

ÉCOLE DOCTORALE (SANTÉ, SCIENCES BIOLOGIQUES ET CHIMIE DU VIVANT)

Equipe biodiversité, IRSTEA Nogent-sur-Vernisson

THÈSE présentée par :
Gwendoline PERCEL

soutenue le : 14 Décembre 2018

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : Ecologie

**Réponse des espèces lignicoles à la disponibilité des
habitats en forêt tempérée
approche multi-échelles du micro-habitat au paysage**

THÈSE co-dirigée par :

Christophe BOUGET Ingénieur-chercheur HDR, Irstea

Fabien LAROCHE Ingénieur-chercheur, Irstea

RAPPORTEURS :

Sandrine PETIT Directeur de Recherche, INRA Dijon

Marc DUFRÈNE Professeur, Université de Liège - Gembloux AgroBioTech

JURY

Christophe BOUGET Ingénieur-chercheur HDR, Irstea Nogent-sur-Vernisson

Vincent BOULANGER Ingénieur Dr, ONF Fontainebleau (Invité)

Marc DUFRÈNE Professeur, Université de Liège - Gembloux Agro Bio Tech

Fabien LAROCHE Ingénieur-chercheur, Irstea Nogent-sur-Vernisson

François LIEUTIER Professeur, Université d'Orléans

Sandrine PETIT Directeur de Recherche, INRA Dijon

Clélia SIRAMI Chargé de recherche, INRA Castanet-Tolosan

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à adresser mes plus vifs remerciements à mes deux directeurs de thèse, Christophe Bouget et Fabien Laroche, pour leur grande disponibilité, les encouragements et les nombreux conseils qu'ils m'ont prodigués au cours de ces trois ans. Je les remercie de m'avoir fait partager leur savoir, leur expertise, d'avoir lu et relu mes écrits, notamment ce manuscrit, et ce malgré des échéances parfois très courtes... Je me suis beaucoup enrichie à leurs côtés, professionnellement et humainement.

Je remercie Sandrine Petit-Michaut et Marc Duffrène d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail de thèse ainsi que Clelia Sirami et François Lieutier d'en être les examinateurs.

Je remercie Vincent Boulanger du département Recherche & Développement de l'ONF d'avoir contribué au montage de cette thèse ; Sarah Colas-Matuska et Marguerite Delaval de l'Agence Picardie ainsi que Michel Leblanc responsable de l'Unité Territoriale de Compiègne pour leur implication dans ce projet permettant d'assurer le bon déroulement de cette thèse.

J'adresse également mes remerciements aux membres de mon comité de thèse – Cécile Albert, Vincent Boulanger, Françoise Burel, Antoine Brin, Thibault Lachat et Jonathan Lenoir – pour les recommandations et les conseils avisés notamment dans la conception des stratégies d'échantillonnage.

De nombreuses personnes ont participé, de près ou de loin, à l'acquisition des données mobilisées dans le cadre de cette thèse, de la conception des protocoles à la récolte sur le terrain, en passant par la mise à disposition des données géomatiques. Il me tient à cœur de les remercier ici chaleureusement.

Merci à Carl Moliard et Benoît Nusillard de m'avoir accompagné, deux mois durant, en forêt de Compiègne. Malgré des conditions météorologiques pas toujours favorables, malgré la fatigue, ils ont assuré l'inventaire des micro-habitats, toujours avec beaucoup d'application et dans la bonne humeur. Je garde en mémoire une expérience de terrain unique en votre compagnie, ponctuée de péripéties inoubliables ! Je remercie également Laurent Larrieu pour ses conseils lors de la conception du protocole dendrométrique et plus généralement pour les discussions toujours enrichissantes sur les fameux dendro-microhabitats.

Merci à Serge Cadet, Mirham Blin et Frédéric Ritz pour les riches discussions que nous avons eues sur les bryophytes, pour leur expertise et leur implication dans la conception et la planification des inventaires, ainsi que tous les membres du réseau «Habitat-Flore » de l'ONF qui ont effectué les relevés sur le terrain. Un grand merci également à Yann Dumas et Marion Gosselin, d'avoir toujours répondu à mes sollicitations, pour les nombreux conseils prodigués lors de la conception des stratégies d'échantillonnage, ainsi que pour la relecture attentive du chapitre de ce manuscrit associé à ces travaux. Je remercie également Jean-Christophe Hauguel, botaniste au CBN de Bailleul d'avoir partagé avec moi sa connaissance de la Bryoflore de Compiègne.

Merci à Laurent Tillon pour son investissement et le temps accordé dans la réflexion scientifique et la conception de la stratégie d'échantillonnage des chiroptères ainsi qu'à tous les membres du réseau «Mammifère » de l'ONF qui ont effectué les trois sessions de points d'écoute en forêt de Compiègne.

Merci à Thierry Noblecourt, Thomas Barnouin, Fabien Soldati et Guillem Parmain du pôle national d'entomologie forestière (PNEF) de l'ONF pour l'identification des nombreux coléoptères récoltés dans le cadre de cette thèse. Je les remercie également pour l'avant-thèse, de

m'avoir accueillie à Quillan dans le cadre de mon stage de Master 2 et m'avoir donné l'envie de poursuivre mes activités dans la conservation de la biodiversité forestière. Je remercie Yves Gomy, Benoît Nusillard et Olivier Rose pour leur expertise entomologique nécessaire à l'identification de certaines espèces ainsi que Carl Moliard qui a pris en charge une grande partie du tri des échantillons. J'adresse également mes remerciements à Nicolas Caillé et Nicolas Hilt qui ont effectué les relevés mensuels des pièges coléoptères et plus généralement, je remercie l'ensemble des agents de l'UT de Compiègne pour leur collaboration et l'intérêt qu'ils ont manifesté pour ce projet.

Merci également à Sophie David, Anne Jolly, Isabelle Leblanc, et François Lehmann pour leur réactivité concernant le transfert des données géomatiques, ainsi que Jonathan Lenoir d'avoir mis à notre disposition les données traitées issues du LiDAR. Merci à Nicolas Hilt pour la coordination et la planification des activités de terrain sur le massif de Compiègne.

Parce que j'ai eu la chance de pouvoir vivre une expérience scientifique Outre-Atlantique durant cette thèse, je remercie Christian Hébert de l'accueil qu'il m'a réservé au sein du laboratoire EcoDIV du Centre de Foresterie des Laurentides. Merci pour la qualité de nos échanges et pour la confiance accordée. Ce fut une expérience très enrichissante professionnellement et humainement. Un grand merci également à mes compagnons de terrain Québécois – Jean-Michel Béland, Stéphane Bourassa, Yves Dubuc et Olivier Jeffrey - qui m'ont fait découvrir avec beaucoup de plaisir un petit bout de la forêt boréale. Je garderai en mémoire la traversée de quelques chemins escarpés...

Je remercie les deux stagiaires que j'ai eu le plaisir de (co)-encadrer au cours de mes activités doctorales – Damien Dahuron et Romain Dous – pour leur investissement, la qualité de leur travail et leur enthousiasme.

Un grand merci à Yoan Paillet pour la richesse des discussions que nous avons pu avoir au cours de ces trois ans, pour son sens critique et sa rigueur scientifique, notamment dans l'analyse des données. Plus généralement, merci aux membres du groupe « cavités » : les échanges que nous avons pu avoir au cours de nos réunions mensuelles ont été très constructifs. Merci également à Patrick Vallet pour son aide et ses précieux conseils concernant la simulation de scénarios sylvicoles via la plateforme CAPSIS.

Merci à toute l'équipe des services généraux pour avoir assuré la logistique et la partie administrative, essentielles au bon déroulement des missions, ainsi que pour les dépannages informatiques.

Plus généralement je remercie toutes les personnes de l'irstea de Nogent-sur-Vernisson que j'ai eu le plaisir de côtoyer pendant ces trois ans et qui font du domaine des barres un lieu si agréable. Je remercie particulièrement Hilaire pour sa générosité, son écoute et les attentions à mon égard au cours des derniers mois de cette thèse. Merci à mes collègues doctorants, et à l'ensemble des stagiaires qui chaque année, au printemps, redonne un nouveau souffle au domaine. Merci à Pavel pour sa bonne humeur et pour les nombreuses bières partagées. Merci également à mes collègues et voisins Montargois – Céline et Xabi – pour leur soutien, les moments de détente, pour m'avoir si souvent attendue et facilité les déplacements Nogent-Montargis.

Merci aux ami(e)s, en particulier à Manu, qui m'ont encouragée et soutenue, avant et pendant cette thèse, malgré la distance et l'éloignement. Merci de m'avoir permis de déconnecter et relativiser.

Merci à Alexis, d'avoir régulièrement traversé la France pour venir me voir. Merci pour tous les bons moments que nous avons partagés ensemble et pour ceux qui nous attendent... Merci de t'être occupé de moi durant ces derniers mois (tu es définitivement un excellent cuisinier!), merci pour ton soutien et pour ton implication dans la rédaction de ce manuscrit, notamment dans la réalisation d'un grand nombre de figures ainsi que dans la mise en forme de la bibliographie, et ce toujours avec le sourire !

Pour finir, et non des moindres, je souhaiterais remercier ma famille, pour le soutien moral, les encouragements dans les moments de doute, pour avoir pris soin de moi et s'être investie à mes côtés au cours de ces dernières semaines. Pour avoir accepté de relire attentivement une grande partie de ce manuscrit (en français et en anglais !), pour avoir pris en main la mise en page (merci Anne-Claire, merci Florent) et plus généralement de m'avoir écouté pendant trois ans raconter des histoires de bois mort et d'insectes saproxyliques...

Merci à tous ceux dont j'ai maladroitement oublié de mentionner le nom dans ces quelques lignes.

Un grand MERCI à tous !

Gwendoline

TABLE DES MATIERES

PRODUCTION SCIENTIFIQUE	1
INTRODUCTION GENERALE	7
1. Impact de la gestion forestière sur la mosaïque changeante des habitats forestiers	7
1.1 Dynamique naturelle des écosystèmes forestiers	7
1.2 Impact multi-échelle de l'exploitation forestière sur les attributs de sénescence	8
2. Réponse de la biodiversité lignicole à la gestion forestière – focus sur les coléoptères saproxyliques et les bryophytes épiphytiques	10
2.1 Aperçu de la diversité taxinomique	10
2.2 Préférences autoécologiques à l'échelle du micro-habitat	11
2.3 Réponse des espèces à la disponibilité des micro-habitats à plusieurs échelles spatiales ..	19
2.4 Quels outils disponibles pour la conservation de la biodiversité lignicole ?	21
3. Apport de l'écologie spatiale pour évaluer l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité lignicole	23
3.1 Application des concepts de l'écologie du paysage à un massif forestier tempéré géré	23
3.2 Cadre théorique pour étudier la réponse de la biodiversité à la structure du paysage	32
4. Objectifs et organisation générale de la thèse	37
 CHAPITRE 1. Comment caractériser la disponibilité en micro-habitats au sein d'un massif forestier – en vue d'évaluer l'effet sur la biodiversité lignicole?	 43
Résumé	43
1. Comment évaluer la disponibilité en micro-habitats à l'échelle locale (peuplement) et régionale (massif forestier) ?	44
1.1 Méthodes pour quantifier les micro-habitats à l'échelle du peuplement	44
1.2 Méthodes pour caractériser la distribution spatiale des micro-habitats à l'échelle d'un massif forestier ?	48
2. Pourquoi et comment sélectionner des paysages pour évaluer l'effet de la disponibilité en micro-habitats à plusieurs échelles spatiales sur la biodiversité ?	68
2.1 Approches « buffer » vs « fenêtre paysagère » : intérêt et limites de leur utilisation en écologie du paysage	68
2.2 Application de la sélection de fenêtres paysagères au sein du massif forestier de Compiègne	70
 CHAPITRE 2. Effet de la disponibilité des micro-habitats à de multiples échelles spatiales sur les communautés de coléoptères saproxyliques	 77
Résumé	77
1. Introduction	78
1.1 Connaître les exigences écologiques des espèces lignicoles: un prérequis essentiel pour étudier la relation entre disponibilité des micro-habitats et biodiversité	79

1.2 A quelles échelles spatiales les coléoptères saproxyliques répondent-ils à la disponibilité en micro-habitats ?	80
1.3 Estimer la dispersion des coléoptères saproxyliques : limites des approches empiriques et intérêt des approches théoriques	81
1.4 Objectifs des travaux réalisés	85
2. Matériel et Méthodes : Caractérisation, échantillonnage des coléoptères saproxyliques et analyse de la réponse des communautés	86
2.1 Caractérisation des communautés à travers des guildes écologiques : intérêt et limites	86
2.2 Stratégies d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques	88
2.3 Stratégies analytiques pour évaluer la réponse des communautés	91
3. Résultats : réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité en micro-habitats à différentes échelles spatiales	93
3.1 Effet de la quantité/diversité des micro-habitats sur la diversité des coléoptères saproxyliques à l'échelle locale (1 ha)	93
3.2 Comparaison des échelles de réponse entre différentes guildes de coléoptères saproxyliques fondées sur la stabilité de leur micro-habitat	94
4. Discussion : la disponibilité en micro-habitats affecte les coléoptères saproxyliques à différentes échelles spatiales	99
4.1 Une relation complexe et partielle à l'échelle locale	99
4.2 La stabilité des habitats : un critère prédictif de la variabilité des échelles de réponse à la disponibilité en micro-habitat ?	101
5. Conclusion et perspectives	103

CHAPITRE 3. Effet de la dispersion à deux échelles spatiales sur la dynamique

d'occupation d'une bryophyte corticole protégée – <i>Dicranum viride</i>	109
Résumé	109
1. Introduction	110
2. Matériel et méthodes	113
2.1 Présentation de l'espèce étudiée	113
2.2 Stratégie et protocole d'échantillonnage de <i>Dicranum viride</i>	114
2.3. Analyses statistiques: modélisation de la dynamique métapopulationnelle	118
3. Résultats	121
3.1 Occupation de <i>D. viride</i> et description des événements de colonisation et d'extinction ..	121
3.2 Modélisation du taux de colonisation	121
3.3 Modélisation du taux de survie	122
4. Discussion	123
4.1 Taux de colonisation: effet des caractéristiques de l'arbre, de la connectivité locale et régionale	124
4.2 Taux de survie: importance des extinctions déterministes ?	127
5. Conclusion : limite de dispersion locale et patron de distribution régionale chez <i>Dicranum viride</i>	128

CHAPITRE 4. Comment la gestion forestière peut-elle moduler la disponibilité en micro-habitats – en vue de favoriser la biodiversité lignicole ?	133
Résumé.....	133
1. Synthèse de la réponse des espèces lignicoles : les micro-habitats sont-ils un levier de gestion pertinent ?	134
2. Comment la gestion forestière peut-elle augmenter la disponibilité des micro-habitats : évaluation de l'efficacité de l'allongement de la rotation sylvicole.....	137
2.1 Evaluation de l'effet de l'allongement de la rotation sylvicole sur la disponibilité locale en micro-habitats – le cas des îlots de vieillissement	139
2.2 Evaluation de l'effet relatif du diamètre d'exploitabilité et de l'intensité de gestion sur la disponibilité régionale en micro-habitats – application aux cavités.....	146
3. Comment la gestion forestière peut-elle optimiser la distribution spatio-temporelle des micro-habitats?	152
3.1 Quelques préconisations relatives à la spatialisation et la pérennité des éléments de la TTVB	153
3.2 Perspectives pour l'évaluation du rôle paysager des îlots de vieux bois (ILS et ILV)	155
3.3 Prise en compte des micro-habitats en dehors de la TTVB: quelques réflexions pour une spatialisation des unités de gestion	159
4. Synthèse des outils de gestion pertinents pour augmenter la disponibilité en micro-habitats en vue de favoriser la biodiversité lignicole	162
CONCLUSION GENERALE.....	165
BIBLIOGRAPHIE.....	169

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Représentation schématique des phases du cycle sylvigénétique	8
Figure 2. Hétérogénéité d'un massif forestier perçue à différentes échelles spatiales	24
Figure 3. Représentation des différents niveaux hiérarchiques de l'habitat des organismes lignicoles: du macro- aux micro-habitats	28
Figure 4. Organisation générale du manuscrit de thèse: problématiques et principaux objectifs des quatre chapitres	40
Figure 5. Présentation du dispositif étude 1 : localisation des massifs forestiers en France, zoom sur la répartition des placettes dans deux peuplements en forêt de Réno-Valdieu et schéma du protocole d'inventaire des micro-habitats sur le terrain	46
Figure 6. Différentes représentations spatiales du paysage intra-forestier basées sur le macro- habitat (peuplement ; encadré orange) ou sur le micro-habitat (pièces de bois, dendro- microhabitats ; encadré bleu)	49
Figure 7. Carte de la forêt de Compiègne représentant la potentialité des peuplements (feuillus) à générer des micro-habitats et localisation des placettes d'échantillonnage utilisées pour la calibration et validation des modèles prédictifs de micro-habitats	55
Figure 8. Démarche utilisée pour évaluer l'ajustement et les performances des modèles prédictifs de micro-habitats	57
Figure 9. Comparaison des coefficients estimés par un modèle explicatif de l'abondance des cavités hautes incluant ou non un paramètre d'autocorrélation spatiale	61
Figure 10. Comparaison de la prédiction des cavités obtenues via une stratégie par « expertise » et une stratégie par « modélisation statistique »	62
Figure 11. Résultat de l'évaluation de la performance prédictive des modèles statistiques en termes d'occurrence pour trois types de cavités obtenue via un jeu de données indépendants de la calibration	65
Figure 12. Présentation du dispositif étude 2 : échantillonnage hiérarchique mis en place en forêt de Compiègne pour évaluer la réponse des coléoptères saproxyliques à la quantité/agrégation des micro-habitats à trois échelles spatiales emboîtées	74
Figure 13. Représentation schématique des échelles de réponse attendues des coléoptères saproxyliques à la structure du paysage en fonction de leur capacité de dispersion prédite par la stabilité de leur micro-habitat	83

Figure 14. Photographie des deux types de piège à interception passif (Polytrap) des coléoptères saproxyliques installés en forêt de Compiègne.....	89
Figure 15. Effet de la quantité/diversité des micro-habitats à l'échelle locale (1 ha) sur la diversité- α (abondance, richesse spécifique) de trois guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fongicoles et lignicoles)	94
Figure 16. Effets de l'agrégation des micro-habitats mesurée au sein des fenêtres paysagères (500 ha) sur la diversité- β (inter-sites; intra-fenêtre) de quatre guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages).....	97
Figure 17. Effets de l'agrégation des micro-habitats mesurée au sein des fenêtres paysagères (500 ha) sur le taux d'occupation moyen des sites à l'intérieur des fenêtres de quatre guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages)	98
Figure 18. Distribution de <i>Dicranum viride</i> à l'échelle du massif et occupation actuelle des arbres au sein des quatre peuplements échantillonnés en 2017	117
Figure 19. Effet des caractéristiques du phorophyte, de la connectivité locale et régionale sur (a) le taux de colonisation et (b) le taux de survie (inverse de l'extinction)	123
Figure 20. Comparaison de la probabilité de colonisation d'un arbre par <i>Dicranum viride</i> en fonction de la connectivité locale entre un modèle autorisant la présence d'un fond de propagules régional (trait plein) et un modèle ne l'autorisant pas (trait pointillés).....	123
Figure 21. Schéma récapitulatif des mécanismes potentiels de dispersion de <i>Dicranum viride</i> à deux échelles spatiales – peuplement (locale) et massif (régionale).....	130
Figure 22. Présentation des outils de la TTVB en fonction de leur surface (échelle spatiale) et de leur pérennité (échelle temporelle) en distinguant les approches intégratives (bleu) des approches ségrégatives (rouge).....	138
Figure 23. Représentation schématique des effets locaux (rouge) et paysagers (bleu) attendus pour les ILV.....	140
Figure 24. Profil temporel (500 ans) du nombre de peuplements avec cavités à l'échelle du massif en fonction de différents scénarios de gestion	149
Figure 25. Distribution des classes de diamètre pour les principales essences présentes en forêt de Compiègne.....	150
Figure 26. Effet (a) de l'intensité d'éclaircie (RDI) et (b) du diamètre d'exploitabilité (DIAM) sur le nombre moyen de peuplements avec cavités	152
Figure 27. Représentation schématique des étapes pour la conduite d'une approche par	

simulation permettant d'évaluer la résilience des communautés à la disponibilité des micro-habitats en fonction de différents scénarios sylvicoles	159
--	-----

Figure 28. Cartographie de la TTVB mise en place en forêt de Compiègne avec une représentation de la matrice exploitée homogène (haut) et hétérogène (bas)	161
---	-----

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Patrons et processus associés au concept de fragmentation et conséquences sur les composantes biotiques et abiotiques	29
Tableau 2. Classes associées au recouvrement de l'écorce et au degré de pourriture du bois utilisées pour évaluer le stade de décomposition de la nécromasse	47
Tableau 3. Présentation des micro-habitats cartographiés au sein du massif de Compiègne	53
Tableau 4. Présentation des huit facteurs prédictifs (sylvicoles et environnementaux) de l'occurrence/abondance des micro-habitats au sein du massif de Compiègne	54
Tableau 5. Modèles linéaires généralisés (GLMs) sélectionnés pour la prédiction de l'abondance des micro-habitats lignicoles	60
Tableau 6. Résultat de l'évaluation de la performance prédictive des modèles (GLMs) en termes d'abondance pour trois types de cavités obtenue via un jeu de données indépendants de la calibration.....	64
Tableau 7. Effet de la structure du paysage (quantité et agrégation des micro-habitats) mesurée à trois échelles spatiales (500 ha, 26 ha, 1 ha) sur la diversité- α (abondance, richesse spécifique) de quatre guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fongicoles, saproxylophages, xylophages)	96
Tableau 8. Caractéristiques des quatre peuplements sélectionnés et description de l'occupation « actuelle » (2017) et « ancienne » (2007 ou 2014) ainsi que des taux de colonisation/extinction de <i>Dicranum viride</i>	115

LISTE DES ENCADRES

Encadré 1. Dynamique des incendies en forêt boréale : effet sur la disponibilité spatio-temporelle du bois mort	8
Encadré 2. Evaluation des préférences autoécologiques de quatre espèces de bryophytes au sein du massif forestier de Compiègne.....	16
Encadré 3. Définition du micro- et macro-habitat.....	27
Encadré 4. Développement de la théorie de la niche écologique et implication dans la définition de la notion d'habitat	33
Encadré 5. Evaluation de la quantité de bois brûlés à l'échelle du paysage sur un coléoptère saproxylique pyrophile : importance de la caractérisation du micro-habitat.....	84
Encadré 6. Evaluation du taux de détectabilité de <i>Dicranum viride</i> au sein du massif de Compiègne	114
Encadré 7. Sélection de statistiques représentatives de l'effet dendrométrique de l'allongement de la rotation sylvicole de 50 ans au sein de chênaies matures	143

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Article 1 « The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests ».....	201
Annexe 2. Article 2 « Scale-dependent response of saproxylic beetles to landscape structure depends on habitat stability »	239
Annexe 3. Éléments méthodologiques et résultats complémentaires concernant la prédiction de la distribution spatiale des micro-habitats à l'échelle du massif forestier de Compiègne (Chapitre 1).....	277
Annexe 4. Présentation d'un projet de recherche concernant l'impact des coupes de récupération post-incendie sur un coléoptère saproxylique pyrophile (<i>Acmaeops pratensis</i>) en forêt boréale (Québec)	281
Annexe 5. Résultats complémentaires concernant la dynamique des métapopulations d'une bryophyte corticole protégée (Chapitre 3).....	289
Annexe 6. Présentation des données acquises pour évaluer l'importance de la connectivité des éléments de la TTVB sur les chiroptères.....	291

PRODUCTION SCIENTIFIQUE

Publications scientifiques internationales (avec comité de lecture)

Percel G., G. Parmain, F. Laroche, C. Bouget (2018). The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests. *European Journal of Forest Research*, 1-13.

Percel G., F. Laroche, C. Bouget (under review). Scale-dependent response of saproxylic beetles to landscape structure depends on habitat stability. *Landscape Ecology*

Percel G., C. Bouget, F. Laroche (in prep). How dispersal process within microhabitats network affect occupancy dynamic of threatened lignicolous moss – *Dicranum viride*?

Communications lors de congrès ou colloques

Internationaux

Communication orale

Percel G., F. Laroche, C. Bouget (2018). Beyond the fragmentation debate in forest planning: how do habitat amount and spatial arrangement matter for saproxylic beetle diversity? *European Congress of Conservation Biology (ECCB)*. Jyväskylä, Finland

Nationaux (France, Québec)

Poster

Percel G., G. Parmain, F. Laroche, C. Bouget (2016). Les îlots de vieillissement forestiers sont-ils des outils efficaces de conservation de la biodiversité ? 18e Colloque national Biologie de l'Insecte. Tours, France – élu meilleur poster étudiant

Communication orale

Percel G., G. Parmain, F. Laroche, C. Bouget (2016). « Les îlots de vieillissement forestiers sont-ils des outils efficaces de conservation de la biodiversité ? » Réunion annuelle conjointe de la Société Entomologique du Québec & Société de Protection des Plantes du Québec (SEQ-SPPQ). Nicolet (QC), Canada

Percel G., F. Laroche, C. Bouget (2017). Influence de la configuration et de l'hétérogénéité du paysage forestier sur la diversité des coléoptères saproxyliques. Rencontres annuelles du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones (GEFF). Yenne, France

Percel G., F. Laroche, C. Bouget (2017). Influence de la configuration et de l'hétérogénéité du paysage forestier sur la diversité des coléoptères saproxyliques. Rencontres d'Ecologie des Paysages de la Société Française d'Ecologie (REP-SFE). Toulouse, France

Bouget C., F. Laroche, R. Ledet, C. Moliard, B. Nusillard, G. Parmain, **G. Percel**, X. Pineau, A. Sallé (2018). Quelques échos de la recherche sur les coléoptères saproxyliques à Irstea. Réunion biennale du réseau naturaliste « entomologie » de l'ONF – Oléron, France

Bouget C., F. Laroche, C. Moliard, B. Nusillard, G. Parmain, **G. Percel** (2018). Conserver la biodiversité via l'extension de rotation en futaie feuillue : les ilots de vieillissement à l'épreuve des faits. 12e rencontres annuelles du Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones (GEFF), Houffalize, Belgique

Encadrement étudiant

2017 (6 mois)

Damien Dahuron – Master 2 Forêts et Agrosystèmes (FA), Université d'Orléans

Analyse des préférences écologiques de quatre espèces de bryophytes forestières - en vue de la sélection d'espèces focales pertinentes pour évaluer les effets de la gestion forestière sur la bryoflore

2018 (6 mois)

Romain Dous – Master 2 Ecologie, Biodiversité et Evolution (EBE), Université Pierre et Marie Curie, Paris. Co-encadrement Fabien Laroche

Modélisation de la dynamique spatio-temporelle des cavités de tronc au sein d'un massif forestier géré

Tableau de synthèse des productions scientifiques

Article Chapitre Annexes	Statut	Revue	Planification	Conduite du projet			Analyses	Rédaction
				Acquisition données environnementales	Acquisition données géomatiques	Acquisition données biotiques		
Article 1	Publié	<i>European Journal of Forest Research</i>	DD	DD	DD	DD	Maj	Maj
Article 2	En revision	<i>Landscape ecology</i>	Maj	Maj	Maj	Protocole	Maj	Maj
Chapitre 3	En préparation	<i>Ecography ?</i>	Maj	NA	DD	Protocole	Maj	(Maj)
Encadré 2	NA	NA	Maj	Terrain	Supervision stagiaire	Protocole	Supervision stagiaire	NA
Encadré 5 Annexe 4	NA	NA	Part	Maj	Maj	Maj	Maj	NA

DD = Déjà disponible ; Maj = contribution Majeure ; Part = contribution Partielle

INTRODUCTION

GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

1. Impact de la gestion forestière sur la mosaïque changeante des habitats forestiers

1.1 Dynamique naturelle des écosystèmes forestiers

La forêt correspond au plus vaste écosystème terrestre avec une superficie estimée en 2006 à 4 milliards d'hectares, soit environ 30 % de la surface terrestre (FAO 2016). Présente sur la quasi-totalité du globe – des forêts tropicales aux forêts boréales, en passant par les forêts tempérées – cet écosystème abriterait près de 75% de la biodiversité mondiale qui se concentre principalement en forêt tropicale. Outre son rôle écologique, notamment via le maintien de la biodiversité et le stockage de carbone, la forêt remplit également un rôle social et culturel ainsi qu'un rôle économique via la production de bois.

