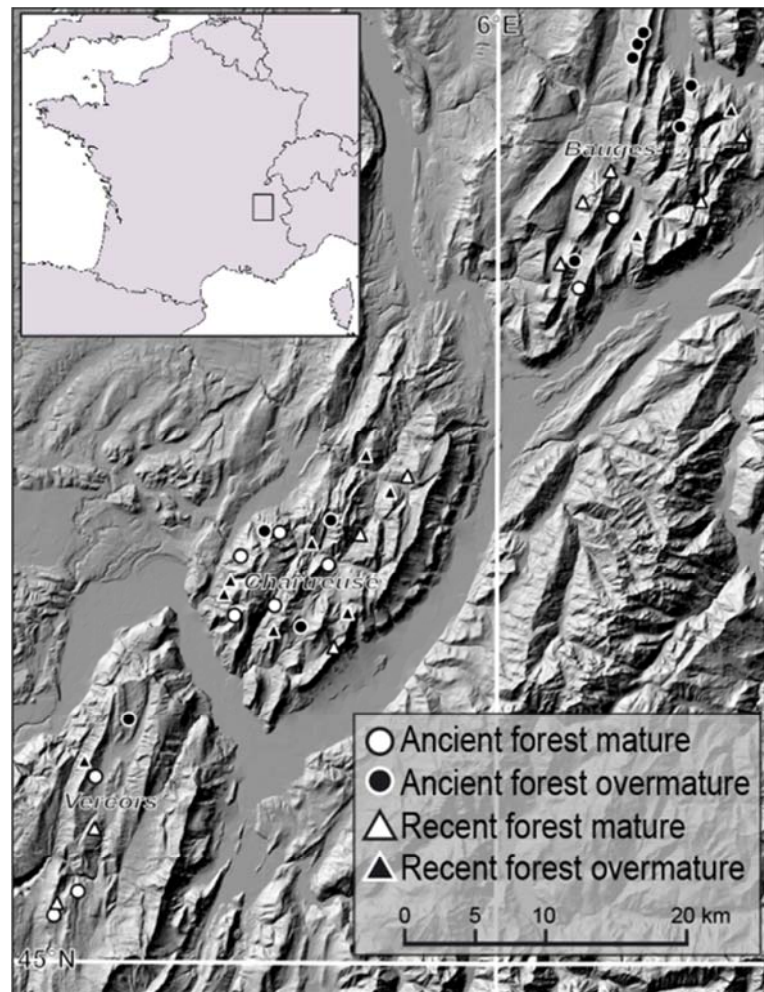
The study was carried out in the French Prealps, west of the Alps Mountains (Figure 1). The area belongs to the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges (three Regional Natural Parks) characterized by a limestone substratum and a temperate climate, with annual rainfall of 1400 mm and an average temperature of 8.8°C (Bigot and Rome 2010).

Landscapes are mainly covered by forests (63%) among which beech-fir stands are the most widespread. Owing to topographic and social constraints, forest management has been quite extensive and several forest stands have not been managed for decades.

We sampled 40 sites in 2014, located in montane beech-fir forest, at an altitude of 800 – 1500 m. Dominant tree species are European beech *Fagus sylvatica*, silver fir *Abies alba* and Norway spruce *Picea abies*.

Our stratified and balanced sampling design crossed forest continuity and stand maturity. Forest continuity was characterized using 1:40 000 État-Major maps of France, charted in the middle of the 19th century, and 1:10 000 up-to-date vegetation maps of the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges. Forest covers overlapping in both maps were considered as ancient forests (AF, n=20), while forest covers overlapping with crop, meadows or mountain grazing in the État-Major maps were considered as recent forests (RF, n=20). Stands were

Figure 1: Study area and distribution of sampling sites among ancient and recent forests and mature and overmature stands in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France.



classified into mature (n=20) or overmature (n=20), using stand attribute measurements (Table 1). To improve independence of observations and avoid edge influence (Harper et al. 2005), sites were established >1.2 km from any other sampling site, >5 ha ancient or recent forest stands and >68 m from the nearest stand edge in a visually homogeneous part.

Variables	Description	Mean (\pm SD)	Range
lati	Latitude in decimal degrees	45.43 (\pm 0.22)	45.04-45.79
long	Longitude in decimal degrees	5.87 (\pm 0.26)	5.46-6.29
alti	Altitude in meters	1155 (\pm 156)	799-1453
slope	Slope in percentage	23.92 (\pm 7.33)	5-38
expo	Exposition in degrees	221 (\pm 107)	8-350
Stand maturity variables measured at stand scale			
Gbeech	Beech basal area in m ²	1.47 (\pm 0.95)	0-4.17
Gfir	Fir basal area in m ²	3.13 (\pm 2.22)	0.33-11.51
Gspruce	Spruce basal area in m ²	1.27 (\pm 1.16)	0-4.17
Ntreesclasses	Number of diameter classes of standing trees	21.57 (\pm 3.03)	16-28
Nltrees	Number of living trees per hectare	101.00 (\pm 44.67)	34-215
Nvlargetrees	Number of very large living trees (DBH > 62.5 cm)	3.40 (\pm 3.72)	0-16
Vollargecwd	Volume of large logs (BD > 30 cm) in m ³	1.83 (\pm 2.91)	0-11.63
Nlargetsnags	Number of large snags (DBH > 30 cm)	1.60 (\pm 2.15)	0-8
Alphacwd	Diversity of dead wood types	11.68 (\pm 7.89)	0-38
Alphamh	Diversity of trees microhabitats	2.40 (\pm 1.90)	0-7
Forest continuity variables measured at landscape scale			
PropForest	Forest proportion within a 500 m radius in percentage	90.2 (\pm 10.4)	66.7-100
PropBF	Beech-fir proportion within a 500 m radius in percentage	78.8 (\pm 17.5)	40.1-100
PropAncient	Ancient forest proportion within a 500 m radius in percentage	62.7 (\pm 30.6)	0-100
ComplexForest	Perimeter-area ratio of forest cover	0.0065 (\pm 0.0033)	0.0040-0.0168
DistForest	Distance to the nearest forest edge in meters	292 (\pm 205)	68-960
DistPatch	Distance to the nearest ancient/recent edge in meters	317 (\pm 323)	45-1247

Table 1. Description of forest continuity and stand maturity variables used to model saproxylic beetle richness in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France (BD = basal diameter, DBH = diameter at breast high).

Insect sampling and species traits

Insects were collected using two sampling methods at each site: flight-interception traps (FIT) efficient at capturing flying beetles and Winkler-Berlese extractors (WBE) of litter samples efficient at capturing flightless soil-dwelling beetles. Three replicates of flight-interception traps, located approximately 30 m apart and 1.5 m above the ground, were installed in each stand, for a total of 120 traps, installed from end May to end of August 2014. Each trap consisted of two perpendicular intercepting transparent plastic panes (40–60 cm), for a cumulative panel area of 1

m², with a funnel below leading to collecting vials, filled with mixture of 50% propylene glycol, 50% water and detergent for insect killing and preservation. Flight-interception traps were emptied monthly. Flightless beetles were sampled by litter sifting using 0.5 cm mesh Winkler bags. In each stand, a total of six liters of litter samples was collected at the basis of the six largest living trees trunks: two beech, two fir and two spruce trees. Litter sifting was conducted from 29 September to 3 October 2014 and insects were extracted at the laboratory using Berlese funnels during a month. Except for rove beetles (Staphylinidae), most saproxylic beetles were identified to the species or genus level, depending on the available information in the literature and our identification skills. Although Staphylinidae is one of the most diversified beetle families, its identification at the species level is firmly hard and time-consuming. Moreover, saproxylic species richness and composition, with or without staphylinids, congruently respond to stand and landscape gradients (Parmain et al. 2015). Identifications were done by experts from Irstea and for Ciidae, Scolytinae and flightless Curculionidae by independent experts.

Species traits related to dispersal abilities and ecological requirements were computed for saproxylic species using available information in the FRISBEE database (Bouget et al. 2008). We considered flightless beetles (brachypterous and apterous) as low dispersal species (LDsp) and flying beetles (macropterous) as high dispersal species (HDsp); lignivorous beetles as dead wood associated species (DWAsp) and fungicolous, cavicolous and succicolous beetles as microhabitat associated species (MHAsp).

Characterization of sampling sites

At the stand scale, sites were characterized using a specific protocol comprised a 10m-radius and a 20m-radius subplot. Within the 10 m radius subplot (area: 314 m²) standing living and dead trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 7.5 cm, coarse woody debris with diameter ≥ 7.5 cm at base and ≥ 1 m in length, and stumps with diameter ≥ 7.5 cm were recorded. Within the 20 m radius (area: 1256 m²) standing living and dead trees with DBH ≥ 30 cm, coarse woody debris with diameter ≥ 30 cm at base and ≥ 1 m in length, and stumps with diameter ≥ 30 cm were recorded. For each standing and lying trunk, tree species was determined whenever possible and tree microhabitats (cavities, sporophores of saproxylic fungi, ivy, sap runs, missing bark, cracks and shelter bark) were recorded whenever present. For coarse woody debris, the diameter

at both ends and in the middle section and the length were recorded. Only the portion of debris located inside the plots was considered. For snags, logs and stumps, five decay stages were estimated based on resistance to tree caliper penetration: (I) hard wood, (II) caliper penetration $< 1/4$ of the tree diameter, (III) caliper penetration $< 1/2$ but $> 1/4$ of the tree diameter, (IV) caliper penetration $< 3/4$ but $> 1/2$ of the tree diameter, (V) caliper penetration $> 3/4$ of the tree diameter.

At the landscape scale, a Geographic Information System (GIS), managed with ArcGIS 10.1 (Environmental Systems Research Inst., Redlands, CA, USA) was used to characterize the geographic context within a 500 m radius around each sampling site. We used local scale vegetation maps, based on CORINE Biotopes classification (Bissardon et al. 1997), provided by Regional Natural Parks to describe forest stand types and landscape composition around each plot.

Environmental variables

At the stand scale, latitude, longitude, altitude, exposition and slope were recorded at the center of the plots. Number of diameter classes was calculated using 2 cm classes and dead wood diversity was estimated as the number of combinations formed by position (snags versus logs), species, decay classes and 2 cm diameter classes, within the 20 m radius plot (Table 1). Limits used to categorized tree diameters were those recommended by French forest managers in mountain areas, i.e. small tree DBH < 27.5 cm; medium tree DBH ≤ 42.5 cm; large tree DBH ≤ 62.5 cm; very large tree DBH > 62.5 cm (Gauquelin and Courbaud (eds) 2006).

At the landscape scale, variables based on spatial composition and configuration were computed. Landscape composition refers to the relative proportion of forests, beech-fir stands and ancient forests within a 500 m radius around each sampling site, while landscape configuration refers to the spatial character of patches within the landscape, i.e. perimeter-area ratio and the distance to the nearest forest edge and to ancient/recent forests edge.

Statistical analysis

To assess spatial autocorrelation before data modelling, we used Moran's correlogram in the raw data and model residuals among sampling sites (nfc package, Bjørnstad 2013). Significance of Moran's I coefficient at each distance classes was evaluated using 999

permutations while overall significance of the correlogram was tested using Bonferroni's correction (Legendre and Legendre 1998).

Based upon data exploration (Zuur et al. 2010), independent variables with skewness >1 were log or log+1 transformed to approximate normal distribution. Distinction between mature and overmature stands was confirmed graphically using hierarchical cluster analysis (Ward method) based on the three first axes of a principal component analysis (cumulative projected inertia = 88.30%) (ade4 package, Dray and Dufour 2007). PCA was conducted considering four environmental variables: volume of large coarse woody debris (Nlargecwd), number of large snags (Nlargesnags), number of very large living trees (Nvlargetrees) and diversity of tree microhabitats (Alphamh). We then tested the significance of each environmental variable using a t-test with forest continuity and stand maturity as factors (Table 1).

At regional species pool scale (γ diversity), we estimated the performance of our sampling design by comparing the total number of species collected with the extrapolated species richness using incidence-based Chao estimator (vegan package, Oksanen et al. 2013) and used rarefaction curves to compare accumulation species richness among forest continuity, stand maturity and interaction (BiodiversityR package, Kindt and Coe 2005). At local diversity scale (α diversity), we tested whether richness and abundance patterns of saproxylic beetles were influenced by forest continuity, stand maturity and interaction using paired t-tests. We then investigated whether saproxylic beetle richness and abundance were predicted by habitat and landscape features, using 30 a priori biologically plausible candidate linear models. To avoid biasing estimates toward forest continuity or stand maturity, 10 models included variables describing forest continuity only, 10 models included variables describing stand maturity only, and 10 models included both types of variables. We used Poisson and negative binomial regressions to avoid statistical issues linked to count data overdispersion and controlled for multicollinearity among explanatory variables using variance inflation factors (car package, Fox and Weisberg 2011), i.e. only models with VIF <3 were considered (Zuur et al. 2010). To identify the most parsimonious regression model, we used Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (Burnham and Anderson 2002). Moreover, as recommended by Burnham and Anderson (2002), we used model averaging to estimate parameter and associated unconditional standard errors based on the

subset of top ranking models for which the sum of AIC_c weights reached ≥ 0.95 (MuMIn package, Barton 2015). To determine the relative importance of forest continuity versus stand maturity on saproxylic beetles, we compared the sum of AIC_c weights for models including forest continuity or stand maturity variables only, and those including both types of variables (Burnham and Anderson 2002). Analyses were performed using R version 3.1.2 (R Core Team 2014).

RESULTS

Forest continuity and stand maturity

Compared to recent forest sites, ancient forest sites were included in a matrix that contained more forest (PropForest, $t_{(df=38)} = 2.22$, $p = 0.032$), more beech-fir stands (PropBF, $t_{(df=38)} = 2.35$, $p = 0.023$) and more ancient forests (PropAncient, $t_{(df=38)} = 7.51$, $p < 0.001$) (Table 2). Ancient forest sites were also located at a greater distance from forest edge (DistForest, $t_{(df=38)} = 2.45$, $p = 0.018$) and included in patches with less complex shapes (ComplexForest, $t_{(df=38)} = -2.77$, $p = 0.008$) than recent forest sites.

Variables	Ancient Mean (\pm SD)	Recent Mean (\pm SD)	T.test	Mature Mean (\pm SD)	Overmature Mean (\pm SD)	T.test
Gbeech	1.42 (\pm 0.85)	1.53 (\pm 1.07)		1.80 (\pm 0.80)	1.15 (\pm 1.01)	*
Gfir	3.30 (\pm 2.28)	2.97 (\pm 2.21)		1.79 (\pm 1.15)	4.48 (\pm 2.24)	***
Gspruce	1.07 (\pm 1.04)	1.49 (\pm 1.27)		1.50 (\pm 1.28)	1.05 (\pm 1.01)	
Ntreesclasses	21.55 (\pm 3.05)	21.60 (\pm 3.10)		20.15 (\pm 2.35)	23.00 (\pm 3.03)	**
Nltrees	93.80 (\pm 40.66)	108.10 (\pm 48.32)		124.50 (\pm 46.94)	77.40 (\pm 26.92)	***
Nvlargetrees	3.35 (\pm 4.15)	3.45 (\pm 3.36)		0.60 (\pm 0.88)	6.20 (\pm 3.35)	***
Vollargecwd	2.47 (\pm 3.65)	1.20 (\pm 1.82)		0.31 (\pm 0.61)	3.36 (\pm 3.49)	***
Nlargesnags	1.95 (\pm 2.39)	1.25 (\pm 1.89)		0.35 (\pm 0.59)	2.85 (\pm 2.43)	***
Alphacwd	13.30 (\pm 9.70)	10.05 (\pm 5.33)		7.30 (\pm 4.46)	16.05 (\pm 8.23)	***
Alphamh	2.20 (\pm 2.07)	2.60 (\pm 1.76)		1.25 (\pm 1.02)	3.55 (\pm 1.90)	***
PropForest	93.72 (\pm 7.85)	86.73 (\pm 11.62)	*	88.06 (\pm 12.90)	92.39 (\pm 6.78)	
PropBF	84.99 (\pm 16.18)	72.61 (\pm 17.04)	*	77.13 (\pm 17.32)	80.48 (\pm 18.08)	
PropAncient	86.06 (\pm 10.71)	39.35 (\pm 25.65)	***	62.90 (\pm 32.09)	62.51 (\pm 29.86)	
ComplexForest	0.0052 (\pm 0.0014)	0.0079 (\pm 0.0041)	**	0.0073 (\pm 0.0042)	0.0058 (\pm 0.0018)	
DistForest	367.3 (\pm 243.4)	216.8 (\pm 125.2)	*	312.5 (\pm 234.8)	271.6 (\pm 175.5)	
DistPatch	386.1 (\pm 320.7)	249.7 (\pm 320.3)		335.2 (\pm 329.8)	300.5 (\pm 325.3)	

Table 2. Variation of forest continuity and stand maturity variables used to model saproxylic beetle richness in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France. Based on t-test, * = p value < 0.05, ** = p value < 0.01, *** = p value < 0.001.

Compared to mature stands, overmature stands were poorer in beech (Gbeech, $t_{(df=38)} = 2.22$, $p = 0.031$) but richer in fir (Gfir, $t_{(df=38)} = -4.766$, $p < 0.001$) (Table 2). Overmature stands

were also more heterogeneous (Ntreesclasses, $t_{(df=38)} = -3.32$, $p = 0.001$), with a greater number of very large trees (Nvlargetrees, $t_{(df=38)} = -7.23$, $p < 0.001$), a smaller number of stems (Nltrees, $t_{(df=38)} = 3.89$, $p < 0.001$) and a higher diversity of tree microhabitats (Alphamh, $t_{(df=38)} = -4.76$, $p < 0.001$) than mature stands. Dead wood compartment was more diversified (Alphacwd, $t_{(df=38)} = -4.18$, $p = 0.002$) and more important (Vollargecwd, $t_{(df=38)} = -3.85$, $p < 0.001$; Nlargesnags, $t_{(df=38)} = -4.46$, $p < 0.001$) in overmature stands than in mature stands.