Les forêts sont des écosystèmes naturellement très dynamiques. Pickett and Thompson (1978) emploient le terme de dynamique des taches (*patch*) pour les forêts nord-américaines. L'année suivante, le terme de « mosaïque changeante » (*shifting mosaic*) sera introduit par Bormann and Likens (1979). La théorie de la dynamique des taches (*Patch Dynamics Concept*) est formalisée quelques années après par Pickett and White (1985). Cette dynamique peut être caractérisée par une succession de cinq stades principaux représentant les différentes étapes du processus de développement de l'arbre – régénération, croissance, maturation, vieillissement et écroulement (Cateau et al. 2015). Ces différentes phases – regroupées sous le terme de cycle sylvigénétique ou cycle biologique (Figure 1) – sont décrites à l'échelle d'éco-unités qui correspondent à l'unité élémentaire de développement de la forêt (Oldeman 1990). Au sein d'une forêt, plusieurs éco-unités parfois imbriquées vont exister simultanément, constituant ainsi un paysage forestier en mosaïque.

Les perturbations naturelles constituent le moteur essentiel de cette dynamique. Le régime de perturbations varie entre les différents biomes. Dans le biome tempéré (incluant des forêts feuillues et résineuses) les perturbations dominantes sont relativement ponctuelles et de faible étendue spatiale – i.e. chablis, sénescence d'arbres isolés ou en bouquet : on parle de « dynamique douce » (Gilg 2004). Ce type de forêt est alors constitué d'une mosaïque d'éco-unités de petites superficies s'étendant sur une distance de l'ordre de quelques mètres à quelques dizaines de mètres. A l'inverse, dans le biome boréal (constitué exclusivement de forêt résineuse pouvant inclure quelques essences feuillues telles que le peuplier ou le bouleau), les forêts sont majoritairement soumises à des perturbations de grandes ampleurs, répandues souvent sur plusieurs centaines voire milliers de mètres : on parle de « dynamique catastrophique ». Ces événements catastrophiques tels que les incendies (Encadré 1) sont à l'origine d'une

réinitialisation du cycle sylvigénétique qui va fournir très rapidement une grande quantité de bois mort (Jonsson and Siitonen 2012a). La dynamique « douce », en revanche, va produire une quantité de bois plus faible mais de façon plus continue dans le temps. A noter qu'une forêt peut posséder les deux types de dynamiques bien que l'un des deux apparaisse généralement dominant (Gilg 2004).

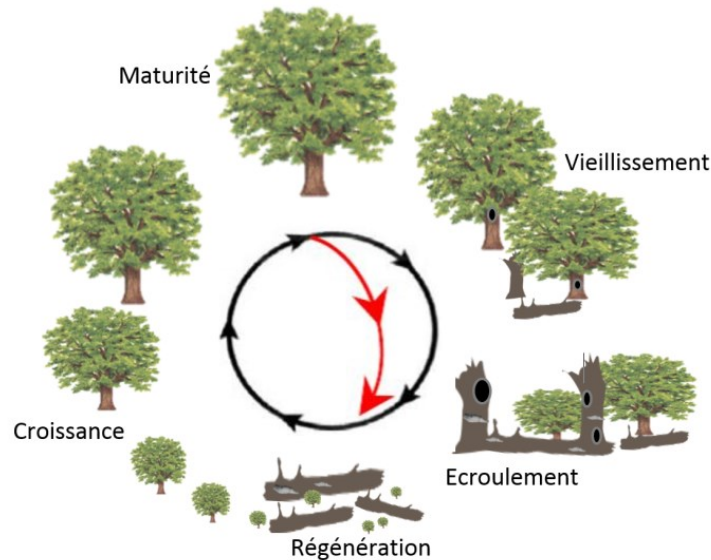


Figure 1. Représentation schématique des phases du cycle sylvigénétique

La flèche noire représente le cycle biologique « naturel »; la flèche rouge représente le raccourcissement du cycle induit par l'exploitation forestière

Encadré 1. Dynamique des incendies en forêt boréale : effet sur la disponibilité spatio-temporelle du bois mort

Les feux constituent la principale perturbation naturelle en forêt boréale, brûlant en moyenne 1,8 million d'hectares par année au Canada (Stocks et al. 2002). Dans la forêt boréale canadienne, ces événements se concentrent généralement sur une même année, avec plusieurs années d'absences intercalées (Saint-Germain et al. 2008). Cette perturbation naturelle a fait l'objet d'une attention particulière en termes de gestion, souvent en raison des impacts sur les infrastructures humaines mais également en raison des effets sur la biodiversité. En effet, les incendies génèrent rapidement une nécromasse ligneuse qui constitue une ressource importante pour de nombreuses espèces dites « saproxyliques » (Saint-Germain et al. 2004; Boucher et al. 2016). Localement, les incendies vont générer très rapidement une grande quantité de bois mort (Tinker and Knight 2000). A plus grande échelle spatiale, les incendies engendrent une mosaïque de peuplements brûlés (potentiellement de grande superficie) et non-brûlés au sein du couvert forestier, à l'origine d'une hétérogénéité spatiale de la ressource en bois mort (Turner et al. 1994). Celle-ci est accentuée par le fait que les feux qui structurent cette mosaïque peuvent montrer des degrés de sévérités variables et de ce fait générer une quantité de bois mort contrastées dans les peuplements brûlés (Nappi et al. 2010).

1.2 Impact multi-échelle de l'exploitation forestière sur les attributs de sénescence

La gestion va induire une simplification de la dynamique, de la structure et de la composition en essences des écosystèmes forestiers (Grove 2002; Laaksonen et al. 2008). Les forêts sont gérées

et exploitées de façon plus ou moins intensive, en fonction de la demande en produits forestiers et des conditions écologiques au sein des massifs (Stokland et al. 2012). L'impact de la gestion peut être appréhendé à deux échelles spatiales – (i) le peuplement (i.e. échelle locale) qui représente l'unité écologique élémentaire et (ii) le massif forestier (i.e. échelle régionale) qui est constitué d'un ensemble de peuplements.

1.2.1 Effet de la sylviculture à l'échelle des peuplements

A l'échelle locale, les peuplements sont caractérisés par différents types de sylviculture¹ qui peuvent être décrits à travers deux critères: le régime qui caractérise les modes de renouvellement des peuplements forestiers (futaie, taillis, taillis sous futaie) et le traitement sylvicole qui décrit l'organisation et la structure du peuplement (régulier lorsque les arbres sont du même âge et irrégulier ceux-ci présentent des âges différents). La futaie régulière représente actuellement le type le plus fréquemment mis en œuvre dans les forêts européennes (Stokland et al. 2012) ainsi que dans les forêts domaniales françaises (49 % de la superficie des forêts métropolitaines ; IGN 2013).

Ce système généralement mono-spécifique, se caractérise par des éclaircies répétées et la récolte systématique synchronisée et (quasi)exhaustive des arbres matures définis d'après des critères économiques. En effet, l'âge d'exploitabilité des arbres s'y définit comme la limite à partir de laquelle le taux de croissance des arbres baisse et le risque de dépréciation économique dû à la présence d'imperfections liées à l'âge augmente. Le cycle sylvicole représente donc un cycle sylvigénétique raccourci notamment par la troncature des stades de succession terminaux (Figure 1). Pourtant, ces stades sont connus pour abriter un ensemble d'attributs forestiers spécifiques qui sont associés à des processus longs et évolutifs et donc soumis à une dynamique lente. C'est le cas des gros bois morts (Vandekerkhove et al. 2009; Paillet et al. 2015b) et des micro-habitats portés par les arbres (i.e. dendro-microhabitats) – par ex. cavités, champignons lignicoles (Larrieu et al. 2017) qui constituent une ressource importante pour un grand nombre d'espèces forestières.

L'impact de la gestion sur la densité et la diversité du bois mort a déjà été mis en évidence dans différents contextes forestiers – par ex. en forêt boréale (Sippola et al. 1998; Martikainen et al. 2000; Motta et al. 2010), en forêt tempérée (Larrieu and Cabanettes 2012; Bouget et al. 2014b; Paillet et al. 2015b) ou encore en forêt méditerranéenne (Lombardi et al. 2008; Paletto et al. 2014). Cette réduction du bois mort s'accroît d'autant plus avec la demande croissante en bois énergie (Jonsson and Siitonen 2012b) qui se traduit par l'extraction d'arbres entiers, de rémanents de

¹ Ensemble des techniques et opérations permettant d'assurer la croissance des arbres jusqu'à l'âge d'exploitabilité fixé par les forestiers.

coupes et de souches (Bouget et al. 2012; Ranius et al. 2016b). Ce constat a également été fait pour les dendro-microhabitats, qui ont fait l'objet d'une attention particulière plus récemment (Vuidot et al. 2011; Larrieu et al. 2012; Winter et al. 2015).

1.2.2 Effet de l'aménagement à l'échelle du massif

A l'échelle régionale, l'ensemble des opérations sylvicoles appliquées au sein de chaque peuplement du massif forestier va générer une mosaïque hétérogène en termes de structure (traitement et régime), d'essence dominante, de classe d'âge et de diamètre (Boutin and Hebert 2002). En France, chaque forêt publique (domaniale ou des collectivités locales) dispose d'un plan d'aménagement forestier permettant de fixer les objectifs de gestion et de planifier les opérations sylvicoles (par ex. le choix des essences, le rythme des coupes) sur une durée de 15 à 20 ans sur l'ensemble du massif. Cette mosaïque de peuplements prescrite par l'aménagement forestier, peut entraîner une modification de la continuité spatio-temporelle des arbres matures, du bois mort et des dendro-microhabitats en comparaison de la distribution dans les écosystèmes forestiers naturels, ce qui peut être perçu comme une source de fragmentation pour un certain nombre d'espèces associées à cette ressource (Kouki et al. 2001).

2. Réponse de la biodiversité lignicole à la gestion forestière – focus sur les coléoptères saproxyliques et les bryophytes épiphytiques

La biodiversité « forestière » comprend l'ensemble des espèces dépendantes de la forêt pour tout ou partie de leur cycle de vie (reproduction, alimentation...). Elle peut également inclure des espèces plus généralistes qui fréquentent la forêt, sans y être strictement inféodées, par exemple au niveau des lisières ou des milieux ouverts intra-forestiers. Parmi les espèces forestières, se distingue un cortège d'espèces directement associé à la ressource ligneuse. Il s'agit des espèces (sapro)lignicoles qui se développent à la surface ou à l'intérieur du bois vivant, mort ou dépourissant (Bouget et al. 2005). Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes particulièrement intéressés à deux groupes d'espèces – les coléoptères saproxyliques (i.e. dépendant pendant au moins une partie de leur cycle de vie du bois mort ou dépourissant, debout ou au sol, ou de champignons du bois mort ou d'autres organismes saproxyliques; Speight 1989) et les bryophytes épiphytiques (i.e. espèces se développant à la surface du bois vivant ou mort pour se développer).

2.1 Aperçu de la diversité taxinomique

Les organismes saproxyliques constituent une guild² particulièrement importante dans la mesure où elle assure un rôle fonctionnel clé dans les processus de dégradation et de recyclage de la nécromasse ligneuse (Dajoz 1998; Grove 2002). Les espèces saproxyliques représentent 25% des

² Une guild correspond à un groupe d'espèces partageant la même ressource (Blondel 2003).

espèces forestières en Europe. Parmi elles, les coléoptères saproxyliques constituent près de 20 % de la diversité forestière et avec près de 2500 espèces en France, se positionnent comme le second groupe saproxylique le plus diversifié après les champignons (Bouget and Brustel 2009). Concernant les bryophytes, il s'agit d'un groupe taxinomique incluant environ 25 000 espèces dans le monde, 1800 espèces en Europe et entre 1300 à 1400 en France. Bien qu'il soit difficile de dresser une liste des taxons strictement forestiers, nous pouvons considérer au minimum 300 espèces qui seraient préférentiellement présentes en forêt (Gautrot 2011).

2.2 Préférences autoécologiques à l'échelle du micro-habitat

Les espèces lignicoles requièrent la présence de structures ligneuses spécifiques pour leur développement qui peut s'effectuer, selon les espèces, à la surface ou à l'intérieur du bois vivant, dépourvu ou mort. Certaines espèces semblent être plus particulièrement inféodées à des singularités morphologiques particulièrement présentes sur les gros et vieux arbres (Brustel 2004; Larrieu 2014). Ce constat a déjà été fait par Speight (1989) qui introduit la notion de « *mégalo-pole arboricole* » pour caractériser les grands et vieux arbres présentant de multiples déficiences et nécroses, représentant différents habitats pour les organismes associés au bois. Ces singularités ont été identifiées comme des dendro-microhabitats (i.e. micro-habitats portés par des arbres; DMH). Plus particulièrement, Larrieu et al. (2018) définissent les DMH comme des structures de petite taille portées par certains arbres vivants ou morts, et qui constituent un substrat particulier et essentiel pour une espèce ou une communauté d'espèces. Ces DMH englobent à la fois les modifications causées par des dommages abiotiques ou biotiques, tels que des lésions, blessures qui exposent la sève, l'aubier ou le bois de cœur (DMH saproxyliques) ainsi que les éléments externes qui sont physiquement liés à l'arbre, tels que les fructifications de champignons saproxyliques (DMH épixyliques). Le terme de « structure clé de voûte³ » a été fréquemment employé dans la littérature, en référence aux gros et vieux arbres potentiellement porteurs de DMH (par ex. Manning et al. 2006; Sirami et al. 2008; Stagoll et al. 2012; Lindenmayer et al. 2014; Müller et al. 2014; Parmain and Bouget 2017).

Ainsi, les pièces de bois vivant ou mort (pouvant inclure des éléments structurels de l'arbre, tels que le houppier ou le tronc) et les DMH constituent des « micro-habitats » essentiels pour les espèces lignicoles: de l'utilisation en tant que support pour les bryophytes épixyliques à une ressource alimentaire, parfois temporaire, pour les coléoptères saproxyliques. Leur caractérisation doit donc être effectuée en regard des préférences autécologiques des espèces d'intérêt. Par

³ Ce concept a été formalisé par Tews et al. (2004) en écho au concept « d'espèces clé de voûte » (Mills et al. 1993). Ces auteurs le définissent comme une structure spatiale distincte fournissant des ressources, un abri ou des « services » essentiels à certaines espèces et font donc la distinction avec la notion « d'habitat clé » qui est habituellement associée à des unités de végétation.

ailleurs, la prise en compte des conditions abiotiques du milieu environnant pouvant affecter la « qualité » du micro-habitat peut également être questionnée.

2.2.1 Le micro-habitat : une structure élémentaire clé pour les espèces lignicoles

➤ *Un support pour le développement des cryptogames épiphytes (bryophytes)*

Le développement des cryptogames épiphytes, incluant le groupe taxinomique des bryophytes, requiert la présence d'un support, appelé phorophyte (du grec *phoro* : porter), dont les aspérités permettent aux bryophytes de se fixer grâce à leurs rhizoïdes. Les bryophytes sont des organismes autotrophes qui extraient les éléments nutritifs à partir de l'air ou de l'eau présente à la surface du phorophyte, grâce à la photosynthèse. En fonction du type de tissu végétal préférentiellement occupé, il est possible de distinguer plusieurs groupes écologiques, tels que les espèces épiphylls qui utilisent les feuilles alors que les espèces épixyliques utilisent le bois vivant (bryophytes corticoles & humo-corticoles) ou le bois mort (bryophytes saproxyliques).

Bien que certaines bryophytes soient spécifiques d'un certain type de phorophyte, il est fréquent qu'une espèce puisse coloniser plusieurs types. En effet, Stokland et al. (2012) soulignent qu'en comparaison d'autres groupes taxinomiques (par ex. champignons, divers groupes d'insectes) les mousses (et les lichens) abritent une proportion plus importante d'espèces présentant une relation « facultative » avec le bois mort, c'est-à-dire des espèces qui occupent régulièrement ce support mais qui peuvent également utiliser des supports alternatifs ; il existe par exemple des espèces présentes sur bois vivant et bois mort, sur bois mort et humus brut (Encadré 2).

➤ *Une ressource alimentaire essentielle pour les coléoptères saproxyliques*

Contrairement aux bryophytes épixyliques qui utilisent les éléments ligneux uniquement comme un support, les coléoptères saproxyliques (organismes hétérotrophes) entretiennent une relation trophique directe – i.e. consommation de bois mort frais ou carié – ou indirecte – i.e. consommation d'organismes qui exploitent le bois, tels que les fructifications de champignons lignicoles (carpophores) dans le cas des mycétophages, ou d'autres insectes saproxyliques dans le cas des zoophages.

La consommation de matière ligneuse entraîne une modification des propriétés physiques et nutritives du milieu (Ulyshen 2016) se traduisant par une évolution du stade de décomposition du bois. On peut ainsi considérer les coléoptères saproxyliques comme des organismes ingénieurs (Buse et al. 2008). Une succession d'espèces de coléoptères (modification des assemblages au cours du temps) accompagne cette décomposition du bois, depuis les xylophages primaires ou pionniers suivis par les xylophages secondaires, jusqu'aux saproxylophages terminaux (Stokland et al. 2012; Bouget et al. 2013). Cette succession d'espèces reflète la présence d'interactions

biotiques indirectes au sein de la communauté saproxylique qui peuvent s'interpréter comme un processus de facilitation dans le sens où la consommation de la ressource par un organisme est dépendante de l'activité, en amont, du consommateur précédent (Ulyshen 2018).

La matière ligneuse est difficile à digérer et offre une valeur nutritive très faible – surtout lors des derniers stades de saproxylation (bois décomposé) – entraînant un développement larvaire lent. De ce fait, les organismes consommateurs de cette ressource doivent posséder un certain nombre d'adaptations leur permettant de décomposer efficacement le matériel ligneux en fonction de son degré de décomposition (Stokland et al. 2012). Ces adaptations peuvent correspondre à des caractéristiques physiologiques – par ex. présence d'enzymes spécifiques ou encore résulter d'une action symbiotique avec un champignon ou des bactéries. Ainsi, les éléments ligneux (arbre et pièce de bois) peuvent être distingués en différents types de micro-habitats en fonction de la vitalité de l'arbre (vivant, mort) et plus « finement » en fonction du stade de décomposition.

Bien que la ressource ligneuse assure une fonction alimentaire essentielle pour les coléoptères saproxyliques, celle-ci peut être temporaire. En effet, pour les espèces caractérisées par plusieurs écophases, chaque étape du cycle de vie peut être identifiée de manière indépendante. C'est notamment le cas des coléoptères saproxyliques, qui sont des insectes holométaboles⁴. Leur cycle de vie est donc caractérisé par plusieurs écophases. Chez ces espèces, ce sont principalement les larves qui vont consommer la matière ligneuse. Pour la plupart d'entre elles, les imagos vont avoir des régimes alimentaires variés – le plus souvent floricoles, voire aphages (i.e. ne s'alimentent pas du tout), même si certains peuvent également être consommateurs de ressources ligneuses. Ainsi le micro-habitat (bois mort et DMH) peut ne pas être suffisant pour répondre aux exigences écologiques des espèces requises sur l'ensemble de leur cycle de vie. Néanmoins, nous pouvons considérer la présence de bois mort et de DMH comme un élément limitant et déterminant pour la survie des coléoptères saproxyliques (i.e. en leur absence, l'espèce ne pourra être présente ou se maintenir).

2.2.2 Caractériser les micro-habitats: un compromis entre pertinence écologique et contraintes opérationnelles

Les micro-habitats associés aux entités ligneuses peuvent être décrits par un certain nombre de variables, le plus souvent catégorielles dont les plus fréquentes sont l'essence et le diamètre. A cela s'ajoutent, pour les pièces de bois mort, le stade de décomposition, du fait de la dépendance trophique des larves (voir précédemment) ainsi que la position (debout ou au sol) et la cause de mortalité (par ex. incendies). Ces facteurs se révèlent pertinents d'un point de vue écologique dans

⁴ Les insectes holométaboles se caractérisent par une métamorphose complète où larves et adultes diffèrent sur le plan morphologique, éthologique et biologique.

la mesure où des préférences, voire de la spécialisation, ont pu être mises en évidence notamment chez les coléoptères saproxyliques. Par exemple, concernant le diamètre, même si beaucoup d'espèces sont capables d'utiliser des pièces de bois de dimensions variables, certaines apparaissent spécifiquement associées à un diamètre particulier (par ex. Brin et al. 2011). Cette spécialisation vis-à-vis du diamètre peut en partie s'expliquer par la taille des espèces. En effet, les pièces de bois de grand diamètre offrent une plus grande quantité de ressources et une durée de vie plus longue que des pièces de plus petit diamètre. Ceci permet de couvrir l'ensemble des besoins nécessaires à la croissance des larves (non mobiles) des espèces de grande taille, qui requièrent une plus grande quantité d'énergie et qui présentent une durée de développement plus longue que les espèces de plus petite taille. Concernant l'essence, les coléoptères saproxyliques montrent une spécialisation assez forte entre les essences ligneuses feuillues et résineuses (Stokland et al. 2012). Cela peut s'expliquer par des mécanismes de défense différents des arbres nécessitant pour les espèces de coléoptères de posséder des adaptations leur permettant de passer outre. Par ailleurs, la spécialisation vis-à-vis d'une essence ou d'un genre botanique peut également être due au type de pourriture induit par des champignons décomposeurs – par ex. carie brune cubique du chêne, carie blanche fibreuse du hêtre (Dajoz 1998). La cause de mortalité du bois, peut également induire des conditions physico-chimiques particulières, à l'origine d'une spécialisation chez les coléoptères saproxyliques. C'est le cas notamment des coléoptères pyrophiles qui sont spécialistes des bois brûlés. Ces espèces possèdent des adaptations sensorielles spécifiques pour détecter la présence d'un incendie à grandes distances – par ex. détection des radiations infrarouges émises par les feux (Wikars 1992; Boulanger and Sirois 2007).

Les micro-habitats portés par les arbres (DMH) peuvent également caractérisés par un ensemble de critères morphologiques permettant de refléter le rôle fonctionnel pour la biodiversité. Ces critères sont regroupés au sein d'une typologie hiérarchique (Larrieu et al. 2018) permettant d'identifier sept types principaux: (i) les *cavités* qui correspondent à des trous formés dans le bois, soit par l'action de certains organismes (pics, insectes), soit issues de processus de décomposition, soit issues de particularités morphologiques sur le tronc; (ii) les *blessures sur l'arbre*, issues principalement de dommages mécaniques, se matérialisant par des plages de bois sans écorce exposant ainsi l'aubier voire le duramen; (iii) les *branches mortes* présentes dans le houppier incluant les branches brisées issues de dommages mécaniques; (iv) les *excroissances* principalement causées par une augmentation de la disponibilité en lumière ou à une intrusion parasitaire; (v) les *fructifications de champignons lignicoles* annuels ou pérennes (polypores s.l.); (vi) les *structures épiphytiques* qui englobent une grande variété de types différents (par ex. présence de lierre) et enfin (vii) les *exsudats de sève*. Ces sept types de DMH peuvent à leur tour être subdivisés en 15 groupes englobant au total 47 DMH qui peuvent être distingués en fonction

de leur dimension (par ex. diamètre d'entrée des cavités), de leur position sur l'arbre porteur (par ex. cavités de tronc, cavités basses) ou encore de leur pérennité (par ex. fructifications de champignons annuels ou pluriannuels).

Le choix des variables descriptives du micro-habitat est limité à celles que nous sommes en capacité d'identifier et de mesurer (Mitchell 2005). Ces variables ne sont donc pas forcément très bien représentatives de la perception multi-sensorielle des organismes associés. Par exemple, nous pouvons distinguer plusieurs types de cavités en fonction de leur origine (par ex. excavation par des pics ou issue de dommages mécaniques), de leur dimension (par ex. diamètre d'entrée), ainsi que par la position sur l'arbre (par ex. cavité de tronc ou cavité basse en contact avec le sol). Chacune de ces cavités représente en réalité une structure interne complexe, correspondant à différents milieux de vie juxtaposés et donc abritant des communautés d'espèces différentes. Par exemple, la paroi constituée de bois carié (en cours de décomposition) abrite des espèces différentes que le terreau (bois très dégradé mélanger aux fèces) situé au fond de la cavité (Luce 1995; Stokland et al. 2012). Cependant, notre connaissance des différents cortèges de coléoptères associés aux cavités reste limitée, étant donné que ces micro-habitats sont difficiles à caractériser en raison du manque d'accessibilité.

Ce constat peut également être fait pour les bryophytes épixyliques qui sont reconnues pour être sensibles (i) aux caractéristiques physiques du phorophyte, notamment à l'épaisseur et rugosité de l'écorce (Mills and Macdonald 2004) ; (ii) aux caractéristiques chimiques, notamment le taux de pH (Mežaka et al. 2012) ; et (iii) aux conditions microclimatiques qui influencent les modes de reproduction (sexuée vs asexuée ; Löbel et al. 2018), notamment le taux d'humidité qui conditionne la germination des spores. L'ensemble de ces paramètres constitue autant de dimensions de la niche écologique de ces espèces, néanmoins, leur mesure sur le terrain reste assez difficile. De ce fait, on utilise généralement des indicateurs (*proxy*) tels que l'essence et le diamètre des arbres (Király and Ódor 2010; Ódor et al. 2013), auxquels nous pouvons ajouter le stade de décomposition pour les supports de type bois mort (Mills and Macdonald 2004). En effet, chaque essence peut être caractérisée par son degré d'acidité (distinction entre écorce acide et alcaline), sa teneur en éléments nutritifs, son taux d'humidité ainsi que par une certaine structure de l'écorce qui va évoluer avec l'accroissement, et surtout le vieillissement, des arbres. En effet, les jeunes arbres ont généralement une écorce plus mince et plus lisse que les arbres âgés. La densité du bois augmente également avec l'âge et le diamètre des arbres (Siitonen and Stokland 2012). Ces indicateurs (essence, diamètre) présentent l'avantage d'être faciles à mesurer mais ne constituent qu'une représentation indirecte, partielle et lacunaire des exigences écologiques des espèces, rendant ainsi difficile la mise en évidence de spécialisation (Encadré 2).

Cependant, même si ces variables catégorielles ne représentent que partiellement la perception des espèces, leur combinaison permet d'obtenir un nombre important de types de micro-habitats différents, potentiellement supérieur au nombre d'espèces connues. Par exemple, en croisant huit variables factorielles comprenant chacune plusieurs modalités (50 espèces d'arbres $\times$ 3 facteurs de mortalité $\times$ 4 stades de décomposition $\times$ 3 classes de diamètre...), Dahlberg and Stokland (2004) in Stokland et al. (2012) ont estimé un nombre de combinaisons possibles supérieur à 1 million. Un chiffre bien plus élevé que le nombre d'espèces saproxyliques connues dans les régions nordiques. Bien qu'il s'agisse d'une estimation grossière et imparfaite dans la mesure où certaines combinaisons ne peuvent exister, cela permet tout de même de mettre en évidence la grande diversité de micro-habitats qu'il est possible de caractériser.

Par ailleurs, une caractérisation plus fine des micro-habitats nécessiterait des connaissances approfondies et exhaustives des exigences autécologiques des espèces cibles. A l'heure actuelle, la communauté scientifique dispose, pour certains taxons, de bases de données autoécologiques, comme c'est le cas en France pour les coléoptères saproxyliques, avec la base nationale FRISBEE (Bouget et al. 2008b). Pour d'autres taxons, comme les bryophytes épiphytiques, les connaissances autécologiques sont relativement peu connues (par exemple, en comparaison des plantes vasculaires; Söderström 2006), d'autant qu'elles peuvent considérablement changer entre différentes localités en raison de la variation des conditions abiotiques notamment climatiques.

Encadré 2. Evaluation des préférences autoécologiques de quatre espèces de bryophytes au sein du massif forestier de Compiègne

L'échantillonnage a été réalisé par trois botanistes-bryologues du réseau « Habitat-Flore » de l'ONF (S. Cadet, M. Blin et F. Acquitter) en Avril et Juillet 2017 sur une durée de 10 jours (équivalent 30 hommes/jour). Une sélection de 27 peuplements (surface $\geq$ 5ha) a été effectuée selon quatre critères successifs – (i) gestion sylvicole ; (ii) composition en essence ; (iii) classe de diamètre dominant et (iv) potentiel hydrique – ceci dans le but de maximiser la diversité des supports rencontrés (huit types identifiés comme des supports « principaux » ou « secondaires » d'après la littérature et le dire d'expert bryologue). Ainsi, dans chaque peuplement, 15 supports principaux (5 arbres vivants, 5 bois mort au sol, 5 bois mort debout & souches) et 4 supports secondaires (roche, sol nu, humus, assiette de chablis) ont été prospectés, représentant, au total, 465 supports. L'occurrence de quatre espèces de bryophytes – deux espèces corticoles et deux espèces saproxyliques – a été enregistrée ainsi que l'essence, le diamètre et le stade de décomposition pour les bois morts et souches. La surface terrière ainsi que les conditions méso-climatiques (température et humidité sous la canopée ont également été mesurées à l'aide de thermo-hygromètres (un capteur dans chaque peuplement échantillonné). Les analyses ont été réalisées par D. Dahuron dans le cadre de son stage de Master 2.