Considering the interaction between forest continuity and stand maturity (Table 3), although not always significant, stand maturity associated variables showed similar variation patterns in recent and ancient forests. In addition, beech basal area (Gbeech_{ancient}, $t_{(df=18)} = 3.43$, $p = 0.003$) and volume of large logs (Vollargecwd_{ancient}, $t_{(df=18)} = -3.55$, $p = 0.002$) were more important in ancient overmature stands than in ancient mature stands while the number of diameter classes of standing trees (Ntreesclasses_{recent}, $t_{(df=18)} = -3.42$, $p = 0.003$) was more important in recent overmature stands than in recent mature stands. Moreover, none of the stand maturity parameters was significantly different between recent and ancient mature stands and between recent and ancient overmature stands.

Variables	Ancient forests		T.test	Recent forests		T.test
	Mature Mean (\pm SD)	Overmature Mean (\pm SD)		Mature Mean (\pm SD)	Overmature Mean (\pm SD)	
Gbeech	1.94 (\pm 0.84)	0.90 (\pm 0.47)	**	1.65 (\pm 0.77)	1.41 (\pm 1.34)	
Gfir	2.17 (\pm 1.07)	4.43 (\pm 2.65)	*	1.42 (\pm 1.16)	4.52 (\pm 1.90)	***
Gspruce	1.02 (\pm 0.98)	1.12 (\pm 1.14)		1.99 (\pm 1.40)	0.98 (\pm 0.93)	
Ntreesclasses	20.60 (\pm 2.07)	22.50 (\pm 3.66)		19.70 (\pm 2.63)	23.50 (\pm 2.32)	**
Nltrees	120.00 (\pm 40.58)	67.60 (\pm 17.86)	**	129.00 (\pm 54.41)	87.20 (\pm 31.58)	*
Nvlargetrees	0.30 (\pm 0.67)	6.40 (\pm 3.89)	***	0.90 (\pm 0.99)	6.00 (\pm 2.91)	***
Vollargecwd	0.18 (\pm 0.27)	4.75 (\pm 4.05)	**	0.44 (\pm 0.82)	1.97 (\pm 2.24)	
Nlargesnags	0.30 (\pm 0.48)	3.60 (\pm 2.41)	***	0.40 (\pm 0.70)	2.10 (\pm 2.33)	*
Alphacwd	7.50 (\pm 4.62)	19.10 (\pm 10.12)	**	7.10 (\pm 4.53)	13.00 (\pm 4.47)	**
Alphamh	1.10 (\pm 1.29)	3.30 (\pm 2.16)	*	1.40 (\pm 0.70)	3.80 (\pm 1.69)	***
PropForest	93.54 (\pm 8.84)	93.89 (\pm 7.20)		82.58 (\pm 14.36)	90.89 (\pm 6.35)	
PropBF	85.88 (\pm 14.02)	84.10 (\pm 18.83)		68.37 (\pm 16.32)	76.86 (\pm 17.51)	
PropAncient	88.35 (\pm 9.95)	83.78 (\pm 11.46)		37.46 (\pm 25.21)	41.24 (\pm 27.31)	
ComplexForest	0.0050 (\pm 0.0013)	0.0054 (\pm 0.0016)		0.0096 (\pm 0.0049)	0.0062 (\pm 0.0021)	
DistForest	393.4 (\pm 275.1)	341.3 (\pm 218.7)		231.7 (\pm 161.8)	201.9 (\pm 80.1)	
DistPatch	445.3 (\pm 336.2)	326.8 (\pm 310.4)		225.2 (\pm 299.5)	274.2 (\pm 354.3)	

Table 3. Variation of stand maturity variables as a function of forest continuity in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France. Based on t-test, * = p value < 0.05, ** = p value < 0.01, *** = p value < 0.001.

Diversity patterns of saproxylic beetles

A total of 309 saproxylic beetle species (18 729 individuals), belonging to 53 families were captured at the 40 sites; 285 saproxylic species (16 884 individuals) from 51 families were caught in FIT and 52 saproxylic species (1 845 individuals) from 17 families by WBE. Extrapolated species richness (Chao) indicated that saproxylic beetles species pool may encompass 385 (SD \pm 149) species, meaning that 80% of the saproxylic beetle diversity in the area was sampled.

The species pool of saproxylic beetles was much more influenced by stand maturity than by forest continuity. From sample-based rarefaction curves, overmature stands encompassed a pool of 281 (SD \pm 5.56) species versus 239 (SD \pm 5.04) species in mature stands and ancient forests encompassed a pool of 267 (SD \pm 5.34) versus 249 (SD \pm 5.06) species in recent forests. Interaction between forest continuity and stand maturity confirmed previous patterns: ancient overmature stands, i.e. 235 (SD \pm 5.37) species, being more diversified than ancient mature stands, i.e. 196 (SD \pm 5.03) species, and recent overmature stands, i.e. 216 (SD \pm 5.02) species, being more diversified than recent mature stands, i.e. 192 (SD \pm 4.96) species.

At local scale, diversity patterns of saproxylic beetles were influenced by stand maturity but not by forest continuity (Table 4). Total richness ($t_{(df=38)} = -2.69$, $p = 0.010$) and abundance ($t_{(df=38)} = -3.22$, $p = 0.002$), HDsp richness ($t_{(df=38)} = -2.60$, $p = 0.013$) and abundance ($t_{(df=38)} = -3.15$, $p = 0.003$), MHAsp richness ($t_{(df=38)} = -2.01$, $p = 0.050$) and abundance ($t_{(df=38)} = -2.59$, $p = 0.013$), DWAsp richness ($t_{(df=38)} = -2.67$, $p = 0.010$) and abundance ($t_{(df=38)} = -3.07$, $p = 0.003$) increased from mature to overmature stands. Considering the interaction between forest continuity and stand maturity, even though less significant, saproxylic beetles showed similar patterns of variation (Table 5). Total (Recent, $t_{(df=18)} = -2.10$, $p = 0.050$; Ancient, $t_{(df=18)} = -2.38$, $p = 0.028$) and HDsp abundance (Recent, $t_{(df=18)} = -2.08$, $p = 0.050$; Ancient, $t_{(df=18)} = -2.31$, $p = 0.033$) increased from mature to overmature stands in both recent and ancient forests, while MHAsp abundance ($t_{(df=18)} = -2.59$, $p = 0.013$) increased especially in ancient forests and DWAsp abundance ($t_{(df=18)} = -2.22$, $p = 0.039$) increased especially in recent forests.

Table 4. Mean (\pm SD) of dependent variables in relation to forest continuity and stand maturity in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France. Based on t-test, * = p value < 0.05, ** = p value < 0.01, *** = p value < 0.001.

Dependent variable	Forest continuity		T.test	Stand maturity		T.test
	Ancient	Recent		Mature	Overmature	
Total richness	75.1 (\pm 19.95)	72.8 (\pm 17.44)		66.6 (\pm 15.44)	81.3 (\pm 18.79)	*
Total abundance	457.8 (\pm 207.05)	478.6 (\pm 182.94)		379.8 (\pm 152.23)	556.6 (\pm 192.18)	**
LDsp richness	8.3 (\pm 1.90)	9.0 (\pm 2.44)		8.3 (\pm 2.16)	9.0 (\pm 2.21)	
LDsp abundance	38.4 (\pm 16.75)	44.9 (\pm 16.41)		39.6 (\pm 16.22)	43.6 (\pm 17.33)	
HDsp richness	66.4 (\pm 19.81)	63.0 (\pm 16.04)		57.8 (\pm 14.77)	71.6 (\pm 18.38)	*
HDsp abundance	419.1 (\pm 209.29)	432.5 (\pm 177.96)		339.6 (\pm 156.13)	512.0 (\pm 188.55)	**
MHAsp richness	12.0 (\pm 4.10)	11.3 (\pm 3.98)		10.4 (\pm 3.59)	12.9 (\pm 4.10)	*
MHAsp abundance	58.6 (\pm 33.22)	51.6 (\pm 21.01)		44.5 (\pm 18.50)	65.7 (\pm 31.49)	*
DWAsp richness	62.1 (\pm 16.50)	60.3 (\pm 13.86)		55.3 (\pm 12.65)	67.1 (\pm 15.24)	*
DWAsp abundance	395.6 (\pm 180.93)	422.5 (\pm 171.72)		332.1 (\pm 141.08)	486.0 (\pm 173.90)	**

Dependent variable	Ancient forest		T.test	Recents forests		T.test
	Mature	Overmature		Mature	Overmature	
Total richness	67.3 (\pm 19.04)	82.9 (\pm 18.50)		66.0 (\pm 11.83)	79.7 (\pm 19.94)	
Total abundance	368.3 (\pm 161.60)	547.3 (\pm 215.84)	*	391.3 (\pm 150.05)	566.0 (\pm 176.59)	*
LDsp richness	8.5 (\pm 1.78)	8.2 (\pm 2.10)		8.2 (\pm 2.57)	9.9 (\pm 2.08)	
LDsp abundance	38.4 (\pm 18.79)	38.4 (\pm 15.46)		40.9 (\pm 14.11)	48.9 (\pm 18.27)	
HDsp richness	58.5 (\pm 18.83)	74.3 (\pm 18.30)		57.2 (\pm 10.25)	68.9 (\pm 19.03)	
HDsp abundance	329.6 (\pm 172.05)	508.5 (\pm 212.35)	*	349.6 (\pm 147.09)	515.5 (\pm 173.02)	*
MHAsp richness	11.2 (\pm 4.02)	12.8 (\pm 4.24)		9.7 (\pm 3.13)	13.0 (\pm 4.19)	
MHAsp abundance	43.6 (\pm 18.09)	73.7 (\pm 38.72)	*	45.5 (\pm 19.83)	57.8 (\pm 21.32)	
DWAsp richness	55.2 (\pm 15.78)	69.1 (\pm 14.78)		55.4 (\pm 9.42)	65.2 (\pm 16.23)	
DWAsp abundance	322.3 (\pm 149.36)	469.0 (\pm 186.67)		342.0 (\pm 139.62)	503.0 (\pm 168.39)	*

Table 5. Mean (\pm SD) of dependent variables in relation to the interaction between forest continuity and stand maturity in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France. Based on t-test, * = p value < 0.05, ** = p value < 0.01, *** = p value < 0.001.

Key parameters driving richness and abundance of saproxylic beetles

Observed Moran's I in model residuals were non-significant for any of dependent variables, indicating that spatial patterns were accounted for by forest continuity and stand maturity variables.

Model ranking

Overall stand maturity models were far more powerful than forest continuity models to explain saproxylic beetle diversity patterns (Table 6). Total, HDsp, MHAsp and DWAsp richness were best predicted by stand maturity model # 1 (pseudo- R^2 ranges from 22% to 38%) and DWAsp abundance was best predicted by stand maturity model # 7 (pseudo- $R^2 = 23\%$). Total and HDsp abundance were best predicted by forest continuity and stand maturity model # 21 (pseudo- R^2 ranges = 29%), while MHAsp abundance was best predicted by model # 23 (pseudo- R^2 ranges = 37%). Although some of these models had strong support to explain diversity patterns of saproxylic beetles, model selection uncertainty remains, i.e. associated AIC_c weight and evidence ratio were relatively low. Inference was thus done using model averaging, ranging from the 5 to the 20 best models.

Dependent variable	Top-ranking	Type	k	AIC_c	W	R^2	ER
Total richness	1	Maturity	2	332.7	0.546	0.38	3.4
Total abundance	21	Continuity + Maturity	4	534.2	0.211	0.29	1.4
LDsp richness	31	Null	1	184.1	0.122	0.00	1.0
LDsp abundance	31	Null	1	339.3	0.124	0.00	1.3
HDsp richness	1	Maturity	2	329.5	0.525	0.37	3.4
HDsp abundance	21	Continuity + Maturity	4	534.9	0.239	0.29	1.4
MHAsp richness	1	Maturity	2	215.0	0.373	0.28	2.6
MHAsp abundance	23	Continuity + Maturity	4	367.3	0.421	0.37	4.0
DWAsp richness	1	Maturity	2	316.2	0.553	0.38	3.4
DWAsp abundance	7	Maturity	3	526.5	0.185	0.23	1.3

Table 6. Top-ranking models among 31 models predicting richness and abundance of saproxylic beetles in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains (France), as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AIC_c). Dependent variable, model number, related group model (continuity, maturity or both), number of estimated parameters including the intercept (k), AIC_c , AIC_c weight (W), adjusted R^2 and evidence ratio (ER), i.e. Akaike weight of best model/Akaike weight of second best model, are provided.

Model parameters

Forest continuity associated variables influenced especially abundance patterns of saproxylic beetles (Table 7). Total, HDsp, MHAsp and DWAsp abundance increased with the

proportion of beech-fir stand in the surrounding landscape (PropBF). Total, HDsp and MHAsp abundance decreased with increasing distance to forest edge (DistForest) and MHAsp abundance decreased with increasing distance to past forest edge (DistPastEdge). Stand maturity associated variables influenced positively both abundance and richness of saproxylic beetles (Table 7). Except for richness and abundance of LDsp, all dependent variables increased with the diversity of dead wood types (Alphacwd). MHAsp richness and abundance and HDsp richness increased with the number of large snags (Nlargesnags), while DWAsp abundance increased with the number of diameter classes of standing trees (Ntreesclasses). Other forest continuity and stand maturity associated variables had little influence on saproxylic beetle .

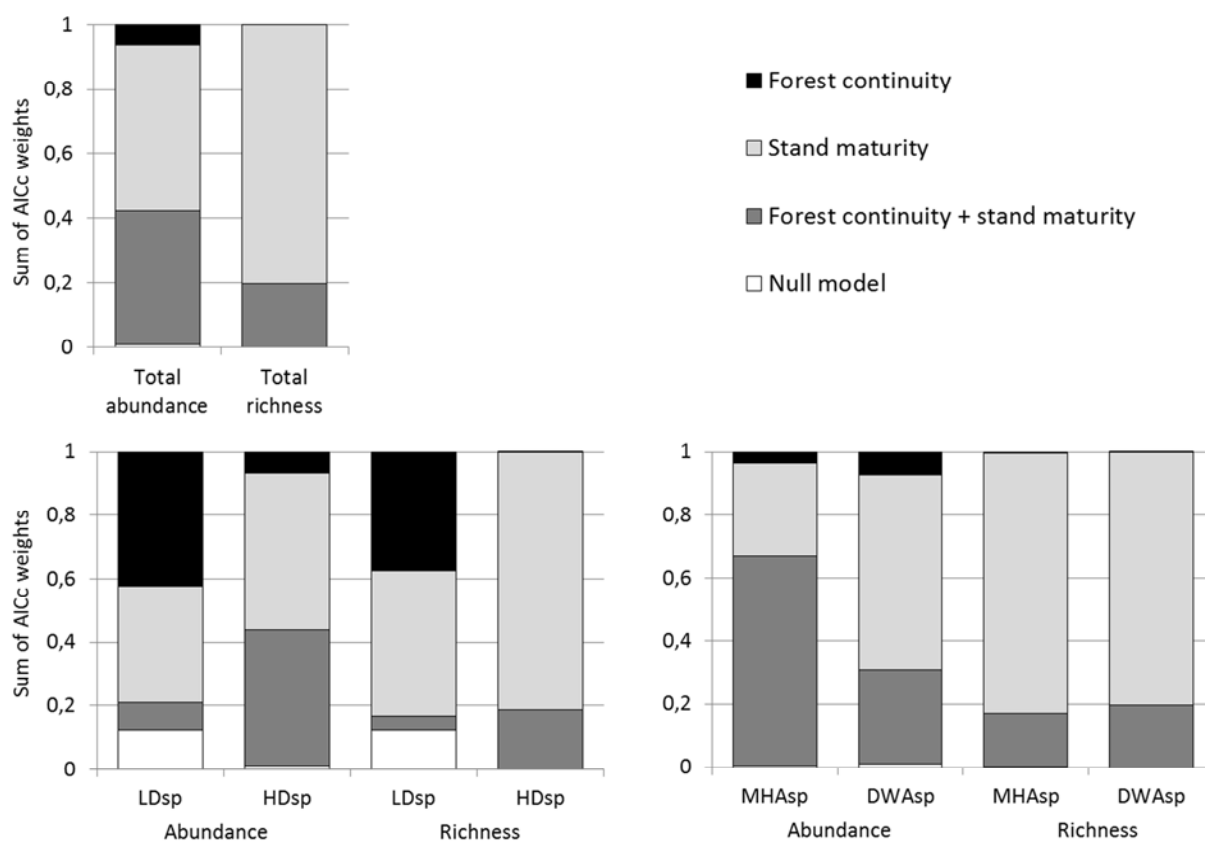
Variables	Species abundance					Species richness				
	Total	LDsp	HDsp	MHAsp	DWAsp	Total	LDsp	HDsp	MHAsp	DWAsp
Subset of models	19	20	19	15	20	5	19	6	10	5
Stand maturity	Ntreesclasses				+					
	Nlargetrees									
	Vollargecwd									
	Nlargesnags				+			+	+	
	Alphacwd	+		+	+	+		+	+	+
	Alphamh									
	PropForest									
Forest continuity	PropBF	+		+	+					
	PropAncient									
	ComplexForest									
	DistForest	-		-	-					
	DistPatch				-					

Table 7. Direction of significant forest continuity and stand maturity associated variables predicting richness and abundance of saproxylic beetles in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France. Model averaging was based on a subset of top ranking models (sum of AIC_c weights ≥0.95) and variables were considered as significant when their 95% confidence interval excluded 0.

Relative influence of forest continuity and stand maturity on saproxylic beetles

From the sum of AIC_c weights for models, richness patterns of saproxylic beetles were mostly influenced by stand maturity (Figure 2). For total, HDsp, MHAsp and DWAsp richness the cumulative AIC_c weight of stand maturity models was > 0.80. Moreover, five to seven of the top 10 models included only stand maturity variables. Remnant best models and AIC_c weights encompassed models with both stand maturity and forest continuity variables. In contrast, abundance patterns of saproxylic beetles were more heterogeneous. For total, HDsp, MHAsp and

Figure 2: Influence of parameters related to forest continuity and/or stand maturity on the richness and abundance of saproxylic beetles in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Alps mountains, France. Sums of AICc weights are provided for models based exclusively on forest continuity variables (10 models), on stand maturity variables (10 models) or on both types of variables (10 models) and null model.



DWAsp abundance relative influence of stand maturity was lower (ranges from 0.29 to 0.61) and models combining both stand maturity and forest continuity variables gain in importance (ranges from 0.29 to 0.66). For these dependent variables, cumulative AICc weight of forest continuity models was < 0.07 . Finally, richness and abundance of LDsp were best explained by the null model. None of the models and associated metrics (i.e. AICc weight) are thus of any inferential value.