1. Caractérisation de l'occurrence de quatre espèces de bryophytes (corticoles et saproxyliques) sur différents types de support

Globalement, la fréquence d'occurrence ($F = \text{nombre de présence} / \text{nombre de support}$) est faible pour les quatre espèces. Néanmoins, elle apparaît supérieure pour les deux espèces corticoles par rapport aux espèces saproxyliques puisque *Dicranum viride* a été détectée 12 fois ($F = 0.03$) et

Encadré 2. (suite)

Platygyrium repens 56 fois ($F = 0.12$), alors que *Tetraphis pellucida* n'a été détectée que 6 fois ($F = 0.01$) et *Aulacomnium androgynum* seulement 2 fois ($F = 0.004$). L'acquisition de données sur les espèces rares (peu fréquentes) apparaît délicate (Spitale and Mair 2015) étant donné que leur répartition est clairsemée les rendant difficiles à détecter par des échantillonnages aléatoires (Guisan and Thuiller 2005). Par ailleurs, l'analyse de l'occurrence par type de support révèle une présence à la fois sur les supports principaux et secondaires pour *A. androgynum* alors que *T. pellucida* a été détectée uniquement sur les supports principaux et plus particulièrement sur les souches. Concernant les deux espèces corticoles, il apparaît que les supports secondaires sont faiblement occupés (une seule détection sur la même assiette de chablis) en comparaison des supports principaux, avec néanmoins une occupation quasi-équivalente sur les supports ligneux vivants ou morts.

Tableau E2. Nombre de supports échantillonnés ($n=465$), occurrence globale et par type de support pour les quatre espèces de bryophytes étudiées

		Supports principaux				Supports secondaires				Total
		av	bmd	bms	sou	chab	humus	roche	sol	
corticoles	<i>Dicranum viride</i>	6	1	2	2	1	0	0	0	12
	<i>Platygyrium repens</i>	25	5	19	6	1	0	0	0	56
saproxyliques	<i>Tetraphis pellucida</i>	0	0	0	6	0	0	0	0	6
	<i>Aulacomnium androgynum</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	2
Nombre de supports échantillonnés		136	31	97	130	20	19	5	27	465

av (arbre vivant) ; bmd (bois mort debout) ; bms (bois mort au sol) ; sou (souche) ; chab (assiette de chablis)

2. *Modélisation statistique (GLM) de l'effet des caractéristiques (i) du support – essence, diamètre, stade décomposition et position du bois mort – et (ii) du milieu environnant – surface terrière et méso-climat (température, hygrométrie sous la canopée) – sur l'occurrence des deux espèces corticoles*

Pour *P. repens*, les résultats indiquent une différence significative entre les arbres vivants et les bois morts pour les feuillus (test z , $p = 0.01$) avec une probabilité estimée sur les arbres vivants de 0.14 contre 0.06 sur les bois morts. En revanche, pour les résineux aucune différence significative n'a été démontrée entre les arbres vivants et les bois morts (test z , $p = 0.19$), avec une probabilité estimée de 0.02 sur les arbres vivants contre 0.09 sur les bois morts. Concernant la classe de diamètre, aucun effet significatif n'a été mis en évidence. Pour les variables décrites à l'échelle du peuplement, seule la température a eu un effet positif significatif sur la probabilité d'occurrence (test z , $p = 0.02$), alors que l'humidité et la surface terrière n'ont pas eu d'effet. Pour *D. viride*, les analyses (huit modèles élémentaires incluant chacun une seule variable explicative) n'ont pas mis en évidence d'effet significatif sur l'occurrence de l'espèce. Ainsi, ces espèces semblent avoir une valence écologique assez large et ne peuvent être considérées comme des corticoles strictes. Néanmoins, il est possible que les populations observées sur bois mort soit en réalité des populations « rémanentes » qui auraient colonisées le support lorsqu'il était encore vivant mais qui réussiraient à persister sur le bois mort. Par ailleurs, l'utilisation de variables catégorielles descriptives du support telles que le diamètre, la position, ou le stade de décomposition pour le bois mort pourraient être trop « grossières » pour représenter les exigences écologiques de ces espèces, qui sont reconnues pour être sensibles aux caractéristiques physico-chimiques du phorophyte (Mills and Macdonald 2004; Mežaka et al. 2012).

2.2.3 Evaluer la qualité des micro-habitats : importance des conditions abiotiques du milieu environnant (mésoclimat)

Les caractéristiques structurelles des micro-habitats sont insuffisantes pour déterminer s'ils peuvent subvenir aux besoins d'une espèce cible. Il apparaît également important de prendre en compte les conditions abiotiques du milieu environnant, notamment climatiques (température, hygrométrie) pour évaluer la qualité des micro-habitats. Cela est particulièrement vrai pour les bryophytes épiphytiques pour lesquelles les effets des facteurs climatiques peuvent surpasser les effets liés aux caractéristiques du phorophyte (Schmitt and Slack 1990; Ódor et al. 2013). En effet, de par leur biologie et leur physiologie (par ex. absence de cuticule, absence de système racinaire et vasculaire bien développé) les bryophytes n'ont pas la capacité de conduire et retenir l'eau. Elles sont donc dépendantes de l'humidité disponible dans leur environnement immédiat (Frego 2007; Ódor et al. 2013). Les bryophytes sont également sensibles aux conditions de température qui sont liées au degré d'ensoleillement (Király and Ódor 2010). Ainsi, de nombreuses bryophytes épiphytiques sont confinées à des milieux forestiers humides et ombragés (McGee and Kimmerer 2002; Siitonen and Jonsson 2012). Des études en milieu forestier ont déjà mis en évidence l'effet important et négatif de l'ouverture de la canopée sur l'occurrence des espèces (par ex. *Buxbaumia viridis* ; Spitalé and Mair 2015). En effet, l'ouverture de la canopée influence les conditions de luminosité (Jennings 1999; Gaudio et al. 2017) et le mésoclimat sous le couvert forestier (Lenoir et al. 2016). L'effet de l'ouverture de la canopée a également été mis en évidence sur la guildes des coléoptères saproxyliques (par ex. Franc et al. 2007; Vodka et al. 2009; Brunet and Isacson 2009a; Bouget et al. 2013, 2014a). Cependant, cet effet, associé aux conditions mésoclimatiques, peut être confondu avec des effets écologiques de complémentarité – i.e. conditions lumineuses favorables à la présence de ressources florales nécessaires aux imago de certaines espèces (Bouget et al. 2013) ou encore des effets thermodynamiques sur l'activité de vol des imago (Larsson and Svensson 2011), qui sont plus actifs avec un déplacement potentiellement plus aisé dans les milieux ouverts (Dubois et al. 2009; Bouget et al. 2013).

Ainsi, dans l'idéal, il faudrait considérer la « qualité » du micro-habitat en tenant compte (i) de ces caractéristiques structurelles et (ii) des conditions abiotiques (notamment mésoclimatique) du milieu environnant. En ce sens, dans une étude sur la dynamique métapopulationnelle d'une espèce de bryophyte corticole *Orthotrichum speciosum*, Snäll et al. (2003) font la distinction entre le « substrat » potentiel (équivalent à ce que nous appelons le micro-habitat), qui est représenté par des arbres vivants (peuplier tremble), et « l'habitat », qui caractérise les facteurs abiotiques d'importance majeure pour l'espèce étudiée dans le milieu environnant. En effet, les conditions abiotiques vont varier d'une région à une autre, de sorte que les caractéristiques structurelles du micro-habitat considérées comme favorables pour une espèce ou un groupe d'espèces dans une zone géographique peuvent être différentes dans une autre région (Mitchell 2005). Par exemple,

pour le coléoptère cavicole – *Osmoderma eremita* (Cetoniidae), il a été montré que le taux d'occupation était supérieur dans les cavités orientées sud dans une étude réalisée au sein de forêt ouverte en Suède (Ranius and Nilsson 1997). En revanche aucun effet de l'exposition n'a été mis en évidence dans une chênaie située en Italie (Chiari et al. 2013), ce qui vient renforcer le fait que les conditions climatiques peuvent affecter la qualité du micro-habitat.

Cependant, la prise en compte des conditions méso-climatiques nécessite d'une part d'avoir une bonne connaissance des exigences climatiques de l'espèce ou du groupe d'espèces cible – or, ce type de connaissance est assez lacunaire pour les espèces lignicoles. Par exemple, concernant les coléoptères saproxyliques, cette information est renseignée dans la base de données FRISBEE sous la forme de facteurs à deux modalités: héliophile vs sciaphile concernant les préférences en termes de conditions de luminosité et xérophile vs hygrophile concernant les préférences en termes d'hygrométrie. D'autre part, cela implique de pouvoir mesurer ces conditions méso-climatiques soit directement via des capteurs (thermo-hygromètres) soit indirectement via des indicateurs tels que l'ouverture de la canopée (voir précédemment). L'amplitude des variations climatiques sous le couvert forestier étant relativement faible (par ex. taux d'hygrométrie fréquemment saturé), les mesures directes nécessitent l'utilisation de capteurs adaptées présentant un haut degré de sensibilité pour mettre en évidence des contrastes. Concernant les mesures indirectes, le méso-climat n'est que partiellement représenté par l'ouverture de la canopée. En effet, il est le résultat de multiples facteurs caractérisés à des échelles locales (par ex. topographiques, hydrographiques) mais également à des échelles régionales (par ex. quantité de précipitations, nombre de jours d'ensoleillement ; Lenoir et al. 2016). La modélisation des conditions méso-climatiques à l'échelle d'un massif forestier se révèle donc délicate du fait qu'elle nécessite de disposer d'un ensemble de variables décrites à fine résolution spatiale. De ce fait, les conditions abiotiques du milieu environnant sont rarement à intégrer explicitement dans la caractérisation de l'habitat des organismes lignicoles.

2.3 Réponse des espèces à la disponibilité des micro-habitats à plusieurs échelles spatiales

Comme évoqué précédemment, la gestion forestière impacte les compartiments bois mort (BM) et dendro-microhabitats (DMH) à plusieurs échelles spatiales (peuplement et massif). Or, nous avons vu que ces éléments structurels constituent des micro-habitats importants pour les espèces lignicoles. On peut alors s'interroger sur la façon dont les espèces répondent à leur disponibilité (quantité, diversité, distribution) à différentes échelles spatiales.

A l'échelle locale (i.e. peuplement), la diversité des espèces (abondance et richesse spécifique) tend à diminuer dans les peuplements gérés par rapport aux peuplements non gérés. Cela a été mis en évidence pour différents taxons notamment les coléoptères saproxyliques en forêt boréale

(par ex. Martikainen et al. 2000; Similä et al. 2003; McGeoch et al. 2007) et tempérée (par ex. Müller et al. 2008; Bouget et al. 2014a), les champignons saproxyliques (par ex. Penttilä et al. 2004) ou encore les bryophytes (par ex. Fenton and Frego 2005). En effet, ces espèces apparaissent sensibles aux quantités locales de bois mort et de dendro-microhabitats (par ex. Bouget et al. 2013, 2014a), notamment les espèces rares ou inscrites sur les listes rouges d'espèces menacées (Jonsell et al. 1998; Gustafsson et al. 2005; Stenbacka et al. 2010). Cependant, l'effet local de la gestion sur la diversité n'est pas toujours très clair et apparaît relativement complexe (voir la revue de Paillet et al. 2010). Par exemple, Müller et al. (2007) n'ont pas mis en évidence d'effet de la gestion sur la richesse spécifique des champignons, des coléoptères saproxyliques et des oiseaux. Plus récemment, Paillet et al. (2018) mettent en évidence que l'arrêt de la gestion affecte positivement les oiseaux, et les chauves-souris et que cet effet est médié par la densité et la diversité de micro-habitats dans le peuplement. En revanche, la réponse de la diversité des coléoptères saproxyliques est plus ambiguë. Par ailleurs, une difficulté supplémentaire provient du décalage temporel possible entre la modification de la quantité de ressource et la réponse des espèces – i.e. « dette d'extinction » (Tilman et al. 1994) et par opposition « crédit de colonisation » – comme cela a été suggéré pour les coléoptères saproxyliques (Bouget et al. 2014b).

A l'échelle régionale (i.e. massif), les connaissances actuelles concernant la réponse des communautés d'espèces, notamment des coléoptères saproxyliques, à la disponibilité en micro-habitats à grande échelle spatiale apparaissent relativement limitées. En effet, à ce jour il a été montré empiriquement que la quantité de micro-habitats – souvent approchée via la proportion de vieux peuplements (Gibb et al. 2006b; Brunet and Isacsson 2009b; Olsson et al. 2012) ou de réserves (Abrahamsson et al. 2009; Bouget and Parmain 2016) dans le paysage – avait un effet significatif sur les communautés de coléoptères saproxyliques. Cependant peu d'études ont évalué l'effet de la spatialisation des micro-habitats et en général celles-ci sont restreintes à de faibles échelles spatiales – par ex. zone tampon de 150m de rayon (Schiegg 2000) mais voir deux récents travaux (Seibold et al. 2017; Sverdrup-Thygeson et al. 2017).

A ce jour, peu d'études ont mis en œuvre des approches multi-échelles (mais voir par ex. Ranius et al. 2015). Bien que la comparaison entre études apparaisse délicate, du fait de la variabilité des échelles spatiales testées, les coléoptères saproxyliques semblent répondre à la quantité d'habitats à de grandes échelles spatiales. Par exemple, Økland et al. (1996) ont mis en évidence un effet positif de la densité de bois mort à l'échelle de 400 ha alors qu'aucun effet n'a été détecté à de plus petites échelles spatiales. De même, Gibb et al. (2006b) observent un effet positif de la densité de vieux peuplements dans le paysage mesurée dans des zones tampon de 1 km et 10 km de rayon. (Franc et al. 2007) ont évalué l'influence potentielle de 45 facteurs sur la diversité des coléoptères saproxyliques dans 21 réserves de petites superficies. Ces auteurs montrent que la

surface de réserves dans un rayon de 1 km autour du site est l'un des principaux déterminants des variations locales de richesse et de composition en coléoptères saproxyliques. Cependant, l'ajout de nouveaux sites à leur étude a quelque peu modifié les résultats, en mettant en évidence un effet significatif de plusieurs échelles spatiales (locale, paysagère et régionale) sur la diversité des coléoptères (Götmark et al. 2011). L'importance relative de l'effet des facteurs spatiaux en comparaison des variables locales (caractéristiques du micro-habitat) apparaît ambiguë pour les coléoptères saproxyliques (par ex. Ranius et al. 2015) ainsi que pour les bryophytes (Kuusinen and Penttinen 1999; Ódor et al. 2013).

Par ailleurs, il a été montré que toutes les espèces ne répondent pas aux mêmes échelles spatiales (par ex. Holland et al. 2004; Ranius et al. 2011; Bergman et al. 2012) et qu'une espèce pouvait répondre à plusieurs échelles spatiales (Kehler and Bondrup-Nielsen 1999; Jackson et al. 2012). Récemment, il a été souligné chez les coléoptères saproxyliques, que les espèces spécialistes répondaient à de plus petites échelles spatiales que les espèces plus généralistes (Sverdrup-Thygeson et al. 2017). En outre, des travaux empiriques (par ex. Brunet and Isacson 2009b) ainsi que des études de modélisation (par ex. Ranius and Roberge 2011) ont mis en évidence que les espèces rares étaient particulièrement sensibles à la quantité d'habitats à de faibles échelles spatiales. En se basant sur des modèles de métapopulations, Laaksonen et al. (2008) ont montré que les espèces communes de coléoptères saproxyliques étaient également affectées par l'isolement des peuplements favorables. L'effet négatif de l'isolement a également été souligné pour les bryophytes (par ex. Herben and Söderström 1992; Snäll et al. 2003). Dans les forêts atlantiques d'Europe, la discontinuité du bois mort a été proposée comme une explication de l'absence des bryophytes épiphytiques à dispersion limitée (Ódor et al. 2006). A l'inverse, Hutsemekers et al. (2008) indiquent que les espèces rares de bryophytes (terricoles) possèdent probablement une bonne capacité de dispersion, mais sont par la suite limitées par leur capacité d'établir une communauté viable en raison d'une forte compétition.

Afin d'améliorer notre compréhension de la réponse de la biodiversité lignicole à la disponibilité en micro-habitats, il apparaît important de conduire des approches multi-échelles ainsi que de développer des études permettant de mettre en évidence les mécanismes sous-jacents de la variabilité des échelles de réponse entre différentes espèces, notamment d'explicitier le rôle de la dispersion.

2.4 Quels outils disponibles pour la conservation de la biodiversité lignicole ?

La biodiversité lignicole apparaît affectée par la disponibilité en micro-habitats (BM et DMH) à de multiples échelles spatiales. En conséquence, les gestionnaires forestiers se sont dotés d'outils

et de méthodologies destinés à augmenter la quantité et améliorer l'accessibilité de ces éléments structurels à différentes échelles.

Comme pour de nombreux territoires multifonctionnels, deux types d'approches en faveur de la biodiversité peuvent se distinguer dans la gestion forestière (Edwards et al. 2014) – l'approche « ségrégative » (*land sparing*) et l'approche « intégrative » (*land sharing*) (Green 2005; Fischer et al. 2014). Historiquement, la conservation de la biodiversité forestière était appréhendée à travers une approche ségrégative, consistant à laisser des zones forestières en libre évolution au sein de la matrice forestière exploitée. Ce sont des structures permanentes, donc caractérisées par un cycle sylvigénétique complet. Ces zones de protection sont décrites dans le monde entier de différentes façons. En Europe, deux structures peuvent être distinguées: les réserves strictes et les îlots d'habitat-clé (*woodland key habitat – WKH*; Timonen et al. 2010), qui diffèrent principalement par leur surface. En complément de cette approche ségrégative, une deuxième approche a émergé au cours des années 1990, faisant appel au concept de « partage des territoires » (*land sharing*). Cette approche intégrative consiste à intégrer directement les mesures de conservation dans les parcelles forestières exploitées. Cela peut se traduire par la rétention d'éléments structurels au sein des parcelles exploitées (Hansen et al. 1991; Franklin et al. 1997). L'objectif est de réduire l'intensité de la récolte des arbres matures lors de l'exploitation finale en laissant de façon permanente des arbres ou bouquets d'arbres (*Green Tree Retention patches – GTR*, Gustafsson et al. 2010) ou encore du bois mort et des souches hautes (Fossestol and Sverdrup-Thygeson 2009).

Ces deux types d'approches (ségréatives et intégratives) ne doivent pas être vus comme des stratégies opposées mais plutôt comme des approches complémentaires permettant d'augmenter la disponibilité en micro-habitats à de multiples échelles spatiales et ainsi améliorer la conservation de la biodiversité. Dans les massifs forestiers français, étant donné que les rotations sylvicoles tronquent le cycle sylvigénétique, les gestionnaires maintiennent activement une trame d'habitats liés au vieillissement et à la sénescence, couramment nommé « Trame de Vieux Bois » (TTVB). Cette trame correspond à un réseau d'outils de conservation et peut être vue comme une déclinaison « intra-forestière » du réseau écologique paneuropéen de la Trame Verte et Bleue, issue du Grenelle de l'Environnement. Réunissant à la fois des approches de conservation intégratives et ségréatives, la TTVB est actuellement constituée de plusieurs éléments: (i) des structures permanentes représentées par des réserves biologiques (plusieurs dizaines à centaines d'hectares) et des îlots de sénescence (ILS) qui s'apparentent à des petites réserves (généralement entre 1 et 5 ha) ; (ii) des îlots de vieillissement (ILV) qui sont des éléments temporaires également de faible superficie au sein desquels l'extension de la rotation sylvicole sera prolongée et enfin (iii) une rétention permanente d'arbres-habitats et de bois mort disséminés au sein des parcelles exploitées. Dans les forêts publiques, la mise en œuvre de cette trame est régie par l'instruction

sur la conservation de la biodiversité dans la gestion courante, couramment appelée « instruction biodiversité » (ONF 2009). Cette trame vise un double objectif : augmenter localement la quantité de ressources pour la biodiversité associée aux stades de sénescence et constituer un maillage fonctionnel permettant d'assurer la dispersion des individus et donc de garantir la persistance des espèces lignicoles à l'échelle du massif.

L'efficacité de la TTVB (et des dispositifs analogues dans d'autres pays) reste incertaine et peu d'éléments écologiques viennent orienter sa déclinaison spatiale. Cela peut s'expliquer par un manque de connaissance concernant la réponse de la biodiversité à la disponibilité en micro-habitat au sein des massifs (intensivement) gérés. Plus particulièrement, il paraît important de préciser la relation locale entre biodiversité et quantité/diversité de micro-habitats ainsi que d'évaluer plus finement l'importance de leur continuité spatiale et temporelle pour assurer la persistance des espèces à l'échelle régionale (massif). Dans cet objectif, l'écologie du paysage et la théorie des métapopulations semblent fournir des cadres conceptuels et théoriques pertinents.

3. Apport de l'écologie spatiale pour évaluer l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité lignicole

3.1 Application des concepts de l'écologie du paysage à un massif forestier tempéré géré

Un des objectifs de l'écologie du paysage est d'étudier les interactions entre la structure (hétérogénéité) du paysage et les processus écologiques (Turner 1989) qui peuvent *in fine* affecter les patrons spatiaux de biodiversité (Fahrig 1995). Au préalable, il est important de vérifier dans quelles mesures ces concepts peuvent être appliqués à un paysage intra-forestier soumis à une gestion intensive.

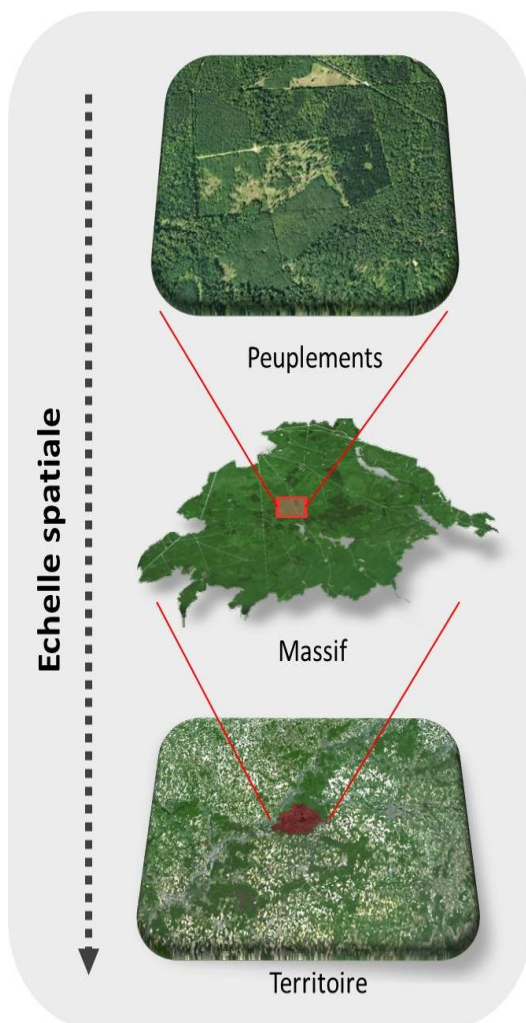
3.1.1 Qu'est-ce qu'un paysage pour l'écologue ?

Les écologues Forman and Godron (1981), définissent le paysage comme « une zone terrestre de quelques kilomètres carrés composée d'un ensemble d'écosystèmes en interaction ». Le paysage peut donc être caractérisé comme un objet spatial dont l'organisation (composante spatiale) et la dynamique (composante temporelle) sont en partie gouvernées par les activités humaines, en particulier au travers de la modification de l'usage des sols (Burel and Baudry 1999). Ce concept de paysage s'apparente à celui « d'écocomplexe », proposé par les écologues français Blandin et Lamotte (1985) comme un espace porteur d'un ensemble plus ou moins anthropisé d'écosystèmes interactifs. Néanmoins, certains auteurs soutiennent l'idée que le paysage ne devrait pas être exclusivement fondé sur une perception humaine, mais devrait être étendu à n'importe quelle échelle pertinente vis-à-vis du processus étudié (Wiens 1989; Fahrig 1995). Ainsi, davantage que la notion de paysage, c'est la notion d'échelle spatiale qui paraît primordiale et qui peut parcourir

une gamme variable de quelques mètres carrés à plusieurs dizaines voire centaines de kilomètres carrés (Wiens et al. 1993).

Par ailleurs, l'écosystème ne correspond pas à une unité spatiale mais plutôt à une unité fonctionnelle. En effet, il se définit comme un complexe d'organismes et de facteurs abiotiques en interaction, chacun influençant les propriétés de l'autre (Odum 1959). La notion d'écosystème peut donc être appliquée à une multitude d'échelles spatiales, limitant ainsi son utilisation en tant qu'unité élémentaire du paysage. Dans la pratique, au concept d'écosystème s'est substituée la notion de taches (*patch*) correspondant à des entités spatiales qui diffèrent des surfaces adjacentes de par leur origine ou leur apparence (Mortelliti et al. 2010).

Le paysage peut alors être défini comme un objet spatial contenant une mosaïque d'unités élémentaires (taches) dont la nature et l'arrangement dans l'espace va être à l'origine d'un certain degré d'hétérogénéité qui est alors considérée comme une propriété émergente du paysage (Turner 1989; Wiens et al. 1993).



En écologie du paysage, les éléments boisés sont souvent considérés comme des taches homogènes à l'échelle du territoire. Pourtant, comme évoqué dans la section précédente, les opérations sylvicoles réalisées au sein des unités de gestion (la plus élémentaire correspondant au peuplement) ainsi que la planification spatio-temporelle à l'échelle du massif vont être à l'origine d'une certaine hétérogénéité perceptible par l'homme (Figure 2). Par exemple, il est reconnu depuis longtemps que les coupes à blanc entraînent une altération du paysage forestier, susceptible d'impacter la biodiversité (Franklin and Forman 1987; Kouki et al. 2001). Ainsi, comme le soulignent Boutin and Hebert (2002) les gestionnaires forestiers ont depuis longtemps adopté une vision paysagère dans la planification des opérations sylvicoles et il semble donc pertinent d'appliquer les concepts de l'écologie du paysage à l'intérieur d'un massif forestier géré (voir par ex. Hansson 1992 en contexte boréal).

Figure 2. Hétérogénéité d'un massif forestier perçue à différentes échelles spatiales

3.1.2 Comment caractériser l'hétérogénéité d'un paysage intra-forestier ?

La caractérisation de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque paysagère est fondée sur la description de taches qui sont fréquemment identifiées en se basant sur des unités de végétation ou sur des modes d'occupation du sol (*land use*) regroupés et classés sous la forme de typologies – par ex. Corine Land Cover. Ce type de données peut être obtenu par photo-interprétation ou par des outils de télédétection, dont le développement rapide a permis d'obtenir des cartographies à grandes échelles spatiales. On peut néanmoins se questionner quant à la pertinence de cette définition « anthropique » des éléments paysagers d'un point de vue fonctionnel pour la biodiversité (Wiens 1989) ainsi que sur l'application de cette typologie d'habitat en contexte forestier.

➤ *Limite des typologies d'habitat fondées sur une perception anthropique*

La représentation « catégorielle » du paysage basée sur l'utilisation d'une typologie d'habitat nécessite implicitement de considérer qu'il existe une forte variation des conditions environnementales entre les différentes catégories de taches. Dans le cas de paysages très hétérogènes, cette approche peut paraître intuitivement appropriée, à condition que la(les) espèce(s) étudiée(s) puissent clairement être associée(s) à une de ces catégories contrastées. Par exemple, des transitions entre prairies, boisements et zones urbaines sont clairement abruptes et la valeur potentielle des prairies par rapport aux boisements est distincte pour les espèces forestières. Cependant, les limites entre taches peuvent être moins brutales et visibles, comme c'est le cas au sein d'un massif forestier (Lindenmayer and Franklin 2002).

Inversement, la variation à l'intérieur des taches ou entre taches d'une même catégorie est considérée comme négligeable et donc ignorée (Ovaskainen 2004; Dunn and Majer 2007). Cet aspect peut également être questionné dans la mesure où la délimitation « anthropique » des taches peut ne pas être cohérente avec la perception multi-sensorielle et les exigences écologiques des espèces étudiées (Lindenmayer and Fischer 2013). En effet, une espèce peut être spécialiste d'un certain type de ressource avec une précision thématique plus fine que le système de classification (typologie) utilisé. Ainsi une tache peut paraître relativement homogène d'un point de vue anthropique, alors qu'elle ne le sera pas du point de vue de l'espèce. En reprenant le cas d'une espèce forestière, considérons une espèce strictement inféodée aux cavités des arbres. Dans ce cas, les boisements ne contenant aucune cavité seront considérés, à tort, comme des taches d'habitat pour cette espèce, pouvant conduire à des conclusions erronées quant aux effets de fragmentation. La caractérisation des taches d'habitat pour cette espèce nécessite donc d'affiner la typologie afin de distinguer les boisements avec et sans cavités. Cet exemple souligne d'une part l'importance de disposer de connaissances autoécologiques précises de l'espèce cible et d'autre

part d'identifier la résolution thématique de la typologie la plus adaptée à ses exigences écologiques, notamment en termes de ressource.

➤ *Intérêt d'une caractérisation fonctionnelle : vers une partition hiérarchique de l'habitat*

Dennis et al. (2003, 2004) remettent en cause la définition d'habitat basée sur les unités de végétation pour les lépidoptères qui requièrent la présence de plantes hôtes spécifiques pour le développement des chenilles. Ces auteurs proposent une nouvelle conception fonctionnelle de l'habitat basée sur les ressources nécessaires pour assurer l'ensemble du cycle de vie des espèces (*resource-based concept*). Ce changement de paradigme met en lumière l'importance de caractériser l'habitat à travers une partition hiérarchique qui s'accompagne généralement d'un changement d'échelle spatiale de description (Wiens 1976). Les taches peuvent à leur tour être subdivisées en niveaux d'organisation inférieurs qui peuvent alors correspondre à des unités fonctionnelles d'habitat plus pertinentes pour les espèces cibles que les unités hiérarchiques supérieures définies d'un point de vue anthropique. L'importance de la partition hiérarchique des taches d'habitat a déjà été soulignée dans la littérature (par ex. Kotliar and Wiens 1990; Wu et al. 2002, Dunn and Majer 2007). Plus récemment, Kolasa et al. (2012) proposent d'intégrer le concept de hiérarchisation de l'habitat dans des modèles prédictifs de la distribution spatiale des espèces dans les paysages. Ils conçoivent ainsi que des unités/catégories plus grandes et plus diversifiées (i.e. macro-habitat) contiennent des éléments de plus petites tailles et plus homogènes (i.e. micro-habitats). Les espèces ne percevant et ne réagissant qu'à des niveaux particuliers de la hiérarchie en fonction de leurs caractéristiques biologiques telles que la sténocéie – les espèces spécialistes utilisant les unités d'habitats les plus petites et les espèces généralistes les unités d'habitats les plus grandes.

➤ *Le micro-habitat : un niveau hiérarchique pertinent pour les espèces lignicoles*

Une typologie définie à l'échelle du massif forestier ou du peuplement – deux échelles qui souffrent par ailleurs d'un manque de définition claire⁵ pouvant conduire à de mauvaises interprétations (Alexander 2008) – ne peuvent constituer un niveau de résolution suffisant pour décrire la répartition spatiale de l'habitat des espèces lignicoles (Brustel 2004). En effet, les espèces lignicoles ont besoin, pendant au moins une partie de leur cycle de vie, de la présence de d'éléments structurels de petites tailles (i.e. micro-habitats) représentés par des pièces de bois (vivant ou mort) ou des dendro-microhabitats pour assurer leur développement (voir la section précédente 2.2). Par opposition, le peuplement peut alors être qualifié de « macro-habitat » dans la mesure où il regroupe un certain nombre de micro-habitats (Encadré 3, Figure 3). A la

⁵ Par exemple, le peuplement peut être défini comme une unité écologique, mais il est également souvent interprété comme une unité de gestion forestière.

différence du micro-habitat, le macro-habitat peut être défini par l'intersection et l'union de ressources nécessaires pour assurer l'ensemble des besoins tout au long du cycle de vie des espèces – les liens étant faits par les vols d'adultes (Dennis et al. 2003). Ainsi, en choisissant d'étudier les micro-habitats (pièce de bois et DMH), nous acceptons de ne représenter qu'une partie du macro-habitat des espèces (Figure 3). Néanmoins, nous pouvons considérer la présence de micro-habitats comme un élément limitant et déterminant pour la survie des coléoptères saproxyliques (i.e. en leur absence, l'espèce ne pourra être présente ou se maintenir).

Encadré 3. Définition du micro- et macro-habitat

Le *micro-habitat* correspond à un niveau d'organisation inférieur dans la partition hiérarchique de l'habitat (Kolasa et al. 2012). Il se définit comme une entité structurale de petite taille, identifiable par l'homme au travers de ces caractéristiques morphologiques. Il constitue un élément clé permettant d'assurer un rôle fonctionnel essentiel au moins pendant une partie du cycle de vie des espèces qui lui sont associées (Hanski 2005). Cette unité hiérarchique de l'habitat apparaît pertinente pour les espèces présentant des exigences écologiques fines – i.e. espèces spécialistes (Kolasa et al. 2012). Outre, cette position hiérarchique, Hanski (2005) identifie plusieurs caractéristiques communes aux micro-habitats*: (i) ce sont des entités très dynamiques avec un taux de renouvellement souvent élevé ; (ii) les espèces associées participent souvent activement à leur dégradation, même si certains peuvent être très stables dans le temps et enfin (iii) ce sont des entités qui assurent un rôle fonctionnel essentiel à la survie des espèces mais qui peut être partiel ou temporaire. Pour les organismes lignicoles, le micro-habitat peut correspondre à une pièce de bois incluant les éléments structurels de l'arbre (houppier, tronc) ou encore à des micro-habitats portés par les arbres vivants ou morts (DMH).

Par opposition, le *macro-habitat* correspond un niveau d'organisation supérieur au micro-habitat dans la partition hiérarchique (Kolasa et al. 2012). Il se définit comme une entité spatiale de plus grande taille dont la délimitation est plus ambiguë (Kotliar and Wiens 1990). Il se caractérise en outre par une plus grande hétérogénéité dans la mesure où il regroupe une diversité de micro-habitats. Ainsi, il peut être le siège des processus de complémentation ou de supplémentation entre différents types de micro-habitat (Dunning et al. 1992) permettant l'achèvement du cycle de vie des espèces (Baguette and Mennechez 2004). Cette unité hiérarchique de l'habitat apparaît pertinente pour les espèces présentant des exigences écologiques peu marquées – i.e. espèces généralistes. Pour les organismes lignicoles, le micro-habitat peut correspondre aux peuplements.

* Les micro-habitats peuvent être de nature très variables et ne sont évidemment pas restreints aux micro-habitats forestiers – par ex. excréments pour les insectes coprophages, cadavres d'animaux pour les insectes nécrophages.

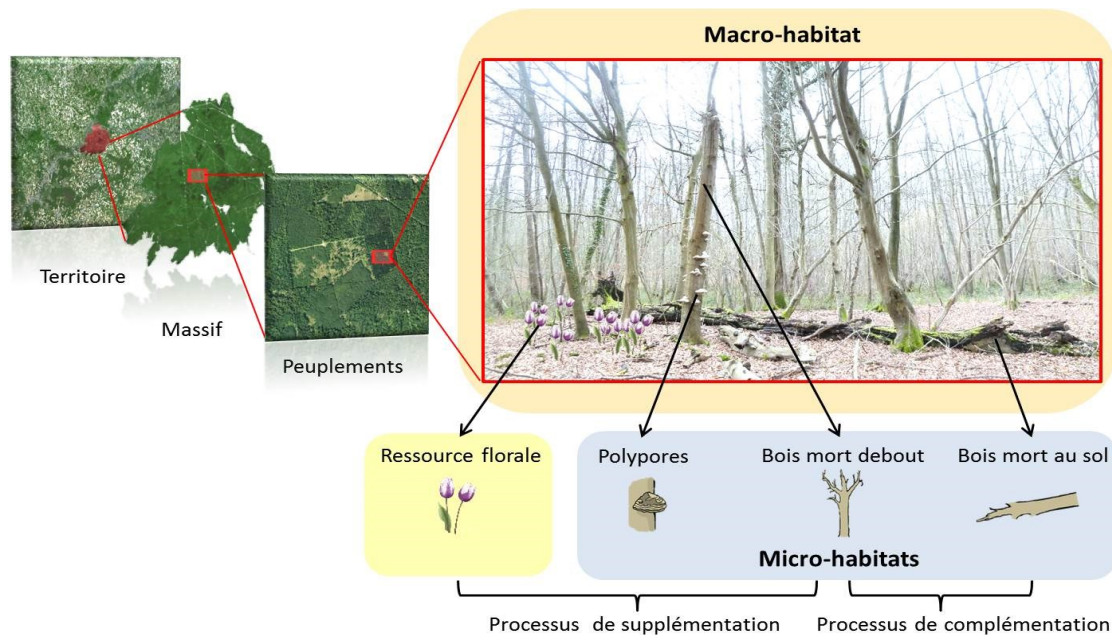


Figure 3. Représentation des différents niveaux hiérarchiques de l'habitat des organismes lignicoles: du macro- aux micro-habitats

3.1.3 Comment évaluer l'effet de la fragmentation intra-forestière sur la biodiversité lignicole?

Avec le développement de l'écologie du paysage, la fragmentation anthropique des habitats (i.e. qui résulte des activités humaines) est devenue un sujet de recherche majeur en écologie et en biologie de la conservation, représentant 20% des études conduites dans ces disciplines depuis une vingtaine d'années (Fardila et al. 2017). Evaluer l'effet de la fragmentation sur la biodiversité est généralement réalisé en utilisant un modèle paysager simplifié par rapport à la réalité qui est fondé sur une dichotomie entre « taches d'habitat » vs « matrice de non-habitat ». Cependant, au vu de la dépendance des espèces lignicoles aux « micro-habitats », on peut questionner la pertinence de ce type de modèle lorsqu'on souhaite évaluer l'effet de la fragmentation sur l'ensemble d'un massif forestier.

➤ *La fragmentation anthropique: un concept ambigu et polysémique*

Actuellement, la fragmentation anthropique des habitats est reconnue comme l'une des principales menaces qui pèsent sur la biodiversité (Haddad et al. 2015). Cependant, malgré l'avancement des connaissances concernant les effets écologiques de la fragmentation, sa définition reste vague et ambiguë (Fahrig 2003; Ewers and Didham 2006; Fischer and Lindenmayer 2007; Didham et al. 2012). A ce titre, certains auteurs qualifient le terme de fragmentation de « *pancherston* » : une explication proposée pour résoudre un problème complexe, en essayant de tenir compte de toutes les éventualités possibles, mais qui s'avère habituellement trop générale pour être informative et réellement opérationnelle (Lindenmayer and Fischer 2013). La grande complexité du phénomène de fragmentation associée à une prolifération de cadres conceptuels, souvent non étayés par des

prédictions théoriques (Haddad et al. 2017), a limité notre compréhension des mécanismes de réponse de la biodiversité à l'altération des paysages. En effet, le terme de « fragmentation » englobe plusieurs processus abiotiques modifiant la structure des paysages (Collinge and Forman 1998) qui va à son tour affecter des processus biotiques à plusieurs échelles spatiales et à différents niveaux d'organisation biologique (gènes, individus, espèces, communautés) modifiant les patrons de biodiversité (Tableau 1).

Tableau 1. *Patrons et processus associés au concept de fragmentation et conséquences sur les composantes biotiques et abiotiques*

	Composante temporelle Processus	Composante spatiale Patron
Composante abiotique	- perte d'habitat	- quantité d'habitat
Métrie paysagère	- isolement	- configuration
Composante biotique	- dispersion	- distribution espèce
Métrie biodiversité	- interactions inter-espèces	- patrons de diversité

Concernant les composantes abiotiques, un certain nombre d'auteurs insistent sur la nécessité d'étudier indépendamment les processus sous-jacents à la fragmentation, en particulier de distinguer l'effet relatif de la perte d'habitat et de la subdivision de l'habitat résiduel en de plus petites taches qui sont alors isolées les unes des autres (Fahrig 2003; Fischer and Lindenmayer 2007). Au vu de la difficulté à étudier directement les processus abiotiques, un grand nombre d'études préfèrent s'appuyer sur la structure du paysage qui découle de ces processus et peut s'observer directement. Elles opèrent de ce fait une substitution du « temps » par « l'espace », en remplaçant l'étude diachronique d'un paysage se fragmentant par une comparaison synchronique des paysages montrant divers niveaux de « fragmentation » – i.e. les notions dynamiques de perte et d'isolement sont remplacées par celles, statiques, de quantité et de configuration (fragmentation *per se* ; *sensu* Fahrig 2003) des habitats dans le paysage (Tableau 1). Cependant, la mise en évidence des effets relatifs de la quantité et de la configuration de l'habitat est entravée par le fait que ces deux propriétés de la structure du paysage apparaissent naturellement positivement corrélées (Didham et al. 2012). Il existe actuellement une controverse dans la littérature sur l'effet de la configuration de l'habitat sur la biodiversité (Fahrig 2017; Fletcher et al. 2018). Certains auteurs ont suggéré que les effets de la configuration devenaient plus importants à certains seuils de quantité d'habitat (Villard and Metzger 2014; Hanski 2015).

Dans le cadre de cette thèse, afin d'éviter toute ambiguïté relative à l'acception synchronique (état) ou diachronique (processus dynamique) de la notion « fragmentation », nous préférons le

terme de « *structure du paysage* » qui situe clairement notre approche dans une perspective synchronique.

Concernant les composantes biotiques, la dispersion des organismes à travers le paysage a fait l'objet d'une grande attention. En effet, il s'agit d'un mécanisme clé puisqu'il va permettre aux individus d'émigrer depuis des habitats pour en coloniser de nouveaux ou recoloniser des habitats anciennement occupés, assurant ainsi la persistance des espèces à l'échelle du paysage (Hanski and Giplin 1991). La connectivité est généralement définie comme « le degré avec lequel le paysage facilite ou entrave les mouvements entre les taches d'habitat » (Taylor et al. 1993). En d'autres termes, la connectivité est le fruit de l'interaction entre la dispersion des organismes et la structure du paysage (Goodwin 2003). Les indices de connectivité mesurés à l'échelle du paysage permettent donc d'établir un lien entre les patrons de diversité observés (généralement exprimés en termes d'abondance et de richesse spécifique) et le processus de dispersion sous-jacent (Tischendorf and Fahrig 2000). Néanmoins, la connectivité peut également correspondre à une mesure patch-centré, tel que c'est le cas lorsqu'elle est appliquée dans un cadre métapopulationnel (voir section 3.2.2). La métrique est alors directement liée au taux de migration/flux de gènes entre les populations et à la colonisation de nouvelles taches d'habitat (Wiens 1997; Moilanen and Hanski 2001).

➤ *Modéliser le paysage intra-forestier : représentation « binaire » ou « continue »*

L'évaluation des effets de la structure du paysage sur la biodiversité nécessite au préalable de modéliser le paysage de façon simplifié et schématique. Historiquement, la majorité des études utilisait une représentation du paysage fondée sur une dichotomie entre « taches d'habitat » – éléments surfaciques discrets – insérées dans une « matrice de non-habitat » – élément surfacique dominant (Wiens et al. 1993, Haila 2002). Cette conceptualisation du paysage terrestre – directement issue de la théorie de la biogéographie des îles proposée en 1967 par MacArthur and Wilson (voir section suivante) – apparaît appropriée dans certains paysages très contrastés, tels des boisements inscrits dans une matrice agricole. Bien que la pertinence de cette représentation binaire ait été questionnée (Wiens 1995; Prugh et al. 2008; Franklin and Lindenmayer 2009; Driscoll et al. 2013) – notamment dans des écosystèmes où le contraste entre les éléments paysagers est beaucoup moins prononcé – elle reste fréquemment utilisée dans les études visant à évaluer les effets de la structure du paysage intra-forestier sur la biodiversité lignicole. Dans le cas des paysages intra-forestiers, certains peuplements sont identifiés comme des taches d'habitats en fonction de l'essence dominante (par ex. Charbonnier et al. 2016), le stade de maturité – i.e. *old-growth forest stand* (par ex. Gibb et al. 2008; Olsson et al. 2012), le statut de conservation – i.e. réserve (par ex. Bouget and Parmain 2016) ou encore selon le niveau de sévérité du feu dans les écosystèmes forestiers soumis à des incendies récurrents (Janssen et al.

2009; Saint-Germain et al. 2012) ; le reste de la matrice forestière étant considéré comme du non-habitat. Cette représentation dichotomique repose (i) sur une relation implicite entre caractéristiques structurelles des macro-habitats (peuplement) et quantité de micro-habitats qu'ils abritent potentiellement et (ii) nécessite de définir un seuil relativement arbitraire pour définir des peuplements « habitat » vs peuplement « non-habitat ». En d'autres termes, dans cette modélisation du paysage forestier, la distribution spatiale de certains types de peuplement est utilisée comme un indicateur de la distribution des micro-habitats des espèces cible. Cependant, dans un massif forestier, l'ensemble des peuplements est susceptible de générer des micro-habitats – en quantité variable selon ses caractéristiques – qui comme nous l'avons vu précédemment, sont essentiels au développement des espèces lignicoles. Ainsi, il est probable qu'une représentation « binaire » du massif forestier (peuplement habitat vs non-habitat) ne soit pas forcément en accord avec la perception de ces espèces. En ce sens, une récente étude a mis en évidence que l'occurrence d'un coléoptère saproxylique dans un paysage peu fragmenté était mieux prédite lorsque l'habitat était défini à l'échelle de l'arbre plutôt qu'à l'échelle du peuplement (Vergara et al. 2017).

L'utilisation de représentation continue basée sur des gradients environnementaux (Fischer et al. 2004, 2006; McGarigal and Cushman 2005) et une quantification plus fine de l'habitat disponible est actuellement en forte augmentation (Fardila et al. 2017). A ce sujet, Manning et al. (2004) indiquent que l'un des principaux défis de la recherche sur les paysages consiste à déterminer comment les organismes perçoivent et répondent à un continuum paysager plutôt qu'à des unités discrètes, définies par l'homme. En outre, la complémentarité des approches « binaires » et « continues » associée à une résolution plus fine de description des habitats a depuis longtemps été soulignée, notamment en contexte forestier (Gustafson 1998). Cependant, la mise en œuvre d'une représentation « autécologique » du paysage (i.e. basée sur la cartographie des micro-habitats lignicoles) soulève des problèmes d'ordre méthodologique, étant donné que les relevés sur le terrain sont coûteux et chronophages. En effet, les efforts pour cartographier les taches d'habitat (i.e. distribution spatiale) se multiplient à mesure que l'étendue spatiale augmente (Davies and Asner 2014; Simonson et al. 2014), et cela représente un véritable défi lorsqu'on souhaite caractériser la distribution de micro-habitats au lieu de taches d'habitat surfacique – i.e. peuplement sur de vastes étendues spatiales (par ex. massif forestier de plusieurs dizaines de milliers d'hectares).

L'utilisation du micro-habitat – considéré comme un niveau hiérarchique pertinent d'un point de vue écologique pour décrire l'habitat des organismes lignicoles au sein d'une matrice forestière – apparaît opérationnel pour des études non spatialisées ou restreintes à une échelle locale (peuplement). En revanche, caractériser leurs distributions sur l'ensemble d'un massif forestier

(en vue d'évaluer la réponse de la biodiversité lignicole) nécessite de développer une méthodologie adaptée présentant un coût humain et financier soutenable.

3.2 Cadre théorique pour étudier la réponse de la biodiversité à la structure du paysage

3.2.1 Prise en compte des facteurs spatiaux dans la structuration des patrons de diversité

➤ *Emergence de la théorie de la biogéographie insulaire*

L'étude des patrons de diversité vise à montrer en quoi les assemblages d'espèces constituant une communauté ne sont pas (entièrement) dus au hasard. Historiquement, la présence des espèces était analysée sous le prisme de la théorie de la niche écologique (Encadré 4), en considérant uniquement des facteurs locaux à la fois abiotiques – i.e. caractéristiques de l'environnement – et biotiques – i.e. interactions entre espèces. La formulation de la théorie de la biogéographie insulaire par MacArthur et Wilson (1967), marque un tournant dans l'écologie des communautés en proposant de prendre en compte explicitement la répartition spatiale des habitats (en l'occurrence des îles) pour expliquer les patrons de distribution des espèces. En effet, la composition d'une communauté y est décrite comme un équilibre dynamique, issu de la résultante de deux processus antagonistes : l'extinction des espèces au sein de l'île et la colonisation (ou recolonisation) permanente de l'île par des espèces issues d'un continent, jouant le rôle de réservoir de biodiversité. La théorie précise que les taux de colonisation et d'extinction vont varier de façon antagoniste avec la richesse spécifique : plus la richesse spécifique sera forte, plus le taux de colonisation par de nouvelles espèces sera faible alors que le taux d'extinction des espèces présentes sera élevé, ce qui garantit l'émergence d'un équilibre dynamique de la richesse spécifique. La théorie de la biogéographie insulaire pose la base des études sur les effets de la structure du paysage en postulant que l'extinction des espèces sera plus faible au sein des grandes îles alors que la colonisation sera facilitée lorsque l'isolement (i.e. la distance au continent) sera faible, en raison d'une limite par la distance des flux de migrants/propagules. A travers cette hypothèse, elle inclut un lien direct entre la taille et l'isolement des îles d'une part, et la richesse spécifique qu'elles accueillent d'autre part. Elle a donc permis d'intégrer une dimension spatiale dans les fondements de l'écologie des communautés.

Aujourd'hui, nous sommes ainsi passés de l'étude de communautés d'espèces unitaires et locales à des complexes régionaux constitués de mosaïques de communautés reliées entre elles par la dispersion – i.e. des méta-communautés (Wilson 1992; Leibold et al. 2004). La structuration des communautés observées peut alors être interprétée comme le résultat d'une succession de trois filtres hiérarchisés (Lortie et al. 2004) qui peuvent être associés à différents processus écologiques (ex. compétition, facilitation, dispersion). Ainsi à partir d'un pool régional, les espèces vont être « sélectionnées » selon (i) un filtre biotique associé à la capacité de dispersion des

propagules/individus – directement issu de la prédiction de théorie de la biogéographie insulaire – qui va permettre uniquement à certaines espèces d'accéder au site ; (ii) un filtre abiotique associé aux caractéristiques de l'environnement – directement issu du concept de niche fondamentale (Encadré 4) – permettant uniquement aux espèces présentant des exigences écologiques adaptées aux conditions abiotiques locales de se développer et de se reproduire, et enfin (iii) un filtre biotique associé au processus de compétition et facilitation – issu de la notion de niche réalisée et du principe d'exclusion compétitive (Encadré 4) – permettant aux espèces de persister en présence d'autres espèces interagissant avec elles.

Encadré 4. Développement de la théorie de la niche écologique et implication dans la définition de la notion d'habitat

Le concept de niche a eu une histoire mouvementée dans la pensée écologique et évolutive avec les premières conceptualisations de la niche écologique qui remontent à plus d'un siècle. La description originale développée par Grinnell (1917) se base sur les exigences environnementales (biotiques et abiotiques) nécessaires à la survie (alimentation, protection, reproduction) d'une espèce, sans immigration. A noter que dans cette définition, les facteurs biotiques sont principalement représentés par les interactions de compétition qui ont été formalisées un peu plus tard par Gause (1934) dans le principe d'exclusion compétitive. Alternativement, Elton (1927) propose une définition du concept de niche centré sur le rôle écologique d'un organisme au sein de la communauté d'espèces au regard de ses relations trophiques. Ainsi, deux concepts de niche peuvent être distingués: la niche décrite par Grinnell met l'accent sur les effets de l'environnement sur l'espèce (on parle souvent de « niche habitat ») alors qu'inversement la niche décrite par Elton met l'accent sur les effets d'une espèce sur l'environnement (on parle souvent de « niche fonctionnelle »).

Bien qu'une opposition forte entre ces deux concepts soit généralement reconnue dans la littérature, ils ne sont fondamentalement pas incompatibles (Chase and Leibold 2003). Le concept de niche sera ensuite repris et popularisé par Hutchinson à travers la représentation d'un hyper-volume à n dimensions de variables environnementales biotiques et abiotiques, dont certaines valeurs représentent les limites de viabilité (survie) de l'espèce. Cette conceptualisation de la niche repose sur une distinction entre niche « fondamentale » et niche « réalisée ».

Lorsque les effets des interactions biotiques (compétition et prédation) sont exclus dans les calculs des effets des dimensions de niche sur la fitness des organismes, on obtient la niche fondamentale. Lorsque les interactions biotiques sont incluses dans la caractérisation de la niche, on obtient la niche réalisée qui est typiquement un volume plus petit. Le concept de niche réalisée permet de comprendre l'ensemble des déterminants de la distribution et de l'abondance d'une espèce, cependant il est difficile à mettre en application dans les études des effets de la fragmentation du paysage sur une espèce. En effet, il implique (i) de disposer d'informations spatialisées concernant des variables biotiques (prédateurs, compétiteurs, proies...) sur l'ensemble de la zone d'étude et (ii) de disposer d'outils statistiques spatialement explicites permettant de traiter plusieurs espèces simultanément (si de tels outils émergent aujourd'hui (Pollock et al. 2014), ils constituent toujours un front de recherche méthodologique). Il convient donc d'adopter une caractérisation plus pragmatique et opérationnelle de la définition de l'habitat – i.e. restreinte aux caractéristiques abiotiques – lorsqu'on s'intéresse aux effets de la fragmentation de l'habitat à grandes échelles spatiales.

➤ *Sensibilité des espèces à la distribution spatiale des habitats : importance des traits de vie*

Toutes les espèces ne vont pas montrer la même sensibilité aux facteurs environnementaux – i.e. limite par l'habitat (*resource hypothesis*) – et aux facteurs spatiaux – i.e. limite par la dispersion (*dispersal hypothesis*). En effet, en fonction de leurs traits d'histoire de vie, les espèces ne vont pas répondre de la même façon à la distribution spatiale de leur habitat (Henle et al. 2004; Ewers and Didham 2006). Cela a déjà été souligné pour les insectes (par ex. Tschamntke et al. 2002; Driscoll and Weir 2005), les plantes (par ex. Fibich et al. 2018) ou encore les bryophytes (par ex. Löbel et al. 2018). Plus particulièrement, pour les coléoptères saproxyliques, le statut de rareté (Davies et al. 2000; Götmark et al. 2011), la taille corporelle (Davies et al. 2000; Janssen et al. 2017), le degré de spécialisation et la plasticité écologique (Schiegg 2000; Sverdrup-Thygeson et al. 2017) ainsi que le niveau trophique au sein de la chaîne alimentaire (Buse et al. 2016) ont été utilisés pour expliquer la réponse des espèces à la structure du paysage en considérant généralement les espèces rares, spécialistes, de grande taille et situées au niveau trophique supérieur de la chaîne alimentaire (i.e. prédateurs), comme étant les plus sensibles. Cependant, les résultats sont souvent ambigus et contradictoires dans la littérature (Ewers and Didham 2006), en partie parce que ces traits sont susceptibles d'interagir entre eux.

➤ *Variabilité des « échelles d'effet » de la structure du paysage sur la biodiversité : le rôle central de la dispersion*

Une des principales questions pour les écologues du paysage est d'identifier les échelles pertinentes pour l'évaluation de la réponse de la biodiversité à la structure du paysage – i.e. « échelle d'effet », *sensu* Jackson and Fahrig (2012). Des études antérieures ont déjà montré que les espèces réagissaient à la structure du paysage à diverses échelles spatiales, cependant les déterminants de cette variation ont été peu étudiés et restent donc actuellement mal connus, en particulier chez les invertébrés en comparaison d'autres groupes taxinomiques tels que les oiseaux (voir la revue de Jackson and Fahrig 2015).