DISCUSSION

Our results show that diversity patterns of saproxylic beetles were obviously shaped by habitat limitation. No evidence of dispersal limitation was found. As such, stand maturity models and associated variables performed much better than forest continuity and associated variables. Our findings are significant given that previous studies have emphasized the role of dispersal limitation as one of the main ecological mechanisms explaining difference in biodiversity patterns between ancient and recent forests (e.g. Verheyen et al. 2003a, Sciama et al. 2009). Moreover, key parameters related to dead wood diversity at stand scale and suitable habitat availability at

landscape scale appeared to be of major drivers of saproxylic beetles species richness and abundance in mountain mixed forests.

Contrary to our first hypothesis, no evidence of dispersal limitation was found, i.e. diversity patterns of saproxylic beetles were not influenced by forest continuity. This indicates that saproxylic beetles, even low-dispersal species, were able to disperse and colonize newly available habitats. Previous studies have reported a significant effect of forest continuity on plants (e.g. Sciama et al. 2009), ectomycorrhizal (e.g. Diedhiou et al. 2009), epiphytic bryophytes and lichens (e.g. Fritz and Brunet 2010) or carabids (e.g. Assmann 1999). For saproxylic beetles, studies are scarce and have reported that recent forests were related to species poor sites (Goßner et al. 2008, Irmeler et al. 2010, Buse 2012). Except from species accumulation curves, which indicated that ancient forests encompassed a larger species pool than recent forests, forest continuity had no significant effect on saproxylic beetles. Those differences may underline confounding effects between forest continuity and fragmentation, as most of the previous studies were conducted in fragmented landscapes. In the ecological context of the Prealps, landscapes are dominated by unfragmented forests and recent forests have colonized agricultural areas next to forest areas. Afforestation of adjacent ancient forests reduce the distance to habitat source and limit dispersal barrier into habitat matrix (Honnay et al. 2002). This may facilitate the colonization of recent forests by saproxylic beetles. Moreover, the assumption that flightless saproxylic beetles are dispersal-limited species is questionable. In Germany, Buse (2012) argued that six flightless saproxylic weevils (Curculionidae) may be considered as ancient forest relict species. Four of these species were recorded in our study – *Acalles lemur*, *Kyklioacalles navieresi*, *Echinodera hypocrite*, *Trachodes hispidus* – and all of them were present in both ancient and recent forests. Although flightless saproxylic weevils response to forest continuity may be more species-specific, the dispersal ability of these species is probably underestimated (Horák et al. 2013). This is especially true considering that flightless saproxylic weevils depend on twigs for their development (Heijerman 2004), which is not a limiting resource in mountain forests (Barbati et al. 2014). Flightless saproxylic beetles may be more dependent on environmental factors related to litter depth, soil moisture (Sroka and Finch 2006), altitude (Horák et al. 2013), climate and topography (Buse 2012).

Beside dispersal limitation, it has been argued that forest continuity influence biodiversity patterns through habitat limitation (Hermy and Verheyen 2007). Even for highly connected patches, differences in habitat characteristics between ancient and recent forests may persist for centuries, especially for chemical and physical soil properties (Dupouey et al. 2002, Dambrine et al. 2007). These differences in habitat quality can limit species establishment in newly available forests by recruitment limitation (Honnay et al. 2002). This long-lasting effects act directly on plant communities (Baeten et al. 2009) and indirectly on plant consumers (Goßner et al. 2008). Saproxylic beetles are expected to be more influenced by dead wood and stand structural attributes rather than by understory vegetation and soil properties. If stand maturity parameters are not controlled between ancient and recent forests (e.g. for Irmeler et al. 2010, Buse 2012), it may be hazardous to infer that differences in biodiversity patterns observed is related to dispersal limitation (Nordén et al. 2014). Our sampling design was dedicated to disassemble the relative effect of dispersal limitation from habitat limitation. Results showed that stand maturity was independent from forest continuity (Table 2). Habitat quality, in terms of dead wood resources and structural attributes, can thus be regarded as homogeneous between ancient and recent forests. Although forest continuity may have act on soil proprieties and associated plants communities, no effects were observed for saproxylic beetles. This indicates that, in mountain mixed forests, dispersal limitation is not a major driver in shaping saproxylic beetles diversity patterns.

Habitat limitation was powerful to explain variation in species diversity. In accordance with our second hypothesis, the richness and abundance of saproxylic beetles increased with stand maturity from the regional species pool scale to the local diversity scale. Although less significant, due to low power of the statistical tests, this pattern follows the same trend in both ancient and recent forests. This indicates that species requirements were best supported in overmature stands than in mature stands and that stand maturity allowed greater species coexistence regardless of forest continuity. This pattern may be related to resources availability diversification, given that habitat heterogeneity usually positively correlates to stand maturity (Franklin and Van Pelt 2004, McElhinny et al. 2005). In our sampling design, structural attributes such as the number of diameter classes of standing trees, the number of very large

living trees or the diversity of dead wood types (Table 2), strongly increased with stand maturity. Stand maturity may thus be viewed as a surrogate of habitat heterogeneity which is known to have significant effects on biodiversity patterns, e.g. for wood-inhabiting fungi (Junninen et al. 2006), epiphytic bryophytes (Dittrich et al. 2013), birds (Poulsen 2002) or mammals (Williams et al. 2002). For saproxylic beetles, numerous studies also reported a positive relationship between stand maturity and diversity patterns (e.g. Martikainen et al. 2000, Stenbacka et al. 2010, Lassauce et al. 2012). Our results are thus consistent with knowledge related to ecological niche theory and highlighted the significance of habitat limitation as a major driver in shaping biodiversity patterns.

At the stand scale, parameters related to stand maturity and especially those linked to dead wood compartment were relevant to explain species richness and abundance variation patterns. Although stand structural attributes have been pointed out as key parameters for saproxylic beetles, e.g. the density of large trees (Ranius and Jansson 2000, Grove 2002), our results highlighted that dead wood parameters were far more powerful to explain diversity patterns. Dead wood diversity is related to habitat diversity and allows the coexistence of a larger range of species, including specialist ones, through an increase in the heterogeneity of resources supply. The importance of dead wood diversity for saproxylic beetles has yet been pointed out in boreal (Økland et al. 1996, Siitonen 2001, Similä et al. 2003) and temperate forests (Brin et al. 2011, Bouget et al. 2013). In mountain mixed forests, the diversity of dead wood types was a key parameter for saproxylic beetles. However, contrary to our expectations, dead wood quantity was not as powerful to explain diversity patterns. While richness and abundance of microhabitat associated species were significantly influenced by large snags density, large logs volume had no significant effect on saproxylic beetles. Large logs volume has been pointed out as a key parameter for saproxylic species (e.g. Økland et al. 1996, Sverdrup-Thygeson 2001, Lachat et al. 2012, Bouget et al. 2014) and is a commonly used indicator for sustainable forest management (Forest Europe, UNECE and FAO 2011). Müller and Bütler (2010) stated that the amount and diversity of dead wood are usually correlated and consequently that it may be difficult to disentangle their relative influence. In mountain mixed forests as in others forests (Grove 2002, Similä et al. 2003, Bouget et al. 2013) the amount and diversity of dead wood were correlated ($R =$

0.75 in our data). Nevertheless, performances of dead wood diversity models were always better than dead wood amount models. As supported by a meta-analysis (Lassauce et al. 2011), our results confirm that dead wood diversity is of more importance than dead wood amount in shaping saproxylic diversity patterns in forest ecosystems.

At the landscape scale, parameters related to forest continuity had contrasting effects on saproxylic beetles and were relevant exclusively to explain abundance patterns. The proportion of beech-fir stands in the surrounding landscape increased the abundance of all dependent variables, except low-dispersal species, while the proportion of forests and ancient forests had no effect. This underlines the role of suitable habitat availability at larger scale for saproxylic beetles and emphasizes the importance of connectivity against temporal continuity (i.e. proportion of ancient forests). The abundance of many saproxylic species has been shown to increase with the proportion of suitable habitat at landscape scale in boreal forests (Gibb et al. 2006, Laaksonen et al. 2008). Those findings argue for larger source population available for colonization in stands surrounding by a larger proportion of suitable habitat (Gibb et al. 2006), which may be viewed as an additive effect of habitat limitation over dispersal limitation at landscape scale. However, total, high-dispersal and microhabitat associated species abundance decreased with distance to forest edge. This may be related to the attractiveness of sunny conditions found in forest edge (Vodka and Cizek 2013). Moreover, several adult of saproxylic beetles are floricolous. Their likelihood of being captured increase with the availability of flowering plants, i.e. with the proximity to forest edge. Rather than a negative effect of forest continuity, this response pattern may be linked to edge effect. Overall and as previously shown (e.g. Økland et al. 1996, Franc et al. 2007, Janssen et al. 2009) , our results highlight the relevance of considering multiple spatial scales to better characterize diversity patterns.