La compréhension actuelle des mécanismes de réponse des espèces lignicoles à la structure du paysage à de multiples échelles spatiales reste limitée. Pourtant, améliorer notre compréhension des mécanismes sous-jacents aux échelles de réponse apparaît essentielle, à la fois pour l'optimisation des études empiriques (i.e. nombre et répartition spatiale des unités d'échantillonnage) ainsi que pour la mise en place de stratégies de conservation efficaces (Miguet et al. 2016). En effet, optimiser la quantité et/ou l'agrégation des micro-habitats à une certaine échelle spatiale pourrait être inefficace si elle n'est pas cohérente avec la perception des organismes cibles.

L'utilisation de traits de vie, notamment ceux associés à la dispersion (par ex. distance, taux de migrant, comportement de déplacement), apparaissent être des facteurs explicatifs privilégiés. En effet, intuitivement nous pouvons considérer qu'en fonction de leur capacité de dispersion, les espèces vont percevoir différemment leur environnement et donc répondre à la structure du paysage à différentes échelles spatiales (D'Eon et al. 2002). Ainsi, une espèce à forte capacité de dispersion devrait répondre à la structure du paysage à de plus grandes échelles spatiales que les espèces ayant une capacité de dispersion plus limitée. En ce sens, une étude théorique a montré que la distance de dispersion influence fortement et positivement l'échelle d'effet de la structure du paysage sur l'abondance des populations (Jackson and Fahrig 2012).

La validation empirique du lien entre dispersion et échelle de réponse reste lacunaire, en partie du fait que les informations sur la capacité de dispersion des espèces lignicoles sont rares car difficiles et coûteuses à obtenir.

3.2.2 Apport de la théorie des métapopulations pour l'étude des processus de dispersion

Tout comme l'écologie du paysage, les modèles de métapopulations s'intéressent aux effets de la répartition spatiale des habitats sur le mécanisme de dispersion (Wiens 1997). Cependant, malgré un objet d'étude commun, les approches mises en œuvre sont contrastées (With 2004). En effet, l'écologie du paysage a développé un corpus méthodologique permettant de décrire finement l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, au prix d'une certaine approximation dans la réponse des espèces. A l'inverse, les approches métapopulationnelles quant à elles se sont appuyées sur des modèles mathématiques (Hanski and Giplin 1991) permettant de formaliser et tester des hypothèses concernant l'effet de la connectivité sur les processus de colonisation/extinction des habitats, mettant ainsi directement en évidence le rôle de la dispersion. Cependant, dans la plupart de ces modèles, la complexité de la matrice et l'influence de l'hétérogénéité sur le succès de la dispersion entre les taches d'habitat ont souvent été simplifiées (Wiens 1997). Par ailleurs, leur application peut difficilement s'envisager dans des paysages « continus » où l'habitat n'est pas nettement fragmenté (Moilanen and Hanski 2001).

La théorie des métapopulations représente donc une approche intéressante pour la conservation des espèces dans les paysages fragmentés en taches (Wiens 1997). Dans ce type de système, les populations locales occupent un réseau de taches d'habitat présent au sein d'une matrice inhospitalière et sont connectées les unes aux autres par des flux de migrants (Levins 1969). La persistance d'une espèce va alors dépendre de l'équilibre entre (i) les événements de colonisation de nouvelles taches d'habitat qui seront d'autant plus nombreux que la connectivité sera élevée (dispersion des propagules facilitée) et (ii) les événements d'extinction qui sont inversement corrélés à la surface des taches d'habitat (Hanski and Giplin 1991). Par ailleurs, il a été mis en

évidence que les extinctions peuvent également dépendre de la connectivité puisque l'apport de migrants peut permettre la survie de la population ou permettre une recolonisation de l'habitat en cas d'extinction résultant de processus démographiques stochastiques – i.e. effet de sauvetage (*rescue effect* ; Brown and Kodric-Brown 1977; Hanski and Gyllenberg 1993).

Les modèles de métapopulation ont été fréquemment appliqués à des systèmes fonctionnant à l'échelle de kilomètres avec des taches d'habitat mesurées en hectares (Hanski 1999). Dans les paysages forestiers, les peuplements avec leurs caractéristiques propres peuvent être appréhendés comme des taches d'habitats et l'effet de leur taille et de leur isolement sur la dynamique des métapopulations d'espèces lignicoles ou saproxyliques peuvent alors être évaluées (Schroeder et al. 2007; Sahlin and Schroeder 2010). Ce type de modèle est couramment utilisé en biologie de la conservation pour évaluer les risques d'extinction ainsi que pour définir des stratégies de conservation – i.e. répartition et taille des réserves (par ex. Ranius and Kindvall 2006). Cependant, Driscoll et al. (2009) mettaient en garde sur le postulat parfois erroné du fonctionnement en métapopulation « classique » ou « source-puit » de certaines espèces saproxyliques à large échelle. En revanche, la dynamique en métapopulation paraît particulièrement adaptée à plus fine échelle (Grove 2002), comme cela a déjà été appliqué aux coléoptères saproxyliques (par ex. Ranius 2007) ou encore aux bryophytes épiphytes (par ex. Snäll et al. 2003). En effet, les arbres vivants ainsi que le bois mort, ou encore les dendro-microhabitats, constituent des taches discrètes entourées par une matrice défavorable (Müller and Goßner 2007; Ranius 2007). Ces éléments essentiels au développement des organismes lignicoles (bryophytes, lichens, champignons, insectes) présentent la particularité d'être en constante évolution (croissance et sénescence des arbres vivants – décomposition du bois mort) et sont donc caractérisés par un taux de remplacement (*turnover*) élevé. Ils peuvent alors être considérés comme des « *ephemeral resource patches* » (ERPs ; Finn 2001). Ainsi, chacune de ces taches est susceptible d'abriter une population qui devra être en mesure de coloniser une nouvelle tache avant que celui qu'elle occupe ne disparaisse définitivement. La persistance de ces espèces à long terme dans le paysage va donc dépendre de leur capacité à suivre la dynamique spatio-temporelle de leur micro-habitat, on parle alors de métapopulation « *habitat-tracking* » (Thomas 1994). Ainsi, dans un contexte d'exploitation forestière intensive, l'application des opérations sylvicoles au sein des peuplements – notamment d'éclaircie et de récolte des arbres – va provoquer une modification de l'abondance et de la répartition spatiales de ces substrats ce qui, en conséquence, risque d'altérer la dynamique des métapopulations des espèces lignicoles et ainsi entraîner leur extinction à l'échelle du paysage.

L'utilisation d'approches métapopulationnelles apparaît pertinente pour évaluer comment les processus de dispersion affecte la dynamique d'occupation des espèces au sein d'un réseau plus ou moins connecté de micro-habitats.

4. Objectifs et organisation générale de la thèse

L'objectif de cette thèse est d'évaluer l'effet de la disponibilité en micro-habitats à de multiples échelles spatiales sur les espèces lignicoles qui, de par leur dépendance aux attributs de sénescence des peuplements, apparaissent particulièrement affectées par la gestion forestière. Plus spécifiquement, à travers les travaux conduits, nous cherchons à identifier et comprendre les mécanismes sous-jacent – notamment le rôle de dispersion – aux échelles de réponse des espèces lignicoles à la quantité et à l'agrégation des micro-habitats (Figure 4). Ces objectifs présentent à la fois un enjeu de connaissance ainsi qu'un enjeu lié à la conservation de la biodiversité puisque les résultats obtenus constituent des éléments essentiels pour optimiser la spatialisation des outils de conservation au sein des forêts gérées.

Afin de répondre à ces objectifs, il est nécessaire dans un premier temps de caractériser l'hétérogénéité du paysage intra-forestier, de façon cohérente avec l'échelle de perception de l'habitat par les organismes étudiés. Ainsi, cartographier les micro-habitats sur l'ensemble d'un massif forestier (i.e. plusieurs dizaines de milliers d'hectares) représente un prérequis indispensable à l'évaluation de la réponse des espèces lignicoles à la disponibilité en micro-habitats à de multiples échelles spatiales.

Dans le *premier chapitre* de cette thèse, nous présentons les outils actuellement disponibles pour caractériser la quantité/diversité des micro-habitats à l'échelle des peuplements et comparons les différentes stratégies permettant de décrire leur distribution spatiale à l'échelle du massif forestier. Nous distinguons deux approches résultant d'un compromis entre résolution et étendue spatiale : (i) cartographe spatialement explicite, basée sur des observations terrain, adaptée pour de faibles étendues spatiales et (ii) cartographie « diffuse » des micro-habitats, basée sur des outils prédictifs, adaptée pour de plus grandes étendues spatiales. Nous présentons en détails la démarche mise en œuvre en forêt domaniale de Compiègne et proposons un dispositif d'étude hiérarchique – fondé sur la sélection de paysages – permettant d'évaluer la réponse des communautés de coléoptères saproxyliques à la disponibilité multi-échelles des micro-habitats.

Dans le *deuxième chapitre*, nous nous intéressons à la réponse des patrons de diversité des communautés de coléoptères saproxyliques à la disponibilité en micro-habitats à différentes échelles spatiales. Ce groupe présente une forte diversité taxinomique et les exigences autécologiques des espèces – bien que partiellement connues – sont recensées dans la base de données nationale FRISBEE, nous offrant ainsi l'opportunité d'améliorer notre compréhension des mécanismes de réponse en comparant l'effet de la quantité et de l'agrégation des micro-habitats entre différentes guildes d'espèces. Après avoir énoncé les éléments méthodologiques

relatifs à la caractérisation et à l'échantillonnage des communautés de coléoptères, nous présentons les résultats obtenus à l'échelle locale (placette de 1 ha). Dans un second temps, en se basant sur les développements méthodologiques proposés dans le chapitre 1, nous analysons l'effet de la quantité/agrégation des micro-habitats à trois échelles spatiales imbriquées (fenêtre paysagère de 500 ha, zone tampon de 26 ha, placette de 1 ha) sur quatre guildes d'espèces (i.e. cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages) représentatifs d'un gradient de dispersion théorique, défini d'après la stabilité de leur micro-habitat respectif.

Les travaux présentés dans ce chapitre reposent sur deux études soumises à publication dans des revues de rang international (voir Annexe 1 et 2) :

- **Article 1** : Percel G., G. Parmain, F. Laroche, C. Bouget (2018). The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests. *European Journal of Forest Research*, 1-13
- **Article 2** : Percel G., F. Laroche, C. Bouget (en révision). Scale-dependent response of saproxylic beetles to landscape structure depends on habitat stability. *Landscape Ecology*

Les études conduites dans le chapitre 2 s'appuient sur une approche phénoménologique et statique qui ne permet qu'une évaluation indirecte du rôle de la dispersion dans les échelles de réponse des espèces. En effet, dans ce type d'étude, l'effet de la dispersion est déduit à partir des corrélations observées entre (i) distribution potentielle des micro-habitats et (ii) patrons spatiaux de diversité des communautés. Afin d'améliorer notre compréhension des mécanismes de réponse des espèces à la disponibilité en micro-habitats, il apparaît pertinent de conduire des approches plus mécanistes, permettant d'accéder plus directement aux processus écologiques qui sous-tendent les patrons de distribution des espèces.

Dans le *troisième chapitre*, nous avons conduit une étude permettant d'évaluer comment la dispersion au sein d'un réseau de micro-habitat affecte la dynamique d'occupation d'une espèce. Ce type d'étude est plus difficile à mettre en œuvre puisqu'il exige d'être en capacité de tracer explicitement les micro-habitats dans le temps et dans l'espace, ce qui va avoir pour conséquence (i) de procéder à une réduction de la surface d'étude et (ii) de passer de l'analyse des communautés à une étude centrée sur une espèce pour laquelle nous avons une bonne connaissance de son micro-habitat. En mobilisant un modèle de dynamique des métapopulations, nous avons ainsi pu estimer l'importance de la dispersion sur les processus de colonisation / extinction de *Dicranum viride* – une espèce de bryophyte corticole qui se développe à la base des troncs d'arbres (vivants) principalement d'essence feuillues. L'analyse de la dynamique d'occupation de cette espèce qui

présente actuellement un fort enjeu de conservation, apparaît ainsi d'autant plus pertinent pour la mise en place de stratégie de gestion cohérente avec la protection de cette espèce.

La publication de ce travail dans une revue de rang international est actuellement en cours de préparation :

- **Article 3** : Percel G., F. Laroche, C. Bouget (en préparation). How dispersal process within microhabitats network affect occupancy dynamic of threatened lignicolous moss – *Dicranum viride*?

L'implication des résultats obtenus dans le cadre cette thèse pour la gestion forestière est discutée dans le quatrième chapitre. Nous identifions les différents leviers de gestion permettant d'optimiser la quantité et l'agrégation des micro-habitats à l'échelle du massif, en se focalisant notamment sur l'allongement de la rotation sylvicole. Des perspectives d'évaluation des outils de conservation actuellement mises en œuvre en forêts domaniales sont proposées. Quelques préconisations concernant la spatialisation des unités de gestion sont également formulées.

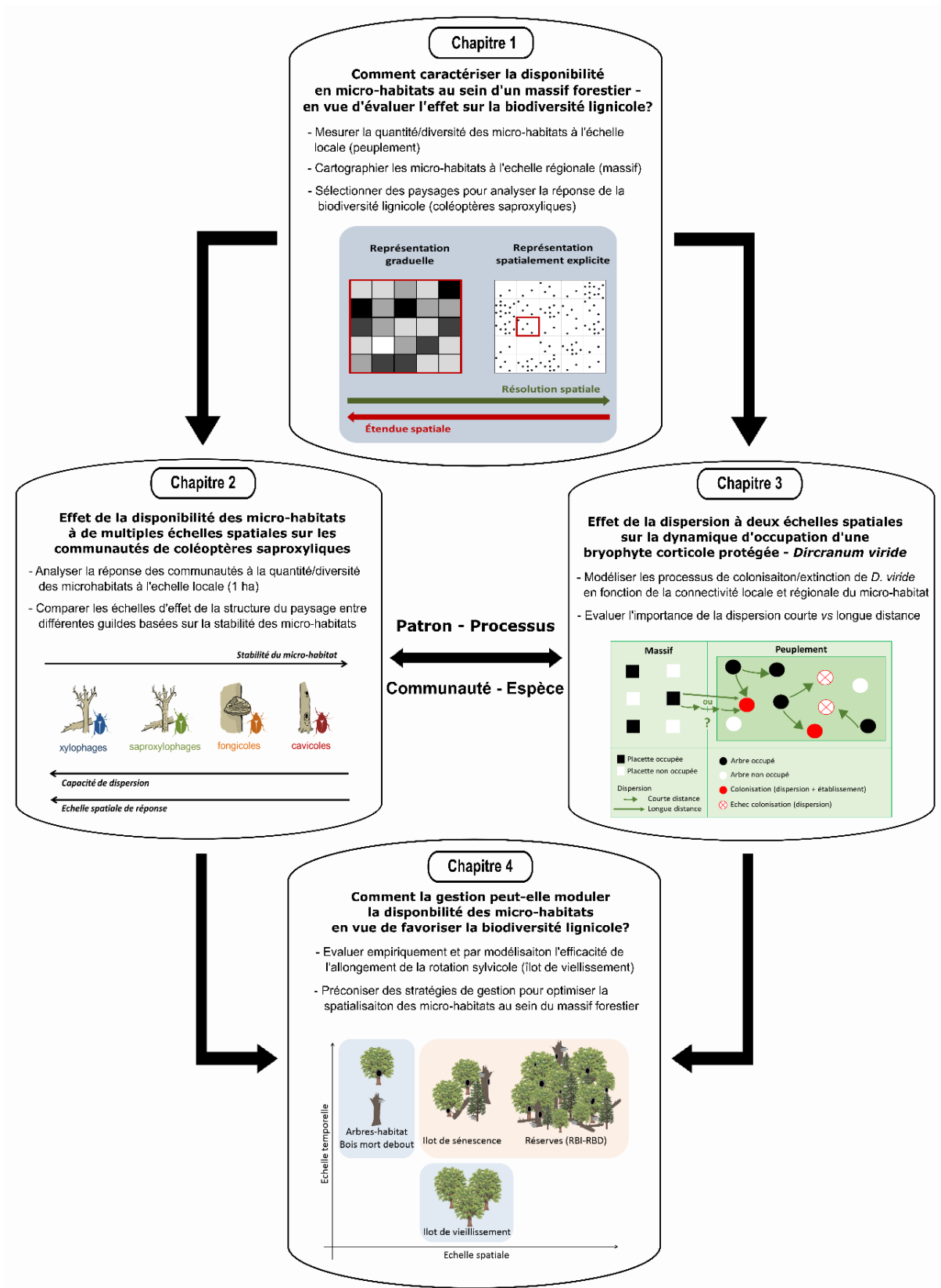


Figure 4. Organisation générale du manuscrit de thèse: problématiques et principaux objectifs des quatre chapitres

CHAPITRE 1

Comment caractériser la disponibilité en micro-habitats au sein d'un massif forestier – en vue d'évaluer l'effet sur la biodiversité lignicole?

CHAPITRE 1. Comment caractériser la disponibilité en micro-habitats au sein d'un massif forestier – en vue d'évaluer l'effet sur la biodiversité lignicole?

Résumé

D'un point de vue écologique, le micro-habitat (i.e. pièces de bois, dendro-microhabitats) correspond à un niveau hiérarchique pertinent pour décrire l'habitat des organismes lignicoles au sein d'une matrice intra-forestière (voir introduction générale). La mise en évidence de la relation entre biodiversité et micro-habitats exige au préalable d'obtenir une approximation fiable de leur disponibilité aux différentes échelles d'analyses.

Dans un premier temps, nous avons questionné la possibilité d'évaluer la quantité/diversité des micro-habitats sur de faibles étendues spatiales (i.e. échelle d'un peuplement) ainsi que de caractériser leur distribution spatiale sur de plus grandes étendues (i.e. échelle d'un massif forestier). A l'échelle d'un peuplement, des méthodes standardisées sont disponibles pour recenser sur le terrain la présence de bois mort et des dendro-microhabitats. Nous illustrons ce type d'approche à travers le protocole mis en œuvre dans le cadre de cette thèse pour évaluer la réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité locale en micro-habitats (voir Chapitre 2 et l'article associé en Annexe 1). A l'échelle du massif, deux stratégies peuvent être mobilisées pour cartographier les micro-habitats : (i) stratégie directe basée sur la détection terrain ou via des outils de télédétection permettant d'obtenir une cartographie spatialement explicite à fine résolution et (ii) stratégie indirecte basée sur des outils prédictifs, aboutissant à une cartographie plus « diffuse » de la distribution spatiale des micro-habitats, à plus faible résolution. Nous décrivons en détail l'application de deux approches issues de la stratégie indirecte – i.e. par « expertise » et par « modélisation statistique » – qui ont été utilisées pour prédire l'abondance par unité de surface de neuf types de micro-habitat en fonction de facteurs sylvicoles et environnementaux sur l'ensemble de la forêt de Compiègne. Globalement, nos résultats soulignent que l'ajustement des modèles est assez hétérogène entre les différents micro-habitats. En outre, la qualité prédictive des modèles statistiques était relativement médiocre en termes d'abondance mais apparaissait meilleure pour les données d'occurrence. Il est donc raisonnable de dégrader l'ambition des prédictions en se focalisant préférentiellement sur l'occurrence plutôt que sur l'abondance. Pour certains types de micro-habitat, dont les déterminants sont relativement bien connus, l'approche par expertise peut se révéler être une alternative intéressante, plus économique et plus accessible que la modélisation statistique. Nous concluons sur l'implication des choix méthodologiques de cartographie dans l'analyse de la réponse de la biodiversité à la disponibilité en micro-habitats.

Dans un second temps, nous discutons des stratégies relatives à la répartition spatiale des sites d'échantillonnage de la biodiversité en vue d'évaluer leur réponse à la disponibilité en micro-habitats à plusieurs échelles spatiales. Nous nous focalisons plus particulièrement sur l'intérêt et les limites de la sélection de paysage et présentons la démarche mise en œuvre en forêt de Compiègne pour analyser la réponse des communautés coléoptères (voir Chapitre 2 et l'article associé en Annexe 2). En se basant sur la cartographie « diffuse » des micro-habitats, nous avons ainsi pu mettre en place un dispositif hiérarchique au sein duquel la quantité et l'agrégation des micro-habitats a été caractérisée à trois échelles spatiales emboîtées – i.e. fenêtre paysagère de 500 ha, zone tampon de 26 ha, placette de 1 ha.

1. Comment évaluer la disponibilité en micro-habitats à l'échelle locale (peuplement) et régionale (massif forestier) ?

Dans cette section, nous allons dans un premier temps présenter quelques éléments méthodologiques relatifs aux inventaires de micro-habitats à l'échelle du peuplement. Dans un second temps, nous allons voir comment ces micro-habitats peuvent-ils être cartographiés à l'échelle d'un massif forestier d'une dizaine de milliers d'hectares (forêt domaniale de Compiègne). Après avoir brièvement synthétisé les différents outils actuellement disponibles, nous décrivons et comparons deux méthodes statistiques prédictives de la distribution des micro-habitats sur l'ensemble du massif. Nous concluons sur l'implication des choix méthodologiques dans la représentation du paysage ainsi que dans l'analyse de la réponse de la biodiversité à la disponibilité des micro-habitats.

1.1 Méthodes pour quantifier les micro-habitats à l'échelle du peuplement

1.1.1 Méthode standardisée du recensement des micro-habitats sur le terrain

A l'échelle d'un peuplement, il est possible de caractériser la quantité et la diversité des micro-habitats, directement à partir de relevés terrain. Ces inventaires sont généralement réalisés durant l'hiver, dans des conditions « hors-feuille » ; ceci dans le but de repérer plus facilement les items. En effet, la caractérisation des micro-habitats peut se révéler imparfaite, notamment du fait qu'il s'agit d'entités relativement discrètes, de petites dimensions, qui peuvent donc être difficiles à repérer. Cela est particulièrement vrai pour ceux situés en hauteur (par ex. loges de pic dans le houppier des arbres) qui sont repérés par des observations au sol. Classiquement, les relevés de dendro-microhabitats (DMH) sont effectués via des techniques à surface fixe (i.e. placette circulaire au sein de laquelle tous les items situés dans le rayon fixé sont inventoriés). Il est également possible d'effectuer des relevés en utilisant une technique à angle fixe (i.e. les items sont inventoriés en fonction du diamètre et de la distance du support par rapport au centre de la placette). Différents types de DMH peuvent être recensés (par ex. cavités, fructifications de champignons lignicoles, plages de bois sans écorces...) sur différents types de support (par ex. arbre vivant, bois mort sur pied, bois mort gisant...) permettant d'obtenir une information concernant la densité de chaque type de DMH ainsi que la diversité des DMH par support et/ou par unité de surface.

Pour le bois mort gisant ou sur pied, outre les placettes circulaires à surface fixe, les relevés sont également fréquemment réalisés via un échantillonnage linéaire (i.e. transect ; *Line-intercept sampling*), notamment pour les pièces de bois de petit diamètre dont le recensement peut rapidement devenir chronophage du fait qu'elles peuvent être localement présentes en grand nombre. Dans ce cas, toutes les pièces interceptées par le transect sont inventoriées. Ainsi, il est

possible de combiner ces deux approches (placette et transect) en fonction des classes de diamètre des pièces de bois ciblés. Pour chaque pièce de bois inventorié, le diamètre, la longueur (pour le bois mort au sol) ou la hauteur (pour le bois mort debout) peuvent être enregistrés afin de réaliser un cubage du bois et ainsi obtenir, plus ou moins directement, le volume de nécromasse par unité de surface. En outre, l'essence et le stade de décomposition sont également fréquemment relevés. Une méthode simplifiée (protocole européen CostE4) propose d'évaluer le stade de décomposition à travers deux variables complémentaires : (i) la dégradation de l'écorce (la déhiscence de l'écorce est supposé être négativement corrélée au recouvrement résiduel de l'écorce) et (ii) la pourriture du bois qui peut être déterminée par le « test du couteau » (la pourriture est estimée selon le niveau d'enfoncement d'une lame de couteau dans le bois comme le suggère Merganičová et al. (2012). Pour chacun de ces critères, plusieurs classes sont définies (Tableau 2) permettant *in fine* d'attribuer un niveau de décomposition à chaque pièce de bois (du bois mort frais entièrement recouvert d'écorce au bois mort décomposé dépourvu d'écorce).

Bien que les inventaires de micro-habitats soient réputés pour être facilement réalisables par des non-spécialistes (Regnery et al. 2013), une étude récente a mis en avant un fort biais observateur (Paillet et al. 2015a). En outre, la détection des micro-habitats peut également être affectée par d'autres facteurs indépendants de l'observateur, tels que le type de peuplements (par ex. peuplement dominé par des feuillus vs résineux), la période des relevés (observation en période feuillée vs hors-feuille) ou encore les conditions météorologiques (Larrieu 2014). Malgré ces imperfections, la méthode basée sur des relevés terrain est fréquemment utilisée et peut être considérée comme l'approche la plus fiable pour approximer la disponibilité locale des micro-habitats.

1.1.2 Application des inventaires de micro-habitats à l'échelle locale (placette de 1 ha)

L'un des objectifs de cette thèse était d'évaluer l'effet de disponibilité locale en micro-habitats (quantité/diversité) au sein de placettes de 1 ha sur les patrons de diversité des coléoptères (voir Chapitre 2 ; Annexe 1 – Article 1). Afin d'illustrer les éléments méthodologiques présentés ci-dessus, nous détaillons dans cette section, le protocole mis en œuvre dans le cadre de cette étude.

La disponibilité locale en micro-habitats a été évaluée au sein de 81 placettes sélectionnées parmi 27 peuplements correspondant à des futaies régulières de chênes matures. Ces peuplements étaient répartis à travers 11 massifs forestiers de plaine (Nord de la France). Au sein de chaque placette d'une surface d'un hectare, les relevés de micro-habitats ont été réalisés en 2012, dans des conditions « hors feuille » (i.e. durant la saison hivernale), par deux opérateurs (C. Moliard et G. Parmain) permettant de caractériser, de façon quantitative et qualitative, le bois mort sur pied et gisant ainsi que différents types de dendro-microhabitats (Figure 5). Afin de limiter le biais

« observateur », l'ensemble des relevés et mesures ont été effectués par un seul opérateur.

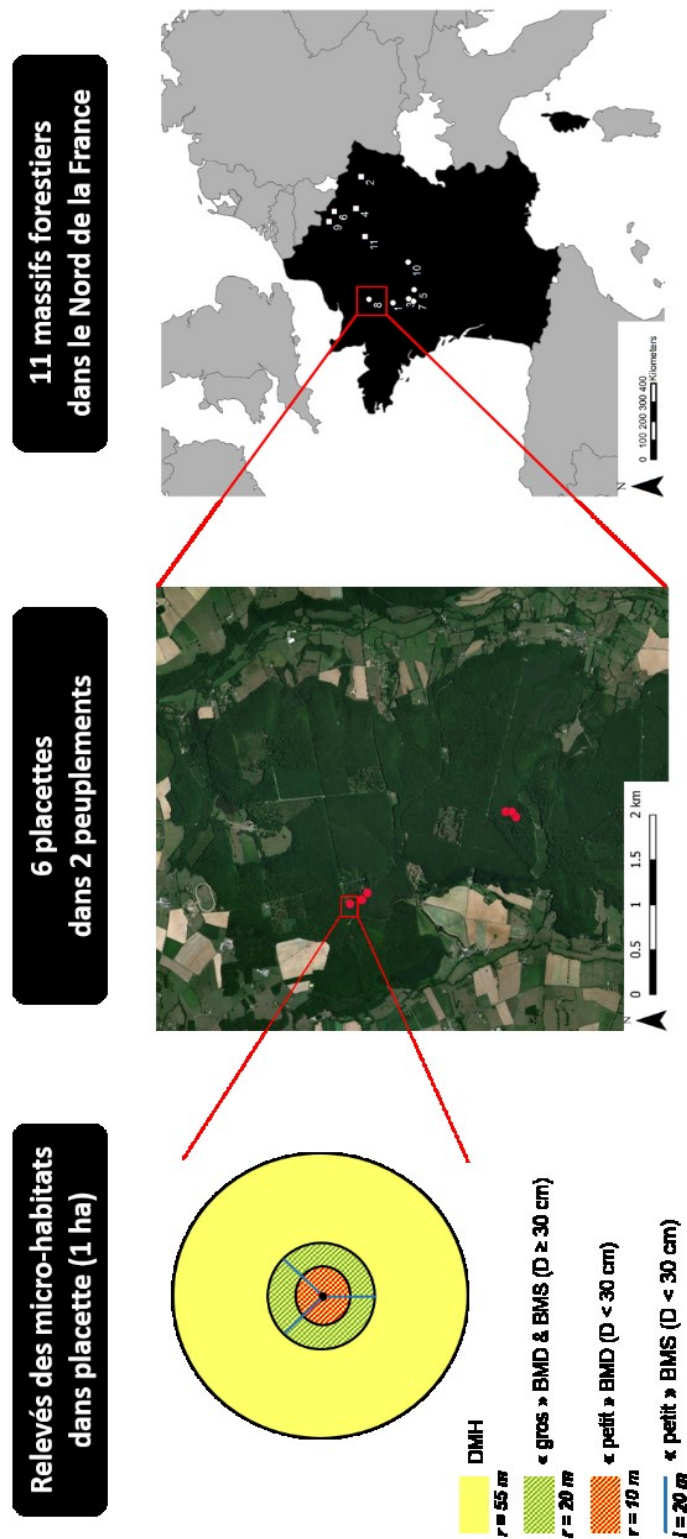


Figure 5. Présentation du dispositif étude 1 : localisation des massifs forestiers en France, zoom sur la répartition des placettes dans deux peuplements en forêt de Réno-Valdieu et schéma du protocole d'inventaire des micro-habitats sur le terrain

DMH (dendro-microhabitat) ; BMD (bois mort debout) ; BMS (bois mort au sol) ; D (diamètre) ; r (rayon) ; l (longueur). Le nom des onze massifs forestiers est indiqué dans la légende de la Fig. 1 (Annexe 1)

Concernant le bois mort, nous avons caractérisé chaque pièce en termes de position verticale (debout/au sol), de diamètre, d'essence et de stade de décomposition. Ce dernier paramètre a été évalué en combinant deux facteurs: une évaluation visuelle de la dégradation de l'écorce (3 classes) et une évaluation de la dureté interne du bois (3 classes) réalisée par le « test du couteau » (Tableau 2). Nous avons ensuite construit une classification simplifiée du stade de décomposition basée sur deux modalités: « bois mort décomposé » lorsqu'il manquait, au moins partiellement, de l'écorce et que le bois pouvait être pénétré, au moins partiellement, par le couteau ; « bois mort frais » dans le cas contraire. Concernant le protocole, nous avons adapté celui proposé par Lassauce et al. (2013), qui combine des techniques à surface fixe et à angle fixe. Nous avons ainsi mesuré tous les « gros » bois mort (i.e. diamètre median ≥ 30 cm) – sur pied (chandelles) et au sol (grumes), au sein d'une placette de 20 m de rayon. Pour les « petits » bois morts (i.e. diamètre median < 30 cm) nous avons mesuré les chandelles dans une sous-placette centrale d'un rayon de 10 m, tandis que les grumes ont été mesurées via trois transects de 20 m de long depuis le centre des placettes (Figure 5). Nous avons fixé un diamètre minimum de 7,5 cm pour les chandelles (y compris les arbres morts) et de 2,5 cm pour les grumes. A partir de ces données, nous avons calculé le volume ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) de bois mort, incluant l'ensemble des pièces de bois. Nous avons également croisé les deux classes de diamètre (gros et petit) avec les deux stades de décomposition (décomposé et frais) pour obtenir quatre variables permettant de décliner plus finement le volume de bois mort : « petit-frais » ; « petit-décomposé », « gros-frais » et « gros-décomposé ». Enfin, nous avons calculé la diversité du bois mort en comptant le nombre de types présents dans la placette qui ont été obtenus en croisant la classe de diamètre, l'essence, la position verticale et le stade de décomposition.

Tableau 2. Classes associées au recouvrement de l'écorce et au degré de pourriture du bois utilisées pour évaluer le stade de décomposition de la nécromasse

Recouvrement de l'écorce	[1] présente sur toute la pièce
	[2] partiellement présente
	[3] totalement absente de la pièce
Degré de pourriture (test du couteau)	[1] dur (pas de pénétration)
	[2] pénétration partielle
	[3] pourri (pénétration totale)

Concernant les dendro-microhabitats, nous avons relevés six types différents, uniquement portés par des arbres matures (i.e. diamètre à hauteur de poitrine DHP ≥ 70 cm): (i) les cavités des arbres, incluant les dendrothermes, les cavités à terreau ainsi que les loges utilisés par les pic pour la reproduction et l'alimentation, dont le diamètre d'entrée était supérieur à 5 cm ; (ii) les fentes et les décollement d'écorce ; (iii) les plages de bois sans écorce d'une surface supérieure à 600 cm^2 ; (iv) les fructification de champignons lignicoles (polypores s.l.) ; (v) le lierre lorsque plus de 20

% du tronc était couvert ; et (vi) le bois mort présent dans le houppier ainsi que les grosses branches (environ 30 cm de diamètre) mortes ou cassées lorsqu'elles représentaient > 20 % du volume total du houppier, estimé visuellement. Ainsi, nous avons obtenu le nombre total de DMH par ha (i.e. densité). De plus, nous avons également extrait la densité élémentaire des cavités, des polypores et du bois mort présent dans le houppier. Enfin, nous avons calculé la diversité des DMH en additionnant le nombre de types différents observés dans chaque placette (valeur comprise entre 0 et 6).

Par ailleurs, dans le cadre de cette étude, nous avons également caractérisé l'ouverture du couvert forestier en évaluant la quantité totale d'espace vide (i.e. fraction visible du ciel) au sein d'une projection du houppier d'environ 5m², localisée au centre de la placette. Cette procédure nous a permis d'obtenir une estimation du ratio (pourcentage) de l'ouverture de la canopée pour chaque placette.

1.2 Méthodes pour caractériser la distribution spatiale des micro-habitats à l'échelle d'un massif forestier ?

1.2.1 Aperçu des stratégies de cartographie résultant d'un compromis opérationnel entre résolution et étendue spatiale

Deux stratégies peuvent être distinguées résultant d'un compromis entre la résolution et l'étendue spatiale de la zone d'étude: (i) la détection directe des micro-habitats par des opérateurs sur le terrain ou par des outils de télédétection ou (ii) la prédiction de la présence des micro-habitats basée sur l'utilisation de variables sylvicoles et/ou environnementales, soit en se basant sur une approche « à dire d'expert » soit sur une approche par « modélisation statistique ». La première stratégie permet d'obtenir une cartographie spatialement explicite, à fine résolution, mais ne peut être réalisée qu'à de faibles étendues spatiales – par ex. échelle du peuplement. A l'inverse, la modélisation des micro-habitats induit une perte de résolution (i.e. cartographie plus « diffuse ») mais est adaptée pour de grandes étendues spatiales – par ex. échelle du massif. En outre, elle offre la possibilité d'adopter une représentation plus graduelle du paysage, en opposition à la représentation binaire classiquement utilisée, qui se fonde sur un seuil arbitraire de « favorabilité » des peuplements vis-à-vis des espèces d'intérêt (Figure 6).

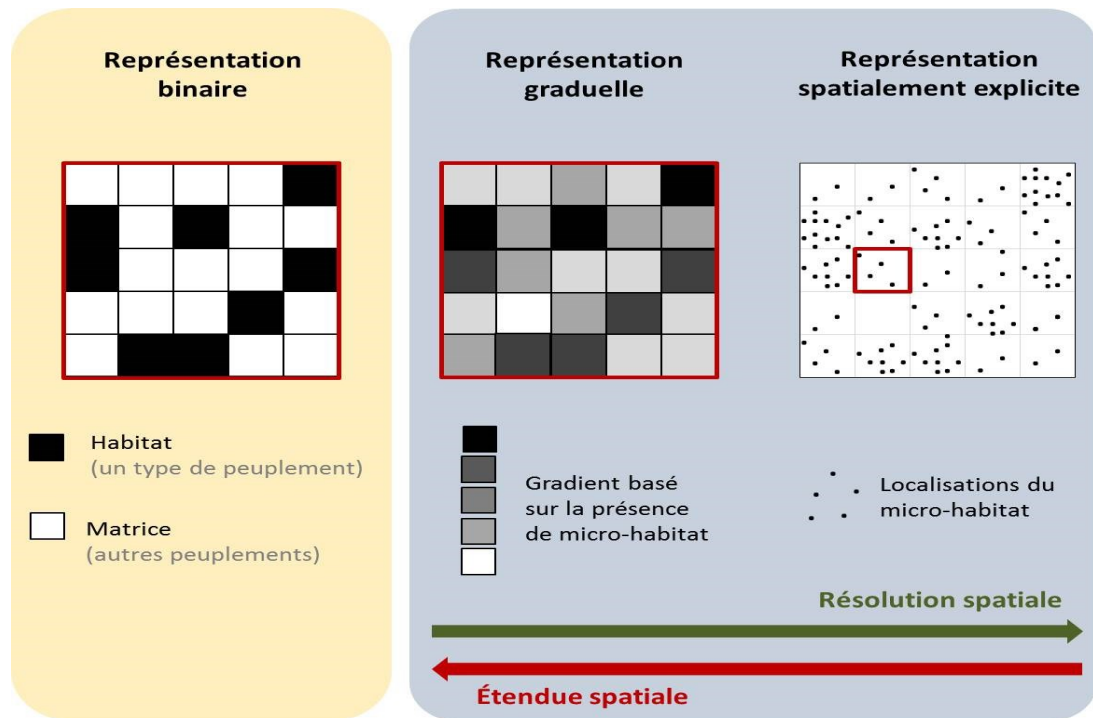


Figure 6. Différentes représentations spatiales du paysage intra-forestier basées sur le macro-habitat (peuplement ; encadré orange) ou sur le micro-habitat (pièces de bois, dendro-microhabitats ; encadré bleu)

1.2.1.1 Stratégies par observation/détection

Cette stratégie consiste à évaluer directement la distribution spatiale des micro-habitats par deux méthodes différentes: (i) observations sur le terrain ; (ii) détection via l'interprétation de photo-aériennes ou via des outils de télédétection aéroportée (par ex. LiDAR) qui permettent d'acquérir des informations à haute résolution spatiale sur la structure verticale de la végétation. Associée à des relevés d'occurrence/abondance des espèces cibles dans chaque micro-habitat cartographié, cette stratégie permet d'appliquer des outils classiques d'écologie spatialement explicite, tels que les modèles de métapopulations (Hanski and Gaggiotti 2004). Ainsi, elle présente l'avantage de pouvoir directement inférer des mécanismes de colonisation/extinction des populations à l'échelle du micro-habitat (par ex. Snäll et al. 2003).

Cette stratégie présente plusieurs inconvénients et limites propres à chacune des méthodes sous-jacentes (observation vs détection). La méthode qui repose sur l'observation terrain est répandue dans la littérature, cependant, du fait que les inventaires de bois mort et de DMH nécessitent de déployer un dispositif chronophage et très coûteux financièrement (Müller and Bütler 2010), ils sont difficiles à mettre en œuvre à l'échelle d'un massif forestier. Par exemple, dans une étude évaluant la connectivité du bois mort sur les coléoptères saproxyliques, Schiegg (2000) cartographie les pièces de bois mort ($D > 20$ cm et $L > 1$ m) dans une zone tampon d'un rayon de

150 m (environ 7 ha) autour de chacun des pièges à interception, représentant une surface totale échantillonnée d'environ 100 ha. Nous pouvons également souligner l'effort de terrain particulièrement important déployé par Brunet and Isacson (2009b) qui ont cartographié l'intégralité des chandelles de hêtre ($DHP \geq 30$ cm et $H > 1.5$ m) au sein d'un paysage forestier de 2400 ha au sud de la Suède, leur permettant ensuite d'évaluer l'effet de la distribution spatiale de ce micro-habitat sur les coléoptères saproxyliques à différentes échelles spatiales.

La méthode d'observation basée sur la télédétection permet de remédier à cette limite spatiale (Vierling et al. 2008; Simonson et al. 2014). Bien que certains aspects de la collecte et de l'analyse des données LiDAR soient coûteux, le coût par hectare diminue avec la superficie couverte (Davies and Asner 2014) et la méthode devient donc rentable sur de grandes superficies, en comparaison des inventaires de terrain. Néanmoins, cette méthode présente également plusieurs limites quant à son application en milieu forestier, à savoir (i) qu'elle est applicable à un type restreint de micro-habitats – i.e. actuellement les algorithmes de détection ont été développés et appliqués avec succès pour les arbres et bois mort debout (Pasher and King 2009; Casas et al. 2016; Seibold et al. 2017) mais ne sont pas encore complètement opérationnels notamment pour le bois mort au sol (Marchi et al. 2018). En outre, la détection de DMH tels que les cavités ou les fructifications de polypores à partir de paramètres structuraux de la végétation apparaît beaucoup plus délicate ; (ii) que son efficacité peut être limitée dans certains types de forêt, notamment les forêts de résineux (Hill and Broughton 2009) et lorsque la canopée est dense puisque la proportion d'impulsions laser atteignant les strates forestières inférieures diminue (Goodwin et al. 2006) et (iii) qu'elle nécessite une forte technicité (par ex. développement de méthode de classification supervisée) associée à une grande capacité numérique (Polewski 2017).

1.2.1.2 Stratégies par prédiction

Dans l'objectif de cartographier les micro-habitats lignicoles à l'échelle d'un massif forestier, la mise en place d'une stratégie alternative basée sur des outils de prédiction apparaît pertinente. Deux types d'approches peuvent être envisagés. La première qui peut être qualifiée d'approche « par expertise » consiste à identifier la potentialité des peuplements à générer des micro-habitats favorables aux espèces lignicoles en se fondant sur l'expertise et les connaissances issues de la littérature pour identifier les principaux déterminants forestiers. En d'autres termes, l'objectif est d'identifier les caractéristiques des peuplements favorables à l'apparition des micro-habitats. Les sorties de cette approche ne sont donc pas de nature quantitatives, mais plutôt ordinales puisque basées sur des scores de potentialité (i.e. peuplements non favorables – peu favorables – très favorables – pour générer des DMH). La deuxième approche qui peut être qualifiée d'approche « par modélisation statistique » consiste à établir un modèle empirique permettant de relier des observations de micro-habitats réalisées sur le terrain à des variables environnementales

(prédicteurs) disponibles à grandes échelles spatiales (i.e. sur l'ensemble de la zone d'étude). Ce modèle peut ensuite être utilisé pour obtenir une prédiction quantitative de l'occurrence/abondance des micro-habitats par unité de surface sur l'ensemble du massif forestier.

1.2.2 Application de la cartographie des micro-habitats à l'échelle régionale (massif forestier de Compiègne)

Dans cette section, nous présentons la démarche méthodologique mise en œuvre pour obtenir une cartographie des micro-habitats sur l'ensemble du massif forestier de Compiègne (environ 15 000 ha). Deux approches, basées sur des outils prédictifs – i.e. « par expertise » et « par modélisation statistique » – ont été conduites. Les résultats obtenus sont discutés et l'intérêt relatif des deux approches est comparé en regard de notre objectif.

1.2.2.1 Présentation du massif forestier de Compiègne

La forêt domaniale de Compiègne est située au Nord-Est de Paris, dans le département de l'Oise, et couvre une superficie de 14 357 ha. Ce massif forestier tempéré de basse altitude est principalement dominé par des essences feuillues (91%), en particulier *Fagus sylvatica* L. (41%), *Quercus robur* (20%) et *Q. petraea* (7%). L'aménagement du massif s'articule autour d'unités écologiques relativement homogènes (i.e. peuplement) dont la majorité est traitée en futaie régulière. Par ailleurs, 30% et 5% de la surface forestière est représentée par des peuplements « matures » (i.e. $50 < \text{DHP} < 70$ cm) et « sur-matures » (i.e. $\text{DHP} > 70$ cm), respectivement. Les pratiques de gestion sont représentatives de celles actuellement appliquées en forêt domaniale de plaine, avec des éclaircies fréquentes (environ tous les 10 ans) et un diamètre d'exploitabilité des peuplements fixé à 70 cm, équivalents à 80-100 ans pour le hêtre, et 120-160 ans pour le chêne. Cette forêt, caractérisée par une forte productivité, a été relativement bien préservée au fil des siècles, du fait notamment de son histoire en tant que réserve de chasse royale, ainsi que par les mesures de protection paysagères et écologiques dont elle bénéficie actuellement. En effet, plus de 3000 ha de forêt ont été classés en Zone Spéciale de Conservation (ZSC) dans le cadre du réseau Natura 2000, incluant deux secteurs à fort enjeux : (i) le secteur des Grands-Monts (130 ha), classé en réserve biologique depuis 1984, et donc laissé en libre évolution et (ii) le secteur des Beaux-Monts (346 ha), qui porte une très vieille futaie de chêne pluri-centenaires. Concernant les caractéristiques abiotiques, l'altitude varie de 32 m à 148 m, avec une moyenne de 50 m. Le climat est océanique, avec une température moyenne annuelle de 11°C, un niveau de précipitation moyen annuel de 714 mm et une formation particulièrement fréquente de brouillards.

1.2.2.2 Présentation des micro-habitats cibles et des prédicteurs

Nous avons centré l'étude sur dix types de micro-habitats considérés comme particulièrement affectés par les pratiques sylvicoles (i.e. éléments peu fréquents dans les massifs exploités ;

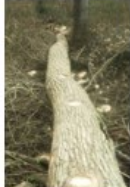
exceptés les souches). Nous avons restreint les inventaires aux micro-habitats d'une certaine dimension, représentative de l'âge ou du stade d'évolution du micro-habitat (Tableau 3). Concernant le bois mort (diamètre ≥ 25 cm pour le bois mort debout ; ≥ 30 cm pour le bois mort au sol; longueur ≥ 100 cm), six éléments ont été identifiés en fonction (i) de leur position (debout/au sol), (ii) de la présence ou non de houppier (arbre ou chandelle) et (iii) de la hauteur pour les pièces debout (chandelle haute, basse, souche). Concernant les dendro-microhabitats, quatre types ont été définis en se basant sur la typologie établie par Larrieu et al. (2018): trois types de cavités – cavités évolutives hautes (i.e. cavités de troncs), cavités basses (diamètre d'entrée ≥ 10 cm) et loges de pics (diamètre d'entrée ≥ 5 cm) ainsi que les fructifications de champignons lignicoles pérennes (largeur ≥ 10 cm).

L'identification des prédictors est l'une des étapes les plus cruciales dans les modèles de prédiction (Hirzel et al. 2002). Ces variables doivent être (i) liées de façon causale à la variable à prédire et (ii) disponibles et relativement faciles à obtenir sur l'ensemble du site d'étude. Il a déjà été mis en évidence que la structure – i.e. régime et traitement sylvicole (Lassauce et al. 2012; Kuuluvainen et al. 2012), l'âge des peuplements forestiers (Moning and Müller 2009; Lassauce et al. 2013; Larrieu et al. 2017) ainsi que l'intensité de gestion (Hale et al. 1999; Lombardi et al. 2008; Larrieu et al. 2012; Larrieu and Cabanettes 2012; Bouget et al. 2014b) avaient un effet important sur l'apparition du bois mort et des DMH. Ces derniers sont également fortement dépendants des caractéristiques de l'arbre porteur, notamment du diamètre (Vuidot et al. 2011; Larrieu and Cabanettes 2012; Regnery et al. 2013; Larrieu et al. 2014a; Winter et al. 2015; Paillet et al. 2017) de l'essence ou encore de la vitalité – vivant, moribond, mort (Regnery et al. 2013). Outre ces variables sylvicoles, les perturbations épisodiques naturelles telles que les tempêtes ou les épidémies d'insectes (Morrison et al. 1993) ainsi que l'existence de contraintes stationnelles – i.e. le fait que les essences soient mal adaptées aux caractéristiques biologiques et physiques du sol – peuvent également impacter l'apparition des micro-habitats.

Après avoir synthétisé les données disponibles à l'échelle du massif forestier de Compiègne, nous avons identifié huit variables catégorielles comme des prédictors pertinents de l'occurrence/abondance des dix micro-habitats d'intérêt (Tableau 4). Plus particulièrement, cinq facteurs « sylvicoles » ont été identifiés – (i) intensité de gestion (GESTION), (ii) structure du peuplement (STRUCTURE), (iii) essences dominantes (ESS), (iv) diamètre dominant (DIAM) et (v) âge du peuplement (AGE) ainsi que trois facteurs « écologiques » – (i) degré de dépérissement des arbres (DEPER), (ii) dommages causés par les tempêtes (TEMP) et (iii) contraintes stationnelles (CONSTA). L'ensemble de ces informations ont été obtenues à partir du plan

d'aménagement de la forêt de Compiègne⁶ et sont donc disponibles pour l'ensemble des peuplements, à l'exception des « peuplements boisés mais hors sylviculture » (i.e. réserves biologiques) pour lesquelles les variables sylvicoles ne sont pas disponibles étant donné qu'elles ne sont pas soumises à la gestion. En croisant l'ensemble des modalités (entre 3 et 9) de chacun de ces huit prédicteurs factoriels, nous avons obtenu une typologie constituée de 342 types de peuplements forestiers (combinaison unique de modalité intégrant les huit facteurs). Les peuplements résineux, les peuplements feuillus dont la coupe définitive était prévue en 2016 ou 2017 ainsi que les peuplements « non boisés » et « à reboiser » n'ont pas été intégrés – i.e. la quantité de micro-habitats dans ces peuplements a été considérée comme nulle.

Tableau 3. Présentation des micro-habitats cartographiés au sein du massif de Compiègne

Code	AMD	CHH	CHB	SOU	AMS	BMS
Micro-habitats	arbre mort debout	chandelle haute (H ≥ 4 m)	chandelle basse (1 m ≤ H < 4 m)	souche (H < 1m)	arbre mort au sol (inclus chablis)	bois mort au sol (Lo ≥ 1m)
Seuil dimension	DHP ≥ 25 cm	DHP ≥ 25 cm	D[H/2] ≥ 25 cm	D ≥ 45/70 cm	DHP ≥ 30 cm	Dmed ≥ 30 cm
						

CAVH	CAVB	PIC	POLY
cavité haute	cavité basse	loge de pic	polypore
De ≥ 10 cm	De ≥ 10 cm	De ≥ 5 cm	La ≥ 10 cm
			

D (diamètre) ; DHP (diamètre mesuré à hauteur de poitrine – i.e. 1.3 m du sol) ; D[H/2] (diamètre mesuré à la moitié de la hauteur de la pièce) ; Dmed (diamètre médian, mesuré à la moitié de la longueur de la pièce) ; De (diamètre d'entrée de la cavité) ; Lo (longueur) ; La (largeur). A noter que pour les souches, le diamètre considéré variait selon l'essence (voir Annexe 3.1 – Tableau A3.1b)

⁶ La variable « contraintes stationnelles » repose sur des caractéristiques géologiques et pédologiques et se superpose donc au maillage de peuplements.

Tableau 4. Présentation des huit facteurs prédictifs (sylvicoles et environnementaux) de l'occurrence/abondance des micro-habitats au sein du massif de Compiègne

Prédicteurs	Type	Description
Facteurs sylvicoles	GESTION	Facteur - 3 modalités Peuplement géré; géré extensivement ; non géré
	STRUCTURE	Facteur - 3 modalités Taillis; Futaie régulière ; Futaie irrégulière
	ESS	Facteur - 9 modalités Groupe 1: (essences introduites) <i>Prunus serotina</i> , <i>Quercus rubra</i> Groupe 2: <i>Populus sp.</i> (excepté <i>P. tremula</i>), <i>Fraxinus sp.</i> Groupe 3: <i>Acer sp.</i> , <i>Tilia sp.</i> , <i>Prunus sp.</i> , <i>Sorbus sp.</i> Groupe 4: <i>Alnus sp.</i> , <i>Salix sp.</i> Groupe 5: <i>Carpinus sp.</i> , <i>Castanea sp.</i> Groupe 6: <i>Betula sp.</i> , <i>Populus tremula</i> Groupe 7: <i>Fagus sylvatica</i> Groupe 8: <i>Quercus sp.</i> (excepté <i>Quercus rubra</i>) Groupe 9: Mélange (pas d'essence dominante)
	DIAM	Facteur - 5 modalités Petit ; Moyen ; Gros ; Très Gros bois ; Mélange (pas de diamètre dominant)
	AGE	Facteur - 6 modalités Groupe 1: âge < 40 ans Groupe 2: 40 ≤ âge < 90 ans Groupe 3: 90 ≤ âge < 130 ans Groupe 4: 130 ≤ âge < 200 ans Groupe 5: âge ≥ 200 ans Groupe 6: mix (pas d'âge dominant)
Facteurs écologiques	DEPER	Facteur - 3 modalités Fort; Faible; Absent
	TEMP	Facteur - 3 modalités Chablis; Chablis récolté; Absent
	CONSTA	Facteur - 3 modalités Fort; Faible; Absent

Le nom complet des prédicteurs est donné dans le texte (section 1.2.2.2)

1.2.2.3 Cartographie du score de densité potentielle de micro-habitat par expertise

Nous avons estimé la potentialité de chacun des 342 types de peuplements à fournir des micro-habitats (croisement du Tableau 3 et du Tableau 4) via un système de notation pondérée (Annexe 3.1). Pour chacun des dix micro-habitats d'intérêt, nous avons attribué une note à chaque modalité des huit prédicteurs factoriels. En outre, ces notes ont été pondérées par un coefficient en fonction de l'importance de chaque prédicteur vis-à-vis du micro-habitat considéré – par ex. les dommages causés par la tempête ont un effet important pour générer du bois mort mais ont un effet moindre sur l'apparition de polypores. Chaque type de peuplement est associé à une note traduisant sa « potentialité » à générer chacun des dix micro-habitats ainsi qu'une note synthétique intégrant l'ensemble des micro-habitats donc prenant en compte à la fois la quantité et la diversité – équivalent à un indice de richesse pondérée par l'abondance. Cette note synthétique est comprise entre 1 – i.e. peuplement non potentiel à 34 – i.e. peuplement très potentiel pour générer différents types de micro-habitat en forte densité (Figure 7).

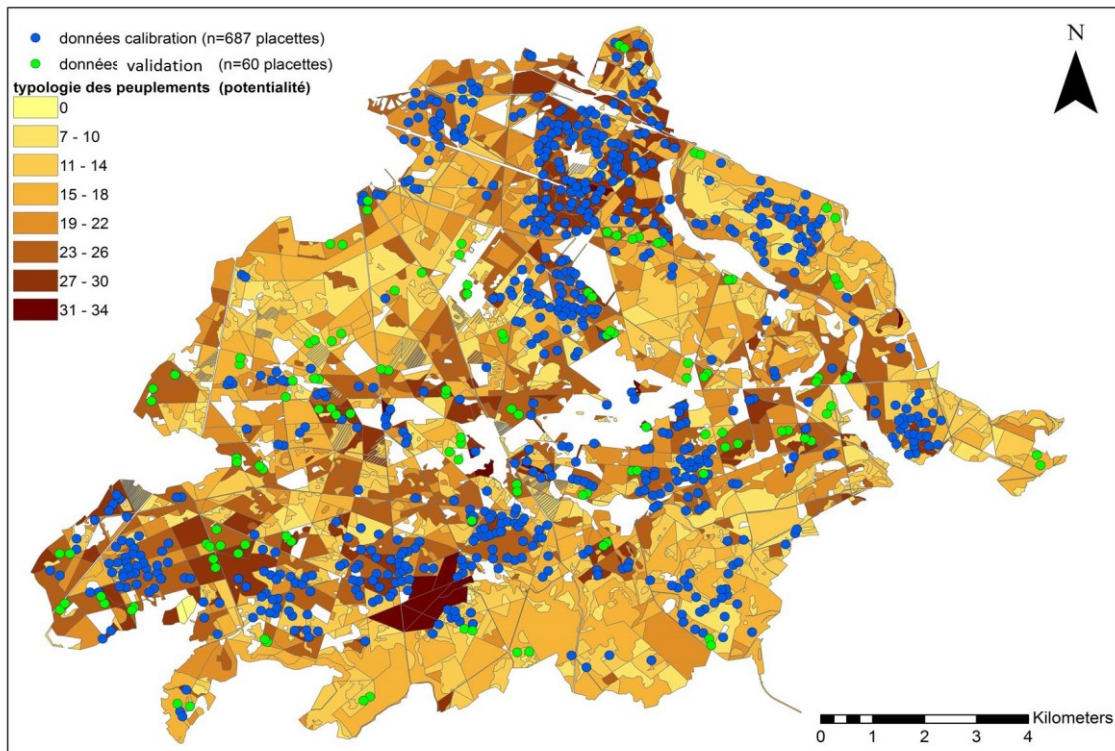


Figure 7. Carte de la forêt de Compiègne représentant la potentialité des peuplements (feuillus) à générer des micro-habitats et localisation des placettes d'échantillonnage utilisées pour la calibration et validation des modèles prédictifs de micro-habitats

Le gradient de couleur représente la note attribuée (1 à 34) par expertise à chaque type de peuplement en fonction de sa potentialité à générer des micro-habitats. Les points représentent la localisation des placettes utilisées pour la calibration (rouge) et validation (bleu) des modèles prédictifs

1.2.2.4 Cartographie de la densité potentielle de micro-habitat par modélisation statistique

Cette stratégie présente une philosophie similaire à celle des modèles de distribution d'espèces (*Species Distribution Modelling*; *SDM*) – nommés plus généralement modèles d'habitat favorable (*Habitat Suitability Model*; *HSM*) – qui sont basés sur une approche corrélative reliant les variables environnementales à la probabilité d'occurrence/abondance d'une espèce (Guisan and Thuiller 2005). La sortie de ces modèles permet d'obtenir une carte de la distribution potentielle de l'espèce, équivalente à son habitat potentiel. Certains auteurs parlent donc de « *Potential Habitat Distribution Model* – *PHDM* » (Guisan and Zimmermann 2000). De façon analogue, nous souhaitons relier des variables environnementales et sylvicoles à l'abondance des micro-habitats (et non pas d'une espèce), qui sont considérés comme des structures essentiels pour les organismes lignicoles. L'objectif étant d'interpoler les données d'abondance des micro-habitats au sein de chaque peuplement du massif en se basant sur des relevés d'abondance réalisés dans quelques types de peuplements, afin d'obtenir une carte de leur distribution potentielle sur l'ensemble de la forêt.