Habitat limitation was the main ecological mechanism explaining diversity patterns of saproxylic beetles in mountain mixed forests. Habitat limitation was primarily driven by variation of dead wood diversity at stand scale and availability of suitable habitat at landscape scale. Our results clearly show that forest continuity was not a causative factor for saproxylic beetles. This suggests that the response of biodiversity to forest continuity may depend on group of species and/or on regional setting. Caution must be kept when generalizing ecological

mechanisms behind complex ecosystems modifications, such as land-use change, based on a limited group of taxa. Saproxylous beetle species would benefit from forestry practices that could account for diversity of dead wood types within stands (snags versus logs, tree species, diameter classes and decay-stage) and spatial continuity of overmature stands in the surrounding landscape.

REFERENCES

- Assmann, T. 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). - *Biodivers. Conserv.* 8: 1499–1517.
- Baeten, L. et al. 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. - *J. Veg. Sci.* 20: 209–223.
- Barbati, A. et al. 2014. European Forest Types and Forest Europe SFM indicators: Tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. - *For. Ecol. Manag.* 321: 145–157.
- Barton, K. 2015. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.13.4.
- Bigot, S. and Rome, S. 2010. Contraintes climatiques dans les Préalpes françaises : évolution récente et conséquences potentielles futures. - *EchoGéo* 14: 1–21.
- Bissardon, M. et al. 1997. CORINE Biotopes, version originale, Types d'habitats français. - ENGREF, ATEN.
- Bjørnstad, O. N. 2013. ncf: spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-5.
- Bouget, C. et al. 2008. The French Information System on Saproxylous BEetle Ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. - *Rev. Ecol. -Terre Vie* suppl. 10: 33–36.
- Bouget, C. et al. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylous beetle diversity in temperate deciduous forests. - *Biodivers. Conserv.* 22: 2111–2130.
- Bouget, C. et al. 2014. Key features for saproxylous beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. - *Ecol. Indic.* 36: 656–664.
- Bouget, C. et al. 2015. Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylous beetles in fragmented forest patches. - *Oecologia* 177: 911–920.
- Brin, A. et al. 2011. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylous beetle assemblages in temperate oak and pine forests. - *J. Insect Conserv.* 15: 653–669.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. - Springer-Verlag.
- Buse, J. 2012. “Ghosts of the past”: flightless saproxylous weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. - *J. Insect Conserv.* 16: 93–102.
- Clobert, J. et al. 2012. Dispersal ecology and evolution. - Oxford University Press.
- Dambrine, E. et al. 2007. Present forest biodiversity pattern in France related to former Roman agriculture. - *Ecology* 88: 1430–1439.
- Devictor, V. et al. 2010. Defining and measuring ecological specialization. - *J. Appl. Ecol.* 47: 15–25.
- Diedhiou, A. G. et al. 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. - *Soil Biol. Biochem.* 41: 2206–2213.
- Dittrich, S. et al. 2013. Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. - *J. Veg. Sci.* 24: 675–687.
- Dray, S. and Dufour, A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. - *J. Stat. Softw.* 22: 1–20.
- Dupouey, J.-L. et al. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. - *Ecology* 83: 2978–2984.
- Forest Europe, UNECE and FAO 2011. State of Europe's forests 2011: status and trends in sustainable forest management in Europe.
- Fountain-Jones, N. M. et al. 2015. Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. - *Ecol. Entomol.* 40: 1–13.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2011. An R companion to applied regression. - Sage.
- Franc, N. et al. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylous beetles in temperate mixed oak forest. - *Biol. Conserv.* 135: 86–98.

- Franklin, J. F. and Van Pelt, R. 2004. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. - *J. For.* 102: 22–28.
- Fritz, Ö. and Brunet, J. 2010. Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests – effects of forest history and habitat quality. - *Ecol. Bull.* 53: 95–107.
- Gauquelin, X. and Courbaud (eds), B. 2006. Guide des sylvicultures des forêts de montagne - Alpes du Nord françaises. - Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF.
- Gibb, H. et al. 2006. Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. - *Ecography* 29: 191–204.
- Goßner, M. et al. 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? - *Biodivers. Conserv.* 17: 3165–3180.
- Grove, S. J. 2002. 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: 171–188.
- Guisan, A. and Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. - *Ecol. Lett.* 8: 993–1009.
- Harper, K. A. et al. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. - *Conserv. Biol.* 19: 768–782.
- Heijerman, T. 2004. The weevil genera *Acalles*, *Ruteria* and *Kyklioacalles* in the Netherlands (Coleoptera: Curculionidae). - *Ned. Faun. Meded.* 21: 61–78.
- Hermý, M. and Verheyen, K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. - *Ecol. Res.* 22: 361–371.
- Honnay, O. et al. 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. - *Biodivers. Conserv.* 11: 213–242.
- Horák, J. et al. 2013. Unexpected visitors: flightless beetles in window traps. - *J. Insect Conserv.* 17: 441–449.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. - *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415–427.
- Irmeler, U. et al. 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. - *J. Insect Conserv.* 14: 227–235.
- Janssen, P. et al. 2009. Beetle diversity in a matrix of old-growth boreal forest: influence of habitat heterogeneity at multiple scales. - *Ecography* 32: 423–432.
- Jonsell, M. et al. 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. - *Biol. Conserv.* 138: 89–99.
- Junninen, K. et al. 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. - *Ecography* 29: 75–83.
- Kindt, R. and Coe, R. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. - World Agroforestry Centre (ICRAF).
- Laaksonen, M. et al. 2008. Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. - *Oikos* 117: 1098–1110.
- Lachat, T. et al. 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. - *Ecol. Indic.* 23: 323–331.
- Lassau, S. A. et al. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? - *Divers. Distrib.* 11: 73–82.
- Lassauce, A. et al. 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.
- Lassauce, A. et al. 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.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. Numerical ecology, 2nd English edition. - Elsevier Science BV.
- Lowe, W. H. 2009. What drives long-distance dispersal? A test of theoretical predictions. - *Ecology* 90: 1456–1462.
- Martikainen, P. et al. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. - *Biol. Conserv.* 94: 199–209.

- McElhinny, C. et al. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. - *For. Ecol. Manag.* 218: 1–24.
- Meyer, P. and Schmidt, M. 2011. Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. - *For. Ecol. Manag.* 261: 342–352.
- Müller, J. and Bütler, R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. - *Eur. J. For. Res.* 122: 981–992.
- Nordén, B. et al. 2014. Effects of Ecological Continuity on Species Richness and Composition in Forests and Woodlands: A Review. - *Ecoscience* 21: 34–45.
- Økland, B. et al. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. - *Biodivers. Conserv.* 5: 75–100.
- Oksanen, J. et al. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10.
- Parmain, G. et al. 2015. Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? - *Bull. Entomol. Res.* 105: 101–109.
- Poulsen, B. O. 2002. Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation. - *Biodivers. Conserv.* 11: 1551–1566.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. - *Ecol. Lett.* 3: 349–361.
- Ranius, T. and Jansson, N. 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. - *Biol. Conserv.* 95: 85–94.
- R Core Team 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sciama, D. et al. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. - *For. Ecol. Manag.* 258: 600–608.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. - *Ecol. Bull.* 49: 11–41.
- Similä, M. et al. 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. - *For. Ecol. Manag.* 174: 365–381.
- Speight, M. C. D. 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe.: 78.
- Sroka, K. and Finch, O.-D. 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in northwestern Germany (Coleoptera, Carabidae). - *J. Insect Conserv.* 10: 335–350.
- Stenbacka, F. et al. 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. - *Ecol. Appl.* 20: 2310–2321.
- Sutherland, W. J. et al. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions (D Gibson, Ed.). - *J. Ecol.* 101: 58–67.
- Sverdrup-Thygeson, A. 2001. Can continuity indicator species predict species richness or red-listed species of saproxylic beetles? - *Biodivers. Conserv.* 10: 815–832.
- Verheyen, K. et al. 2003a. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. - *J. Ecol.* 91: 731–742.
- Verheyen, K. et al. 2003b. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. - *J. Ecol.* 91: 563–577.
- Vodka, š. and Cizek, L. 2013. The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. - *For. Ecol. Manag.* 304: 33–41.
- Whitman, A. A. and Hagan, J. M. 2007. An index to identify late-successional forest in temperate and boreal zones. - *For. Ecol. Manag.* 246: 144–154.
- Williams, S. E. et al. 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. - *Ecology* 83: 1317–1329.
- Winter, S. and Möller, G. C. 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. - *For. Ecol. Manag.* 255: 1251–1261.
- Zuur, A. F. et al. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. - *Methods Ecol. Evol.* 1: 3–14.