Plusieurs étapes cruciales peuvent être distinguées dans la mise en place de ce type d'approche (Guisan and Zimmermann 2000; Elith and Leathwick 2009):

- (i) Echantillonnage des variables « à prédire » qui idéalement devrait avoir une résolution spatiale identique aux « prédicteurs », ceci dans le but de limiter les problèmes d'échelles. Cependant une telle cohérence n'est pas toujours possible (Guisan and Thuiller 2005) ;
- (ii) Calibration d'un modèle statistique nécessitant de choisir un type de régression adapté et d'effectuer une série de tests diagnostiques permettant de vérifier les hypothèses d'application du modèle, notamment l'indépendance spatiale des résidus. En effet, l'autocorrélation spatiale a été largement discutée dans le cadre des SDM/HDM au cours des dix dernières années (Dormann 2007; Record et al. 2013). Une structure spatiale particulière de la variable réponse peut résulter soit de l'effet de facteurs environnementaux spatialement autocorrélés non pris en compte dans le modèle (par ex. perturbations naturelles telles que des tempêtes ou incendies) ou soit d'un processus biologique inhérent à la variable réponse – par ex. dispersion, interactions biotiques (Legendre 1993). L'absence de prise en compte de l'autocorrélation spatiale entraîne fréquemment (i.e. dans 25% des cas, voir la revue de synthèse de Dormann 2007) une estimation biaisée des coefficients associés à des prédictions incorrectes (Zurell et al. 2009) ;
- (iii) Validation du modèle incluant l'évaluation de l'ajustement aux données ainsi que les performances prédictives, soit par des techniques de ré-échantillonnage (validation croisée) ou soit par l'acquisition d'un nouveau jeu de données permettant d'évaluer la « justesse » des prédictions et leur possible application à d'autres contextes spatiaux ou temporels (Guisan and Thuiller 2005; Dormann 2007).

L'apparition d'un grand nombre de micro-habitats forestiers résultant de processus abiotiques (blessures) est fortement liée à des événements stochastiques rendant leur prédiction assez délicate. De plus, certaines structures sont connues pour être relativement difficiles à détecter sur le terrain (par ex. cavités) induisant un biais observateur important (Paillet et al. 2015a). Il apparaît donc d'autant plus important d'évaluer la pertinence des prédicteurs ainsi que la performance prédictive du modèle calibré. La démarche utilisée pour la calibration et la validation du modèle est résumée sur la Figure 8.

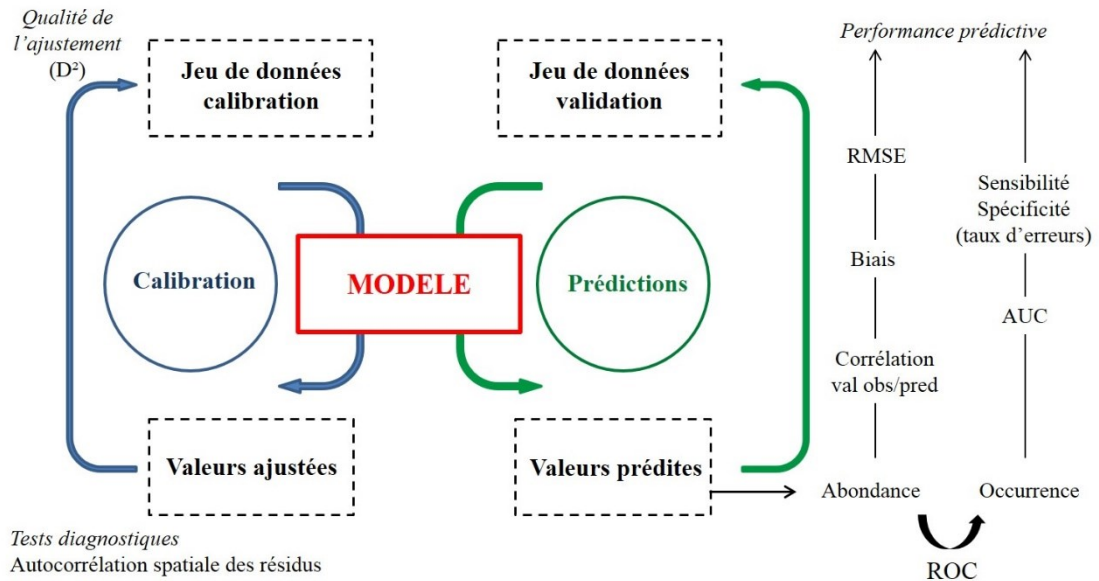


Figure 8. Démarche utilisée pour évaluer l'ajustement et les performances des modèles prédictifs de micro-habitats

Les performances prédictives ont été évaluées en termes d'abondance et d'occurrence en se basant sur l'acquisition d'un nouveau jeu de données, indépendant de celui utilisé pour la calibration. D'après Guisan and Zimmermann (2000)

1.2.2.4.1 Stratégies et protocole d'échantillonnage des micro-habitats

Deux ensembles de données indépendants ont été utilisés (Figure 8), le premier pour l'ajustement des modèles (données de calibration) et le second pour évaluer les performances prédictives du modèle (données de validation).

➤ Acquisition des données pour la calibration du modèle

La stratégie d'échantillonnage a été définie en se basant sur la typologie des peuplements associés à un système de notation permettant de traduire la potentialité de chaque type de peuplements à générer différents micro-habitats (voir la section précédente « stratégie par expertise »). L'objectif était d'être le plus représentatif des différents types de peuplements, tout en allouant un effort d'échantillonnage plus important pour ceux présentant *a priori* une forte potentialité à générer des micro-habitats (d'après les notes issues de la typologie). Au total, 687 placettes situées dans 417 peuplements, représentant 185 types différents (parmi les 342 identifiés dans la typologie) ont été échantillonnées. Au sein de chaque peuplement, deux placettes de 30 m de rayon (0.28 ha) ont été sélectionnées aléatoirement en respectant une distance minimale inter-placette et à la lisière de 15 m. Seuls les peuplements d'une surface (S) supérieure à 0.5 ha ont été considérés. Le nombre de placette par peuplement a été adapté en fonction de leur surface : 1 placette si $0.5 < S < 1$ ha ; 2 placettes si $S \geq 1$ ha. Le protocole mis en œuvre consistait à effectuer des relevés exhaustifs des dix types de micro-habitats précédemment présentés (Tableau 3). Seules les essences feuillues

ont été considérées. Nous avons caractérisé chaque « gros » arbre vivant (i.e. $DHP \geq 45$ ou 70 cm selon l'essence ; voir Annexe 3.1 – Tableau 3.1b) en termes de diamètre et d'essence. Concernant les pièces de bois mort, en plus de ces deux variables, le stade de décomposition a également été relevé. Pour les dendro-microhabitats, l'essence, le diamètre, et le type de support (bois vivant, bois mort debout et éventuellement bois mort au sol et souche, selon le type de dendro-microhabitat) ont été relevés. L'échantillonnage a été réalisé par deux opérateurs (C. Moliard ou B. Nusillard en binôme avec G. Percel) au cours de l'hiver 2016 durant une période de neuf semaines (équivalent à 90 hommes/jour). Au total, près de 10000 éléments ont été inventoriés, dont 3198 pièces de BM (majoritairement bois mort au sol et souches) ainsi que 2837 DMH (majoritairement des plages de bois sans écorce et des loges de pic).

➤ *Acquisition des données pour la validation du modèle*

Cette étape de validation a été mise en œuvre par R. Dous dans le cadre de son stage de Master 2. Seules les cavités, incluant les cavités hautes (CAVH), les cavités basses (CAVB) et les loges de pics (PIC) ont été considérées. Indépendamment du jeu de données de calibration, un nouveau jeu de donnée a été acquis par deux opérateurs (R. Dous et C. Moliard) en 2018, durant une semaine (équivalent à 10 hommes/jour). La stratégie d'échantillonnage a été définie de façon à sélectionner des peuplements représentatifs de la gamme de valeurs prédite par le modèle calibré (i.e. abondance par unité de surface) en excluant les peuplements ayant déjà fait l'objet d'un échantillonnage en 2016. Afin de garantir que la sélection des peuplements recouvre bien l'ensemble de la distribution des valeurs prédites, nous avons procédé à un tirage stratifié après avoir discrétisé la distribution des valeurs prédites en quatre classes de même dimension (i.e. chaque classe incluait un nombre identique de valeurs). Au sein de chaque classe, plusieurs peuplements ont été sélectionnés aléatoirement et un indice d'agrégation spatiale (indice de Clark et Evans ; package-R *spatstat*) a été calculé. Cette procédure a été répétée 10 fois. Les peuplements retenus présentaient une répartition spatiale le plus proche d'une distribution aléatoire (i.e. indice proche de 1) afin de limiter les problèmes d'autocorrélation et de pseudo-réplication. Au total, les relevés des trois type de cavités (CAVH, CAVB, PIC) ont été réalisé au sein de 60 placettes, réparties dans 30 peuplements (deux placettes/peuplement) en suivant le même protocole que celui utilisé pour l'acquisition des données de calibration.

1.2.2.4.2 *Sélection, ajustement des modèles prédictifs et diagnostic des effets spatiaux*

Cette étape a pour objectif d'ajuster des paramètres et d'estimer les constantes du modèle afin d'optimiser la concordance entre la sortie du modèle et le jeu de données. Pour chaque variable

réponse (i.e. abondance de chaque micro-habitat⁷), nous avons construit un modèle linéaire généralisé additif (GLM) en supposant une distribution de Poisson ou binomiale négative lorsque de la sur-dispersion a été détectée (fonction « *overdisp* », package-R *sjstats*). Un « offset » reflétant la superficie échantillonnée – i.e. 0.28 ha ou 0.56 ha correspondant respectivement à la superficie d'une ou deux placettes d'échantillonnage – a également été intégré dans le modèle statistique. Sur la base d'un modèle complet (i.e. intégrant l'ensemble des prédicteurs), nous avons procédé à une étape de sélection de modèle basée sur une approche descendante via la fonction « *step* » du package-R *stats*. Le meilleur modèle, sélectionné selon le critère d'information d'Akaike (AIC), a ensuite été utilisé pour prédire l'abondance de chaque micro-habitat par unité de surface (pixel de 30 m²). L'ajustement des modèles a été caractérisé par une mesure de réduction de la déviance (D²) qui est similaire au calcul du coefficient de corrélation (R²) utilisé dans les modèles linéaires; $D^2 = (\text{déviante résiduelle} - \text{déviante nulle}) / \text{déviante nulle}$ (Tableau 5). En outre, nous avons également effectué un diagnostic de la structure spatiale des résidus des modèles CAVH et PIC (non réalisé pour le modèle CAVB en raison de sa faible performance prédictive ; voir ci-dessous) afin de vérifier qu'il n'y avait pas de violation de l'hypothèse d'indépendance des observations. La mise en évidence d'une éventuelle autocorrélation spatiale des résidus a été réalisée en calculant un indice de Moran (I) associé à une p-value (fonction « *moran.test* » du package-R *spdep*) dans un voisinage compris entre 0 et 7000 m avec un pas d'environ 100 m. Dans le cas d'autocorrélation significative, les modèles statistiques ont été recalibrés en incluant un paramètre d'autocorrélation qui définit le poids de chaque voisin par l'inverse du carré de la distance (fonction « *autocov_dist* » du package-R *spdep*). Le choix de la distance la plus pertinente à considérer pour la prise en compte de l'autocorrélation spatiale a été effectué par sélection du meilleur modèle en se basant sur un critère d'AIC.

Globalement, l'ajustement des modèles apparaît assez hétérogène entre les différents micro-habitats avec un pouvoir explicatif minimum pour le bois mort au sol (16%) et maximum (48%) pour les loges de pic (Tableau 5). Un signal d'autocorrélation spatiale dans les résidus du modèle calibré pour l'abondance des CAVH a été détecté (indice de Moran significatif pour une distance de voisinage comprise entre 200 m et 5000 m), alors qu'aucun signal significatif n'a été mis en évidence pour l'abondance des PIC. Les tendances spatiales observées dans les résidus des modèles sont fréquemment reconnues comme un indicateur de l'absence de prédicteurs importants présentant une structure spatiale (Lichstein et al. 2002). Cela pourrait être une hypothèse d'explication de la présence d'autocorrélation spatiale pour les CAVH puisque le modèle sélectionné ne contenait que deux prédicteurs (i.e. essence dominante et âge du peuplement). Néanmoins, la présence d'autocorrélation spatiale peut également traduire un processus spatial

⁷ A noter que le micro-habitat « souches » n'a pas fait l'objet d'une modélisation. De ce fait, seulement neuf modèles statistiques ont été calibrés

réel dans la variable réponse étudiée. Le développement et l'évolution des cavités est induit par la succession temporelle d'un cortège de champignons et d'insectes saproxyliques qui peuvent présenter des capacités de dispersion limitée, ce qui peut potentiellement être à l'origine d'une structure spatiale dans la distribution des CAVH à l'échelle du massif. Cependant, il est important de noter que la prise en compte d'un paramètre d'autocorrélation spatiale dans la calibration du modèle n'a pas entraîné de modification importante dans l'estimation des coefficients (Figure 9) et donc dans les valeurs prédites (voir ci-dessous).

Tableau 5. Modèles linéaires généralisés (GLMs) sélectionnés pour la prédiction de l'abondance des micro-habitats lignicoles

Micro-habitats	Distribution	Meilleur modèle (prédicteurs retenus)	D ²
BMS	Neg.Bin	TEMP + ESS + AGE + ESS	16.47
CHH	Poisson	STRUCTURE + TEMP + ESS + AGE	21.90
POLY	Poisson	GESTION + STRUCTURE + ESS + DIAM + AGE + DEPER	23.00
CAVH	Poisson	ESS + AGE	23.37
AMD	Poisson	TEMP + ESS + AGE + DEPER + CONSTA	23.68
CHB	Poisson	GESTION + ESS + DEPER	32.20
AMS	Poisson	STRUCTURE + TEMP + ESS + DIAM + AGE + CONSTA	34.39
CAVB	Poisson	GESTION + TEMP + ESS + DIAM + DEPER	44.19
PIC	Poisson	GESTION + ESS + DIAM + AGE + DEPER + CONSTA	48.16

Le nom complet des variables réponse (i.e. micro-habitat) est donné dans le Tableau 3. Le nom complet des prédicteurs est donné dans le texte (section 1.2.2.2) et décrit en détail dans le Tableau 4. Pour chaque modèle⁷, les prédicteurs retenus (sélection via le critère d'AIC) ainsi qu'une mesure de l'ajustement du modèle aux données (déviante; D²) sont présentés

Finalement, à partir des prédictions issues du modèle calibré (sans prise en compte de l'autocorrélation spatiale), nous avons obtenu une carte matricielle de la distribution potentielle des micro-habitats (i.e. abondance surfacique – équivalent à une densité par pixel) sur l'ensemble de la forêt de Compiègne. Ces cartes de distribution obtenues via la « stratégie par modélisation statistique » peuvent être comparées avec celles obtenues via la « stratégie par expertise » (Figure 10). En prenant l'exemple des CAVH et CAVB, nous pouvons observer que la cohérence entre les abondances prédites dans chaque peuplement et la note attribuée par expertise est variable en fonction du micro-habitat. En effet, nos connaissances concernant les principaux déterminants liés à l'apparition des CAVH apparaissent relativement bonnes, ce qui ne semble pas être le cas pour les CAVB. Une comparaison plus détaillée de ces deux approches mériterait d'être conduite afin de déterminer plus exhaustivement quels sont les micro-habitats pour lesquels la prédiction de la distribution à l'échelle d'un massif forestier peut être considérée comme fiable.

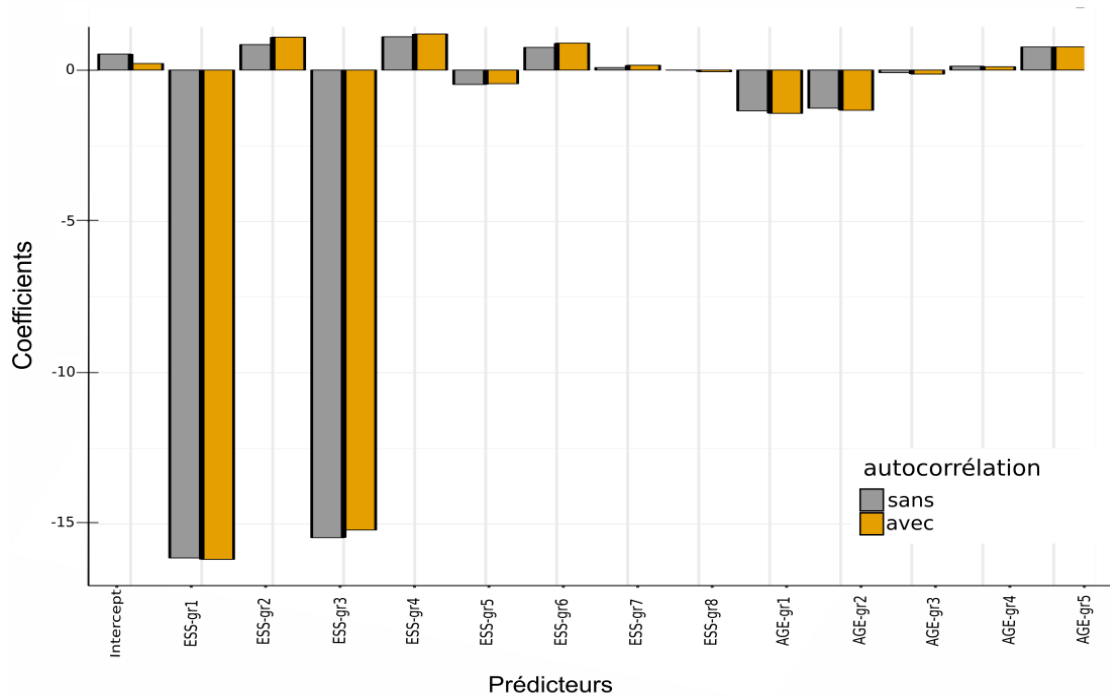


Figure 9. Comparaison des coefficients estimés par un modèle explicatif de l'abondance des cavités hautes incluant ou non un paramètre d'autocorrélation spatiale

Le modèle intègre deux variables explicatives – l'essence dominante et l'âge du peuplement

1.2.2.4.3 Evaluation des performances prédictives des modèles

L'analyse des performances prédictives du modèle est une étape cruciale, complémentaire et indépendante de l'ajustement du modèle. En effet, un modèle peut être correctement ajusté aux données mais présenter des performances prédictives médiocres. Deux principales approches peuvent être envisagées pour évaluer le pouvoir prédictif du modèle. Dans l'idéal, la validation devrait être effectuée en utilisant un jeu de données indépendant de celui utilisé pour la calibration. Néanmoins, une seconde approche, basée sur des techniques de ré-échantillonnage du jeu de données de calibration (validation croisée) peut également être envisagée. Les deux approches ont été mobilisées. Dans ce chapitre nous présentons uniquement les résultats obtenus via la première approche (voir Annexe 3.2 pour les résultats obtenus par validation croisée).

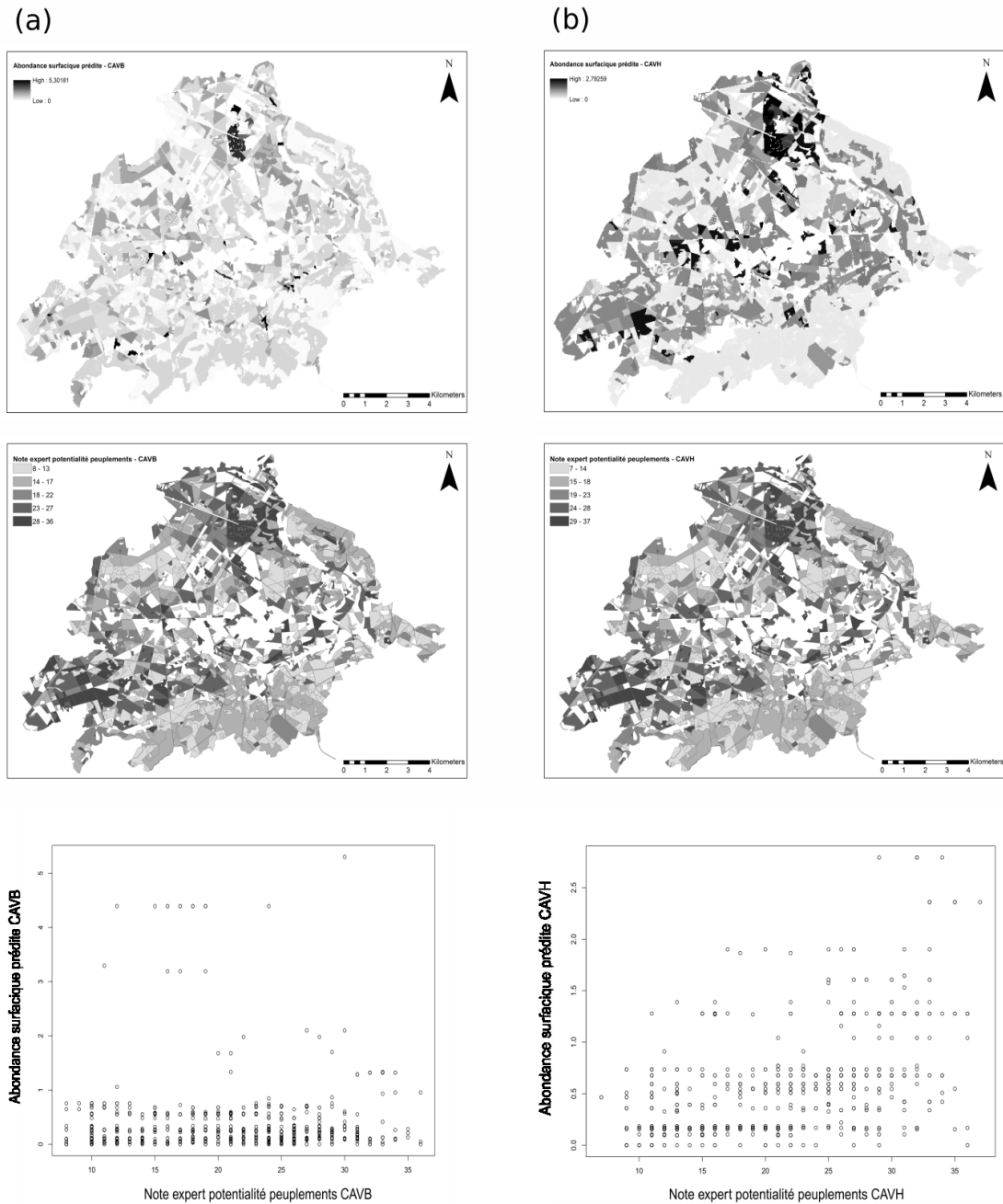


Figure 10. Comparaison de la prédiction des cavités obtenues via une stratégie par « expertise » et une stratégie par « modélisation statistique »

La figure présente les cartes de distribution potentielle des CAVB (a) et CAVH (b) obtenues via la stratégie par « modélisation statistique » (haut) et par « expertise » (bas). Le graphique représente l'abondance surfacique prédite par les modèles statistiques en fonction de la potentialité des différents types de peuplements à générer des cavités déterminée par expertise (note variant de 8 à 36 pour CAVB et de 7 à 37 pour CAVH)

L'évaluation du modèle a été effectuée en considérant les prédictions quantitatives (abondance surfacique) mais également qualitatives (occurrence). Les données d'occurrence (présence/absence) ont été obtenues en suivant la procédure suivante: (i) transformation de l'abondance en probabilité d'occurrence, (ii) utilisation de courbe ROC pour définir un seuil au-

dessus duquel les valeurs prédites seront arrondies à 1 et donc considérées comme des données de présence; en dessous de ce seuil les valeurs seront arrondies à 0 et donc considérées comme des données de présence. Ce seuil a été optimisé de façon à maximiser le taux de vrai positif tout en minimisant le taux de faux positif.

Concernant l'abondance, le pouvoir prédictif du modèle a été analysé en comparant les données prédites avec les données observées, via le calcul de trois métriques :

- (i) l'erreur quadratique moyenne (*Root Mean Square Error* ; RMSE) associée à un intervalle de confiance à 95% (IC_{95%}) ;
- (ii) la moyenne des résidus associée à une erreur standard (SE) permettant d'identifier un biais systématique – i.e. différence moyenne entre les valeurs observées et les valeurs prédites ;
- (iii) un indice de corrélation non paramétrique (Spearman) associé à un test statistique permettant d'évaluer la corrélation entre le rang des valeurs prédites et celles observées.

Cette procédure a été appliquée à la fois pour les valeurs prédites à partir du modèle calibré ainsi que pour les valeurs obtenues à partir d'un modèle nul – i.e. incluant uniquement l'intercept donc fournissant une valeur prédite unique correspondant à l'abondance moyenne des données observées.

Pour les trois types de cavité (CAVH, CAVB et PIC), le RMSE obtenus à partir du modèle calibré était similaire à celui du modèle nul (Tableau 6) suggérant ainsi une performance prédictive relativement médiocre. Par ailleurs, un biais significatif (pas d'intersection de la SE avec 0) positif a été mis en évidence pour les CAVH et CAVB (0.96 ± 0.03 et 0.57 ± 0.03 , respectivement) soulignant que le modèle calibré avait tendance à sous-estimer les abondances. A l'inverse, un fort biais significatif négatif a été détecté pour les PIC (-2.48 ± 1.41) soulignant une surestimation des abondances prédites par le modèle calibré (Tableau 6). En outre, une corrélation significative positive entre le rang des valeurs prédites et celles observées a été détectée pour les PIC alors qu'elles n'étaient pas significatives pour CAVH et CAVB.

Concernant l'occurrence, à partir de la courbe ROC nous avons calculé la proportion de surface correctement classée (*Area Under Curve*, AUC), qui a ensuite été comparée avec l'AUC du modèle nul (i.e. AUC = 0.5). L'exactitude des prédictions a été évaluée à partir du taux d'erreur incluant le taux de faux positif (inverse de la sensibilité) et le taux de faux négatif (inverse de la spécificité). Les valeurs d'AUC obtenues étaient supérieures à 0.5 (AUC_{CAVH} = 0.75, AUC_{CAVB} = 0.75, AUC_{PIC} = 0.82 ; Figure 11) signifiant que les prédictions obtenues avec le modèle calibré étaient meilleures que celles obtenues avec le modèle nul. Un taux d'erreur particulièrement élevé a été mis en évidence pour les CAVB (76.6%), exclusivement représenté par le taux de faux positif. En revanche, le taux d'erreur était nettement plus faible pour les PIC (30%) répartis de

façon quasi-équivalente entre faux positifs et faux négatifs ainsi que pour CAVH (40%), principalement représenté par le taux de faux positifs (Figure 11). Par ailleurs, la prise en compte de l'autocorrélation spatiale dans la calibration du modèle n'a pas entraîné de modification du taux d'erreur (i.e. 40 %).