Liste des abréviations

AIC :Akaike Information Criterion

DISTRAFOR :DISpersion dans la TRAmE FORestière

DYNAFOR :DYNAmique et ecologie des paysages AgriFORestier

FSC : Forest Stewardship Council

GLM : Generelised Linear Model (modèle linaire généralisé)

IBP :Indice de Biodiversité Potentielle

INDVAL :INDicator VALue

INPN :Inventaire National du Patrimoine Naturel

MNHN :Museum National d'Histoire Naturelle

ONF :Office National des Forêts

PEFC : Program for the Endorsement of Forest Certification schemes

RBD :Réserve Biologique Dirigée

RBI :Resérve Biologique Intégrale

SCAP :Stratégie nationale de Création d'Aires Protégées

SRCE :Schéma Régional de Cohérence Ecologique

UMR :Unité Mixte de Recherche

Table des matières

Résumé en français	I
Résumé en anglais	II
Remerciements	III
Avant-propos	IX
Introduction générale	1
I État des connaissances	11
1 Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires des écosystèmes forestiers	12
1.1 Etat de l'art sur les qualités de maturité et d'ancienneté, terminologie associée	14
1.1.1 Ancienneté	14
1.1.2 Maturité du peuplement	15
1.1.3 Ancienneté et maturité : deux qualités définies à différentes échelles et non exclusives	18
1.1.4 Mise au point sémantique des qualificatifs associés à l'ancienneté et à la maturité	18
1.2 Une troisième qualité pour définir l'évolution d'un peuplement : la dynamique	19
1.2.1 Définition	19
1.2.2 Évolution naturelle d'un peuplement : vers l'état subnaturel	21
1.3 Conséquences des variations d'ancienneté et de maturité sur l'écosystème forestier	24
1.3.1 Conséquences pédologiques de la rupture temporelle de l'état boisé	24
1.3.2 Conséquence pédologique d'une réduction de la maturité	25
1.3.3 Conséquences des variations de l'ancienneté sur la biodiversité	25
1.3.4 Conséquences de la faible maturité des forêts tempérées sur la biodiversité	27
1.3.5 Similitudes des processus à l'origine des différences pédologiques et écologiques	28
1.4 Proposition de structuration des concepts et leurs limites	29
1.4.1 Certaines époques clés pour structurer l'ancienneté	29
1.4.2 Limites de la pertinence du concept d'ancienneté	32
1.4.3 Synthèse des structurations du gradient de maturité existantes	34
1.4.4 Réflexions en vue d'une structuration du gradient de maturité	36
1.4.5 Limites à la pertinence du concept de maturité	37

2	L'écosystème forestier dans le paysage	40
2.1	Évolution de la vision du paysage : d'une homogénéité du paysage à la spatialisation des habitats	40
2.2	Différentes variables pour décrire le paysage	41
2.2.1	Deux caractéristiques du paysage : sa <i>configuration</i> et sa <i>composition</i>	41
2.2.2	Impacts anthropiques : distinction entre fragmentation et disparition d'habitats	42
2.3	Conséquences de la fragmentation et de la disparition d'habitats sur la biodiversité	42
2.3.1	Les différents impacts négatifs de la disparition d'habitats	42
2.3.2	La fragmentation, effets positifs et négatifs	43
2.3.3	Impacts de la fragmentation et de la disparition d'habitats sur les coléoptères aptères et les coléoptères saproxyliques	44
2.4	Controverses autour de la théorie des métapopulations	45
2.5	Dispersion des espèces dans le paysage	45
2.5.1	Les différents déterminants de la dispersion	45
2.5.2	Applications pour l'étude de la dispersion	46
2.5.3	Estimer le coût de temps et de risque par la vitesse de dispersion	47
2.5.4	Etude des éléments non forestiers pour estimer les risques et opportunité de dispersion	48
3	Les coléoptères saproxyliques aptères de litière	49
3.1	Humus et litière : siège de la dégradation de la matière organique	49
3.2	Importance de la biodiversité dans la dégradation de la matière organique dans la litière	51
3.2.1	Les trois processus de la dégradation de la matière organique	51
3.2.2	Les différents rôles de la biodiversité dans la dégradation	51
3.2.3	La dégradation des éléments ligneux par le cortège saproxylique	52
3.2.4	Les coléoptères saproxyliques, un groupe fonctionnel diversifié, important pour l'écosystème mais relativement méconnu	53
3.3	Régime saproxylique et aptérisme : deux caractéristiques limitantes pour le maintien des populations dans des paysages anthropisés	54
3.4	Diversité des coléoptères saproxyliques aptères de métropole française	55
3.5	Les coléoptères saproxyliques aptères de litière : des espèces mal connues	56
3.5.1	Espèces échantillonnées dans cette étude	56
3.5.2	Habitats des larves et des adultes	57
3.5.3	Des espèces qui semblent vivre relativement longtemps à l'état adulte	57
3.5.4	Répartition géographique	58
3.5.5	Éléments contradictoires sur les facteurs expliquant la répartition des espèces	58
II Méthodologie pour l'étude des coléoptères saproxyliques aptères de litière		63
4	Présentation des sites d'études	64
4.1	Présentation générale : quatre sites d'études en Midi-Pyrénées	64
4.2	Forêt domaniale de Grésigne	66
4.3	Les alentours de la forêt de Grésigne	67

4.4	Les Coteaux de Gascogne	68
4.5	Les montagnes Pyrénéennes	69
5	Récolte et analyse de données	72
5.1	Technique d'échantillonnage et d'extraction	72
5.1.1	Échantillonnage par tamisage	72
5.1.2	Extraction par Berlese	73
5.2	Gestion et analyses des données	74
5.2.1	Détermination des espèces	74
5.2.2	Bases de données	74
5.2.3	Analyses statistiques et géomatiques	74
5.2.4	Valorisation des données	76
III	Développement méthodologique	79
6	Mise au point de la méthode d'échantillonnage	80
6.1	Matériels et méthodes	80
6.1.1	Sites d'étude	80
6.1.2	Technique d'échantillonnage	81
6.1.3	Analyses statistiques	82
6.2	Résultats	82
6.2.1	Treize espèces échantillonnées	82
6.2.2	Effort d'échantillonnage optimal	83
6.2.3	Cynétique d'extraction en Berlèze	84
6.3	Discussion	84
IV	Traits biologiques des coléoptères saproxyliques aptères de litière	88
7	Phénologie des espèces étudiées	89
7.1	Matériels et méthodes	89
7.1.1	Sites étudiés	89
7.1.2	Technique d'échantillonnage	90
7.1.3	Variables étudiées	90
7.1.4	Analyses statistiques	90
7.2	Résultats	91
7.2.1	Espèces saproxyliques aptères échantillonnées en forêt de la Grésigne	91
7.2.2	Evolution de l'abondance des espèces dans la litière au cours de l'année	92
7.2.3	Variations interannuelles	92
7.2.4	Influences climatiques sur l'abondance des individus	94
7.3	Discussion	95
7.3.1	Stabilité de la faune étudiée	95
7.3.2	Biologie des espèces	96

8 Répartition des coléoptères saproxyliques aptères de la litière dans un peuplement	97
8.1 Matériels et méthodes	97
8.1.1 Sélection des espèces à étudier	97
8.1.2 Sélection des variables environnementales	98
8.1.3 Indépendance des variables étudiées	99
8.1.4 Analyses statistiques	99
8.2 Résultats	100
8.3 Discussion	101
8.4 Traits de vie de la larve	102

V Influence des perturbations anthropiques sur les coléoptères saproxyliques aptères de litière **104**

9 Influence de l'exploitation forestière sur les coléoptères aptères de litière	105
9.1 Matériels et méthodes	105
9.1.1 Vallées étudiées	105
9.1.2 Peuplements échantillonnés	107
9.1.3 Récolte des données biologiques	107
9.1.4 Variables environnementales étudiées : deux échelles de maturité	108
9.1.5 Analyse générale du jeu de données	108
9.2 Résultats	110
9.2.1 La vallée est le seul facteur permettant d'expliquer la richesse spécifique	110
9.2.2 La répartition des espèces est-elle expliquée par la vallée ou par l'exploitation ?	111
9.2.3 Quelles caractéristiques de l'arbre permettent d'expliquer la répartition des espèces au sein du peuplement ?	112
9.3 Discussion	113
9.3.1 La maturité de l'arbre n'explique pas la répartition des espèces au sein du peuplement.	113
9.3.2 Les espèces n'apparaissent pas impactées par l'exploitation forestière.	113
9.3.3 Influence de la vallée	114

10 Influences des discontinuités spatiales et temporelles sur la répartition des espèces **115**

10.1 Matériels et méthodes	116
10.1.1 Le protocole et le plan d'échantillonnage basés sur une étude préalable : DISTRAFOR	116
10.1.2 Trois zones échantillonnées dans les Coteaux de Gascogne	116
10.1.3 Forêts échantillonnées	117
10.1.4 Description des forêts : surface, ancienneté, volumes de bois mort et diversité des essences	118
10.1.5 Quatre espèces de coléoptères saproxyliques aptères échantillonnées constituent le jeu de données biologiques	119
10.1.6 Analyses statistiques	119
10.2 Résultats	120

10.2.1	Des forêts représentatives des petites forêts privées du sud ouest de la France	120
10.2.2	Sélection des modèles expliquant la répartition des espèces	120
10.3	Discussion	123
10.3.1	La ressource en bois mort, la surface et la connectivité actuelle et passée expliquent la répartition des espèces	123
10.3.2	La répartition des espèces semble indépendante de l'ancienneté de la forêt	123
10.3.3	Les connectivités passées et actuelles apparaissent déterminantes pour les espèces	124
10.3.4	<i>Dienerella clathrata</i> : un bio-indicateur de l'état des paysages en 1850 ?	125

VI Déplacement et dispersion des coléoptères saproxyliques aptères de litière **128**

11 Utilisation des haies par les coléoptères saproxyliques aptères **129**

11.1	Matériels et méthodes	129
11.1.1	Sites d'études : trois zones échantillonnées aux alentours de la forêt de Grésigne	129
11.1.2	Un plan d'échantillonnage pour différencier les <i>absences sectorielles</i> des <i>absences locales</i> dans les haies	130
11.1.3	Espèces et variables échantillonnées	131
11.1.4	Analyses statistiques	133
11.2	Résultats	133
11.2.1	Variables échantillonnées	133
11.2.2	Répartition des espèces : un fort déséquilibre entre les zones	133
11.2.3	Présence des espèces dans les haies	134
11.2.4	Répartition des espèces à l'intérieur des haies	135
11.3	Discussion	136
11.3.1	Présence des espèces dans les haies	136
11.3.2	Répartition des espèces au sein des haies	137
11.3.3	Affinité des espèces avec les milieux ouverts	137

12 Capacité de déplacement des coléoptères aptères **139**

12.1	Matériels et méthodes	139
12.1.1	Trois espèces ciblées : <i>Acalles lemur</i> , <i>A. misellus</i> et <i>Coloracalles humerosus</i>	139
12.1.2	Matériels utilisés	140
12.1.3	Traitement des données	141
12.1.4	Calculs des erreurs	141
12.1.5	Variables étudiées	142
12.1.6	Aperçu du jeu de données et sélection des variables	143
12.2	Résultats	143
12.2.1	Vitesse de déplacement maximale	143
12.2.2	Activité des individus et vitesse moyenne	143
12.2.3	Captivité et capacités physiques	144
12.2.4	Observations sur les mécanismes de marche	145

12.3	Discussion	145
12.3.1	Ordre de grandeur des capacités de déplacement	145
12.3.2	Influence du sexe sur les capacités de déplacement	145
12.3.3	Influence de l'espèce sur les capacités de déplacement	146
12.3.4	Comparaison des vitesses de déplacement avec d'autres coléoptères	146
VII	Discussion générale	149
13	Éléments de discussions et perspectives	150
13.1	Échantillonnage des coléoptères saproxyliques aptères de litière : retour d'expériences	152
13.1.1	Un groupe pratique à échantillonner mais assez difficile à déterminer	152
13.1.2	Perspectives pour améliorer la méthode d'échantillonnage	152
13.2	Apport de connaissances sur la biologie des coléoptères saproxyliques aptères	154
13.2.1	Connaissances générales	154
13.2.2	Connaissances des espèces individuellement : un groupe diversifié .	154
13.2.3	Perspectives	157
13.3	Assemblages d'espèces et impacts anthropiques	161
13.3.1	Contexte de montagne	161
13.3.2	Synthèse des études menées dans les Alpes et dans les Pyrénées : Absence de lien fort avec la maturité	164
13.3.3	Contexte de plaine : un gradient de richesse spécifique	164
13.3.4	Perspective : potentialité d'indicateurs des coléoptères saproxyliques aptères	166
13.4	Aptérisme et capacité de dispersion	169
13.4.1	Différents caractères des espèces améliorent ou limitent les capacités de dispersion des espèces aptères	169
13.4.2	Une mobilité dans le paysage mais une fragmentation d'aire et un endémisme marqué	170
13.4.3	Perspective : quel rôle a joué la sélection génétique dans le maintien des espèces aptères actuellement présentes ?	171
13.5	Éléments pour des gestions forestière et paysagère adaptées aux coléoptères saproxyliques aptères	173
13.5.1	Une gestion forestière pour les espèces saproxyliques	173
13.5.2	Politiques de conservation des espaces naturels : enjeu de la pérennité	173
13.5.3	Gestion paysagère : une échelle essentielle	175
13.5.4	Perspectives de recherche pour améliorer la gestion et la conservation des espaces naturels	176
	Conclusion générale	178
	Bibliographie	178
	ANNEXES	194
	A Valorisations réalisées durant la thèse	194

A.1	Listes des valorisations	194
A.2	Résumés des publications scientifiques co-écrites.	195
A.2.1	Janssen <i>et al.</i> , soumis	195
A.3	Résumés des publications de transfert écrite et co-écrites	196
A.3.1	Vallauri <i>et al.</i> , 2015	196
A.3.2	Cateau <i>et al.</i> , 2015	196
A.3.3	Rossi <i>et al.</i> , 2014	197
B	Liste des coléoptères saproxyliques aptères de France métropolitaine	198
C	Comparaison des paysages de Grésigne, ses alentours et des Coteaux de Gascogne	204
D	Manuscrit de l'article : Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in mountain mixed forest.	206
	Liste des Abréviations	229
	Table des matières	230
	Table des figures	237
	Liste des tableaux	238

Table des figures

1.1	Les gradients d'ancienneté, de maturité et de dynamique dans le cas d'une forêt tempérée en évolution naturelle	22
1.2	Les conséquences de l'usage passé des sols sur la biodiversité	27
1.3	Le gradient d'ancienneté dans le contexte français	32
1.4	Les quatre stades de développement pour les essences feuillues	34
2.1	Deux impacts anthropiques sur les paysages : fragmentation et perte d'habitats	43
4.1	Carte générale des sites d'études	65
5.1	Photographie et représentation d'un Winkler adapté	73
5.2	Photographie et représentation d'un Berlese	73
6.1	Procédé de tamisage	81
6.2	Courbe de raréfaction de la richesse spécifique en fonction du volume de tamisât	83
6.3	Cynétique d'extraction des coléoptères saproxyliques aptères	85
7.1	Phénologie des coléoptères saproxyliques aptères	93
9.1	Plan d'échantillonnage pour tester l'influence de la maturité sur les espèces	106
9.2	Richesse spécifique en coléoptère saproxylique aptère en fonction de l'exploitation forestière ou de la vallée	111
10.1	Plan d'échantillonnage : 27 forêts échantillonnées dans trois zones	117
10.2	Comparaison de la présence avérée et du modèle à 1000m de <i>Dienerella clathrata</i>	125
11.1	Plan d'échantillonnage des 24 haies étudiées	131
12.1	Utilisation du logiciel Tracker ©	142
12.2	Variation des proportions d'activité en fonction du sexe et de l'espèce . . .	144
13.1	Synthèse des pools d'espèces dans les différents contextes de perturbation anthropique	165
13.2	Exemples comparés d'aires de répartition de deux coléoptères saproxyliques : <i>Acalles misellus</i> (aptère) et <i>Lucanus cervus</i> (ailé)	171
C.1	Photographies aériennes et cartes de l'état major de la forêt de Grésigne .	204
C.2	Photographies aériennes et cartes de l'état major des alentours de Grésigne	205
C.3	Photographies aériennes et cartes de l'état major des Coteaux de Gascogne	205

Liste des tableaux

1	Synthèse des expériences, travaux et valorisations réalisés durant la thèse	10
1.1	Définitions des termes employés dans la littérature pour caractériser les forêts du domaine tempéré	20
1.2	Bilan des différences et similitudes des qualités d'ancienneté et de maturité de l'écosystème forestier	30
3.1	Familles de coléoptères saproxyliques comportant des espèces aptères en France métropolitaine	56
3.2	Répartitions connues des espèces échantillonnées dans cette étude	59
4.1	Tableau de synthèse des expériences menées et des sites étudiées	71
5.1	Synthèse des fonctions et packages utilisés pour les analyses statistiques	77
6.1	Espèces échantillonnées dans six chênaies de Midi-Pyrénées	83
7.1	Espèces échantillonnées durant 24 mois en forêt domaniale de Grésigne	91
7.2	Influence des paramètres climatiques sur l'abondance des espèces	95
8.1	Abondance des espèces en fonction des caractéristiques de l'arbre et des alentours	100
8.2	Abondance des espèces en fonction des microhabitats portés par l'arbre échantillonné	100
9.1	Synthèse des variables échantillonnées	109
9.2	Synthèse des effectifs échantillonnés au cours de l'expérience	110
9.3	Résultats des modèles linéaires généralisés	112
9.4	Synthèse des corrélations significatives entre l'abondance des espèces et les variables de l'arbre au pied duquel elles sont capturées	113
10.1	Synthèse des variables échantillonnées	121
10.2	Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition d' <i>Acalles misellus</i>	121
10.3	Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition d' <i>Anchonidium unguiculare</i>	122
10.4	Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition d' <i>Dienerella clathrata</i>	122
10.5	Résultats des modèles linéaires généralisés de la répartition de <i>Langelandia anophthalma</i>	123
11.1	Variables échantillonnées pour caractériser les haies	132
11.2	Synthèse des effectifs échantillonnés au cours de l'expérience	134

11.3	Tableau de contingence de la présence des espèces	135
11.4	Résultat du modèle linéaire généralisé de la répartition d' <i>Anchonidium unguiculare</i> au sein des haies	136
11.5	Résultat du modèle linéaire généralisé de la répartition de <i>Langelandia anophthalma</i> au sein des haies	136
12.1	Comparaison des vitesses maximales de différents coléoptères	147
13.1	Synthèse des apports de connaissances et hypothèses de la thèse sur les aspects de biologie	158
13.2	Synthèse des apports de connaissances et hypothèses de la thèse sur les aspects d'impact anthropique	159
13.3	Proportions des peuplements inventoriés dans les Alpes où les espèces ont été échantillonnées	163
B.1	Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016	199
B.1	Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016	200
B.1	Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016	201
B.1	Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016	202
B.1	Liste des coléoptères saproxyliques aptères selon l'état de connaissance au 14/01/2016	203