Tableau 6. Résultat de l'évaluation de la performance prédictive des modèles (GLMs) en termes d'abondance pour trois types de cavités obtenue via un jeu de données indépendants de la calibration

		RMSE [IC _{95%}]	Biais $\pm$ SE	Cor
Modèle calibré (Y~X)				
	CAVB	0.69 [0.52 : 0.84]	0.57 $\pm$ 0.03	0.29 ns
	CAVH	1.39 [1.33 : 1.45]	0.96 $\pm$ 0.03	0.26 ns
	PIC	6.87 [6.20 : 7.48]	-2.48 $\pm$ 1.41	0.43 *
Modèle nul (Y~1)				
	CAVB	0.49 [0.46 : 0.52]	0.34 $\pm$ 0.004	NA
	CAVH	0.76 [0.71 : 0.80]	0.05 $\pm$ 0.02	NA
	PIC	7.72 [7.00 : 8.38]	-3.67 $\pm$ 1.59	NA

RMSE (erreur quadratique moyenne) ; IC_{95%} (intervalle de confiance à 95%) ; SE (erreur standard) ; CAVH (cavités hautes) ; CAVB (cavités basses) ; PIC (Loges de pic) ; Cor (corrélation de Spearman). P-value * 0.01 < P < 0.05; ns : non significatif

Globalement, l'ensemble des résultats indique une performance prédictive relativement médiocre en termes d'abondance mais qui apparaît meilleure pour les données d'occurrence, au moins pour certains types de cavité (CAVH et PIC). En effet, le taux d'erreur dans l'affectation de la présence de cavité par hectare, était relativement faible pour les loges de pics et les cavités hautes (< 40%) en comparaison des cavités basses (> 75%). Il apparaît donc raisonnable de dégrader l'ambition de la prédiction (i.e. en occurrence plutôt qu'en abondance) afin de garder une performance prédictive correcte.

Ces résultats renforcent l'idée, que les micro-habitats sont des structures difficiles à prédire notamment du fait que leur apparition est associée à des événements fortement stochastiques (par ex. tempête, foudre ou dommages mécaniques à l'origine de blessures, lésions sur l'arbre). Ainsi, l'utilisation de variables factorielles décrites à faible résolution spatiale (i.e. échelle de peuplement) apparaît relativement limitée pour rendre compte de cette stochasticité. Par exemple, la variable « tempête » inclut uniquement trois modalités. Il est évident que l'impact de ce type d'évènement sur les micro-habitats (notamment le bois mort) serait mieux décrit à une résolution plus fine permettant, entre autres, de représenter les couloirs de vent. Plus généralement, la résolution spatiale des prédicteurs apparaît être une limite importante du modèle, dans la mesure

où il ne permet pas de caractériser l'hétérogénéité à l'intérieur des peuplements. Dans ce contexte, l'utilisation de données LiDAR est une voix prometteuse pour palier à cette limite, du fait qu'il est possible d'extraire des prédicteurs à haute résolution spatiale sur de grandes étendues spatiales (au moins à l'échelle du massif). Pour l'instant, cela a été utilisé avec succès pour le bois mort (par ex. Bater et al. 2007; Pesonen et al. 2008; Martinuzzi et al. 2009) mais reste à tester sur d'autres types de micro-habitats, tels que les cavités.

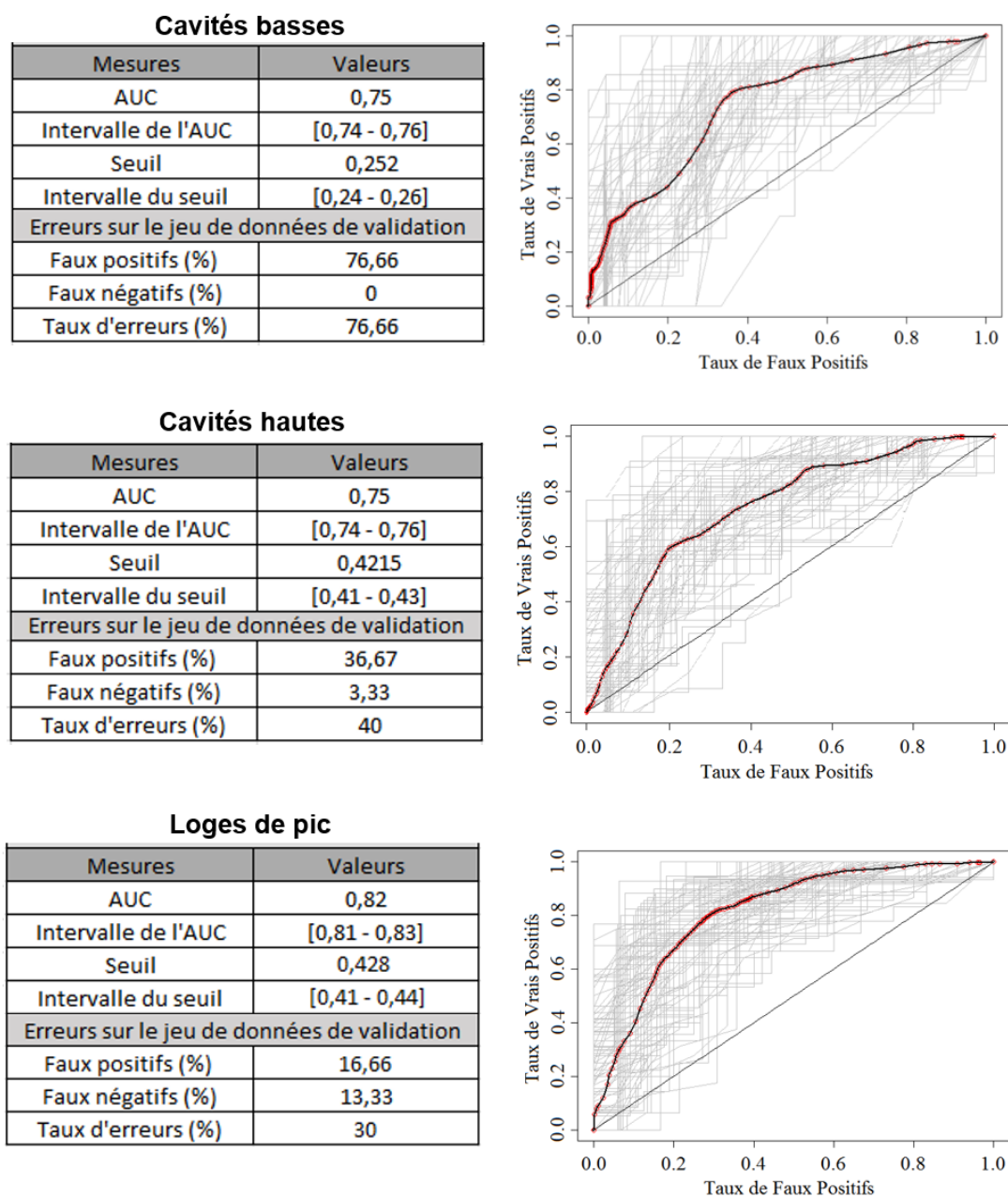


Figure 11. Résultat de l'évaluation de la performance prédictive des modèles statistiques en termes d'occurrence pour trois types de cavités obtenue via un jeu de données indépendants de la calibration

La figure présente les courbes ROC, les valeurs d'AUC et intervalles de confiance associés ainsi que les taux d'erreur (pourcentage de faux positif et faux négatif)

A noter, par ailleurs, que les résultats des performances prédictives présentés dans ce chapitre ont été obtenus en se basant sur un jeu de données indépendant de celui utilisé pour la calibration (données de validation). Or, les résultats obtenus par validation croisée (ré-échantillonnage du jeu de données de calibration) indiquent des performances prédictives supérieures (voir résultats de cette méthode en Annexe 3.2). Cela peut s'expliquer par un éventuel biais méthodologique entre l'acquisition des données de calibration (2016) et celle des données de validation (2018). En effet, la détection des micro-habitats est particulièrement difficile à partir d'observations effectués au sol (Paillet et al. 2017), fortement dépendante de l'expérience des observateurs et potentiellement des conditions météorologiques pouvant réduire la visibilité et donc leur détectabilité. Par exemple, dans notre étude, les opérateurs étaient différents entre l'échantillonnage réalisé en 2016 et celui effectué en 2018.

Bien qu'il soit possible d'évaluer les performances prédictives d'un modèle vis-à-vis d'un patron biologique défini, il est important de garder en tête que les modèles ne peuvent pas être testés comme étant vrai ou faux (Guisan and Zimmermann 2000). La « crédibilité » d'un modèle doit toujours être évaluée en regard des objectifs de l'étude et des perspectives d'application (Guisan and Zimmermann 2000). Dans notre cas, l'utilisation de ces modèles prédictifs avait pour objectif de caractériser la potentialité des peuplements à générer des micro-habitats. En effet, nous souhaitons obtenir une classification (ordination) des peuplements vis-vis de leur potentialité à générer des micro-habitats. En d'autres termes, l'interprétation des données prédites se fait donc en termes « relatifs » plutôt que de façon « absolue ». De ce fait, bien que l'occurrence soit une information moins précise que l'abondance, elle apparaît suffisante au vu de nos objectifs.

La cartographie des micro-habitats basée sur une approche prédictive par modélisation statistique s'accompagne d'un coût important lié à l'acquisition d'un grand nombre de données (relevés des micro-habitats sur le terrain) requis pour la calibration des modèles statistiques. L'émergence et le développement rapide des nouvelles technologies de télédétection offre des perspectives intéressantes pour cartographier les micro-habitats à grandes échelles spatiales. Néanmoins, cela exige souvent un haut niveau de technicité et de fortes capacités numériques pouvant limiter l'application de ce type d'approche. Pour certains types de micro-habitat dont les déterminants sont relativement bien connus, la stratégie par expertise peut se relever être une alternative intéressante, plus économique et plus accessible que la modélisation statistique. Afin d'éviter la subjectivité souvent associée aux approches par expertise, la connaissance de multiples experts pourrait – et devrait – être mobilisée, ceci dans le but de limiter l'incertitude des résultats de l'expertise (Drew et al. 2011).

1.2.3 Perspectives d'application des outils cartographiques pour étudier la réponse de la biodiversité lignicole à la disponibilité en micro-habitats

Dans cette section, nous avons vu qu'il est possible de cartographier les micro-habitats des espèces lignicoles soit de façon spatialement explicite, notamment par détection directe via des inventaires de terrain, soit via des outils statistiques permettant de prédire la distribution spatiale des micro-habitats sur une grande superficie, au prix d'une perte de résolution. Ce compromis entre résolution et étendue spatiale, va avoir des implications sur la nature des études qu'il est possible de conduire pour évaluer la réponse de la biodiversité à la disponibilité de leur micro-habitats.

1.2.3.1 Cartographie spatialement explicite des micro-habitats

En termes d'application à des analyses de biodiversité, la cartographie à haute résolution va permettre l'étude des processus de colonisation/extinction de ces micro-habitats par les espèces lignicoles, notamment via la modélisation de dynamique métapopulationnelle. Dans le cadre de cette thèse, nous avons évalué la dynamique d'occupation de *Dicranum viride*, une bryophyte corticole qui se développe à la base des troncs d'arbres vivants, principalement d'essence feuillue (voir Chapitre 3). Cependant, ce type d'approche mécaniste espèce-centrée, basée sur une caractérisation explicite de la distribution des micro-habitats, s'accompagne d'une double limite – écologique et spatiale. En effet, cela nécessite d'une part d'avoir une connaissance autoécologique suffisante pour identifier les micro-habitats pertinents de l'espèce d'intérêt. D'autre part, l'étude de la dynamique d'occupation d'une espèce nécessite de pouvoir tracer explicitement ce micro-habitat dans le temps et l'espace. Or, il n'est pas envisageable de mettre en œuvre une cartographie spatialement explicite sur l'ensemble d'un massif forestier, en raison de coût très élevé pour cartographier exhaustivement les micro-habitats à cette échelle, ce qui de toute façon ferait émerger des limites numériques, notamment pour le calcul d'indice de connectivité complexe, basés sur la théorie des graphes.

1.2.3.2 Cartographie prédictive de l'occurrence des micro-habitats

A l'échelle du massif, nous avons présenté une méthode basée sur des outils de modélisation permettant de prédire la distribution spatiale des micro-habitats sur l'ensemble du massif de Compiègne, à partir d'un ensemble de facteurs décrits à cette échelle – notamment des variables sylvicoles qui sont disponibles et facilement accessibles dans les plans d'aménagement forestier. Cette caractérisation « autécologique » du paysage forestier présente plusieurs avantages: (i) prise en considération de la probabilité d'occurrence des micro-habitats en tout point du massif ce qui permet d'obtenir représentation « graduelle » du paysage – par opposition à une représentation « binaire » (Figure 6) ; (ii) caractérisation de la distribution spatiale des micro-habitats avec une

précision identique à n'importe quelle échelle spatiale, évitant ainsi un biais que l'on retrouve fréquemment dans les études de la fragmentation forestière sur la biodiversité (Sverdrup-Thygeson et al. 2014). Néanmoins, l'augmentation de l'étendue spatiale s'accompagne d'une perte de résolution (i.e. occurrence des micro-habitats prédite par unité de surface), ce qui va avoir des conséquences sur les analyses de biodiversité. En effet, dans ce cas, seules des approches corrélatives peuvent être mobilisées permettant d'évaluer la réponse des patrons d'occurrence (distribution des espèces) à la répartition de leur micro-habitat. Par ailleurs, étant donné que cette méthode statistique permet de prédire simultanément l'occurrence de plusieurs types de micro-habitats, il est alors possible d'évaluer la réponse des communautés d'espèces qui peuvent être inféodées à différents micro-habitats. Dans le cadre de cette thèse, nous avons analysé la réponse des communautés de coléoptères saproxyliques à la disponibilité de leurs micro-habitats à différentes échelles spatiales (voir Chapitre 2 ; Annexe 2 – Article 2).

2. Pourquoi et comment sélectionner des paysages pour évaluer l'effet de la disponibilité en micro-habitats à plusieurs échelles spatiales sur la biodiversité ?

Dans cette section, après avoir comparé les avantages et inconvénients de deux approches fréquemment utilisées en écologie du paysage – i.e. « buffer » vs « fenêtres paysagères » – pour analyser la réponse de la biodiversité à la structure du paysage, nous présentons le dispositif d'étude hiérarchique mis en place en forêt de Compiègne pour évaluer l'effet de la quantité et de l'agrégation des micro-habitats sur la diversité des communautés de coléoptères saproxyliques à différentes échelles spatiales (voir Chapitre 2 ; Annexe 2 – Article 2). Ce dispositif s'appuie sur la cartographie prédictive « diffuse » de l'occurrence des micro-habitats présentée dans la section précédente.

2.1 Approches « buffer » vs « fenêtre paysagère » : intérêt et limites de leur utilisation en écologie du paysage

2.1.1 Compromis relatif à la répartition spatiale des unités d'échantillonnage

Deux approches sont classiquement appliquées en écologie du paysage qui se différencie notamment dans la répartition spatiale des unités (sites) d'échantillonnage (Brennan et al. 2002). L'approche « *patch focal* » (semis de point) a pour objectif d'échantillonner un grand nombre de sites indépendants, autour desquels les métriques paysagères (par ex. quantité, agrégation des habitats) seront mesurées, permettant ainsi de maximiser la représentation du paysage. En revanche, avec une approche « *multi-patch* » (fenêtre paysagère) un faible nombre de paysages sera sélectionné, mais chacun d'entre eux inclura plusieurs sites d'échantillonnage. Ces deux approches apparaissent complémentaires dans la mesure où elles permettent d'obtenir des informations différentes mais tout aussi essentielles pour comprendre la réponse de la biodiversité à la structure du paysage.

L'approche « *patch-focal* » est principalement utilisée pour la mise en évidence des échelles d'effet (Brennan et al. 2002). La variable réponse de biodiversité (par ex. occurrence, abondance, richesse spécifique) est échantillonnée dans un ensemble de sites indépendants, tandis que la structure du paysage est mesurée dans une série de zones tampon spatialement emboîtées (rayon croissant) autour de chaque site. Dans ce cas, seule la diversité- α (i.e. diversité à l'échelle des sites d'échantillonnage) pourra être mesurée (voir la synthèse de Thornton et al. 2011). À l'inverse, l'approche « *multi-patch* » permet d'évaluer la réponse de plusieurs composantes de diversité : diversité- β (i.e. diversité entre les sites dans une fenêtre paysagère donnée) et diversité- γ (i.e. diversité totale au sein de la fenêtre paysagère – par ex. richesse spécifique cumulée de l'ensemble des sites d'échantillonnage présent dans chaque fenêtre). À ce jour, peu d'études empiriques ont évalué l'effet de la structure du paysage forestier sur différentes composantes de la diversité (mais voir par ex. Rubene et al. 2015 pour les hyménoptères en contexte forestier). Pourtant, l'étude des différentes composantes hiérarchiques de la diversité (α , β , γ) est essentielle pour mieux comprendre la réponse des espèces à la structure du paysage et élucider le lien entre la diversité locale et régionale (Tscharntke et al. 2012). Si l'augmentation de l'agrégation des habitats semble favoriser la diversité locale α , elle peut aussi conduire à une diminution de la diversité β – i.e. une homogénéisation des communautés d'espèces – qui peut se traduire par un effet variable sur la diversité régionale γ (Loreau 2000; Mouquet and Loreau 2003). Sans ces informations, les stratégies de conservation pourraient être inefficaces puisqu'elles ne parviendraient pas à optimiser la diversité à de grandes échelles spatiales.

2.1.2 Sélection de paysages : vers une approche « semi-expérimentale »

Distinguer l'effet relatif de la quantité ou de la configuration des habitats représente actuellement une question majeure, tant en écologie du paysage qu'en biologie de la conservation (Fahrig 2003). Une difficulté provient du fait que ces deux paramètres sont naturellement fortement corrélés, rendant ainsi difficile la mise en évidence de leurs effets respectifs – i.e. en raison d'un problème de multi-colinéarité dans les analyses statistiques (Ewers and Didham 2006). Une stratégie serait alors de conduire des études expérimentales permettant de faire varier artificiellement les variables d'intérêt (par ex. Johansson et al. 2007; Seibold et al. 2017). Cependant, ce type d'étude peut se révéler assez coûteux et sa mise en œuvre restreinte à de faibles étendues spatiales. Des approches « semi-expérimentales » ont alors été proposées. L'idée est de sélectionner des paysages non chevauchants, en suivant une procédure permettant de minimiser les corrélations entre les métriques paysagères d'intérêt et donc d'évaluer leurs effets respectifs sur la biodiversité (Pasher et al. 2013). Dans l'idéal, la sélection des paysages devrait s'effectuer selon un double gradient orthogonal de « quantité » vs « configuration » des habitats. Néanmoins, ce type de sélection reste difficile à mettre en œuvre en conditions (semi-)naturelles au vu de la forte corrélation entre les deux métriques. Face à ce constat, il a été suggéré qu'au lieu de se

concentrer sur l'influence relative de ces deux métriques paysagères, les études en écologie du paysage devraient plutôt s'intéresser à l'identification des portions du gradient de quantité d'habitat où les effets de configuration sont les plus susceptibles d'être observés. En ce sens, le modèle conceptuel de « quantité d'habitat intermédiaire » proposé par Villard and Metzger (2014) prédit que la configuration des habitats devrait potentiellement avoir une plus grande variabilité et donc une forte influence sur les espèces à des valeurs « intermédiaires » de quantité d'habitat. Plus spécifiquement, ce modèle stipule qu'en deçà d'un certain seuil de quantité d'habitat l'espèce cible ne pourra persister (i.e. seuil d'extinction) ; au-delà d'un second seuil, seule l'augmentation de la quantité aura un effet car l'habitat est trop abondant pour être réellement fragmenté (i.e. seuil de fragmentation) ; entre ces deux seuils, à la fois la quantité et la configuration peuvent avoir un effet sur l'occurrence/abondance de l'espèce cible.

2.2 Application de la sélection de fenêtres paysagères au sein du massif forestier de Compiègne

L'un des objectifs de cette thèse était d'évaluer l'effet de la quantité et de l'agrégation des micro-habitats sur les patrons de diversité des coléoptères saproxyliques à différentes échelles spatiales (voir Chapitre 2 ; Annexe 2 – Article 2). Dans cette optique, d'après les réflexions méthodologiques présentées ci-dessus, nous avons mis en place un dispositif semi-expérimental hiérarchique permettant de coupler l'approche « *multi-patch* » avec l'approche « *patch focal* ». En d'autres termes, nous avons mis en œuvre une procédure permettant de sélectionner des fenêtres paysagères – représentatives d'un gradient d'agrégation, indépendant de la quantité de micro-habitats – au sein desquelles la disponibilité en micro-habitats a été quantifiée dans des zones tampons de différentes superficies, centrées sur les sites d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques (Figure 12). Cette procédure – qui repose sur la cartographie prédictive de l'occurrence micro-habitats sur le massif de Compiègne (voir la section précédente) – peut être décomposée en trois étapes successives.

2.2.1 Regroupement des micro-habitats sous forme de « trame »

Etant donné qu'il n'est pas envisageable de mettre en œuvre un dispositif d'étude indépendant pour chacun des micro-habitats cartographiés (voir la section 1.2.2 ; Tableau 3), nous avons effectué un regroupement basé sur un critère « écologique » – i.e. regroupement de micro-habitats pertinents vis-à-vis des exigences écologiques connues des coléoptères saproxyliques – et un critère « statistique » – i.e. groupe composé de micro-habitats présentant une forte colinéarité d'après une analyse de partitionnement (Annexe 2 – Fig. A2a). Cette procédure nous a permis de définir deux groupes distincts (appelés « trames » dans le reste du manuscrit) de micro-habitats : (i) la trame des « cavités » et (ii) la trame des « bois mort-polypores ». Concrètement, ce regroupement a été effectué en additionnant les probabilités d'occurrence de chaque micro-habitat

(valeur comprise entre 0 et 1). Par exemple pour la trame des cavités, nous avons additionné la probabilité d'occurrence des cavités hautes et basses ainsi que des loges de pic. Ce regroupement, basé sur les probabilités d'occurrence, a permis d'effectuer une « mise à l'échelle » des différents micro-habitats qui présente naturellement des densités variables (par ex. la densité prédite des loges de pic atteignait la valeur maximale de 8.26 alors qu'elle était de seulement 4.39 pour les cavités de tronc). La valeur obtenue correspond donc à la potentialité de chaque pixel à générer des micro-habitats (i.e. « capacité d'accueil ») et reflète une mesure de la « qualité » potentielle de chaque pixel. Les valeurs maximales sont atteintes lorsque le pixel est susceptible d'avoir une probabilité d'occurrence élevée pour tous les micro-habitats inclus dans la trame. Au final, nous avons obtenu deux cartes matricielles, l'une pour les cavités et l'autre pour les bois mort-polypores (Annexe 2 – Fig. A2b).

2.2.2 Calcul de métriques et sélection de paysages via la méthode des « fenêtres glissantes »

En se basant sur ces cartes matricielles, nous avons fait glisser avec un pas de 150 m, des fenêtres paysagères de 5 km × 5 km (500 ha) sur l'ensemble de la forêt de Compiègne. Au sein de chacune de ses fenêtres, deux indices de structure du paysage ont été calculés : un indice de quantité (Q) et un indice d'agrégation ($A.FEN$) des micro-habitats. La quantité ($Q.FEN$) a été calculée en additionnant la valeur de la capacité d'accueil (a) de chaque pixel de 30 m × 30 m, inclus dans la fenêtre (Eq. 1).

$$(Eq. 1) \quad Q.FEN = \sum_{i=1}^n a_i$$

L'agrégation a été calculée en se basant sur l'indice de probabilité de connectivité (PC; Saura and Pascual-Hortal 2007) issu de la théorie des graphes. Cet indice a permis de calculer la connectivité entre deux pixels (*pixel i et j*) au sein d'un paysage ayant une quantité de micro-habitat ($Q.FEN$), en tenant compte de la capacité d'accueil de tous les paires de pixels ($a_i \times a_j$), pondérée par la probabilité de dispersion entre ces taches (p_{ij}) (Eq. 2).

$$(Eq. 2) \quad A.FEN = \frac{1}{Q.FEN^2} \sum_i^n a_i \times \sum_{j \neq i}^n a_j \times p_{ij}(D)$$

Cet indice est équivalent à la probabilité que deux individus tirés au hasard dans la zone d'étude entrent en contact. Le noyau de dispersion est exprimé via une fonction inverse (D) qui prend en compte à la fois la distance euclidienne entre les paires de pixels (d_{ij}) et un paramètre de dispersion (α) utilisé pour calibrer la décroissance de la courbe (Eq. 3).

$$(Eq. 3) \quad D = \frac{1}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\alpha}\right)}$$

Le paramètre α été fixé à 5, ce qui signifie que la probabilité de dispersion est réduite de moitié ($p = 0.5$) lorsque la distance entre les paires de pixels est égale à 150 m (5×30 m).

Dans l'ensemble, cette procédure a permis de caractériser la structure du paysage à l'intérieur de 3005 fenêtres de 500 ha – i.e. 2.25×2.25 km (Annexe 2 – Fig. A2c). Parmi toutes ces fenêtres potentielles, seize d'entre elles ont été sélectionnées – huit pour la trame « cavités » et huit pour la trame « bois mort-polypores » – en suivant le modèle conceptuel proposé par Villard and Metzger (2014). En effet, la sélection a été réalisé afin de satisfaire les deux critères suivants : (i) quantité de micro-habitats fixée à un niveau intermédiaire par rapport à l'existant dans la forêt de Compiègne et (ii) degré d'agrégation des micro-habitats contrasté (Annexe 2 – Fig. A2d). A noter que nous avons veillé à répartir les fenêtres sélectionnées pour chaque trame sur l'ensemble de la forêt. En revanche, étant donné que les analyses ont été conduites indépendamment pour chaque trame, nous avons autorisé un chevauchement des fenêtres sélectionnées pour la trame « cavités » et celles sélectionnées pour la trame « bois mort-polypores » (Figure 12).

2.2.3 Caractérisation de la disponibilité en micro-habitats à l'intérieur des paysages

Ces deux indices de structure du paysage (quantité et agrégation des micro-habitats) ont également été calculés au sein de zone tampon et placette, centrées sur chacun des 48 sites d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques, tous localisés au sein de futaies régulières matures de chêne ou hêtre à l'intérieur des seize fenêtres paysagères.

L'indice de quantité ($Q.BUF$) a été calculé en additionnant la valeur de chaque pixel inclus dans une zone tampon de 26 ha – i.e. $510 \text{ m} \times 510 \text{ m}$ (Eq. 1). L'indice d'agrégation ($A.BUF$) a été calculé uniquement entre le pixel central i (site d'échantillonnage) et tous les autres pixels j de la fenêtre (Eq. 4).

$$(Eq. 4) \quad A.BUF = \frac{a_i \times \sum_{j \neq i} a_j \times p_{ij}(D)}{Q^2}$$

Dans le but de calculer cet indice sur une superficie équivalente à la zone tampon de 26 ha, nous avons utilisé un paramètre de dispersion $\alpha = 8$. Ainsi, les pixels situés à une distance inférieure à 240 m (8×30 m) du pixel central – ce qui équivaut à une zone tampon carré de $480 \text{ m} \times 480 \text{ m}$ – contribuent de façon significative à la valeur de l'indice, alors que ceux situés au-delà de cette

distance sont également inclus dans le calcul mais avec une contribution marginale qui devient (rapidement) négligeable pour les pixels très éloignés.

En outre, la quantité de micro-habitats a également été mesurée au sein de placettes de 1 ha par des relevés terrain réalisés en 2016 par deux opérateurs (C. Moliard et B. Nusillard). Le protocole était similaire à celui présenté dans la première section de ce chapitre (1.1), à la différence que seuls les « gros » bois mort (i.e. diamètre ≥ 30 cm) ont été inventoriés et que le recensement des DMH a été restreint aux cavités et polypores. A partir de ces relevés, nous avons obtenu directement une mesure de la densité (nombre/ha) de ces trois items – i.e. « gros » bois mort (sans distinction en termes de position et stade de décomposition), cavités et polypores. Etant donné que ces micro-habitats n'ont pas été spatialisés sur le terrain (coordonnées GPS non enregistrées), l'indice d'agrégation n'a pu être calculé à cette échelle.

2.2.4 Perspectives pour évaluer la réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité en micro-habitats à plusieurs échelles spatiales

L'ensemble de cette procédure nous a permis de mettre en œuvre un double dispositif hiérarchique – un pour les cavités ; un autre pour le bois mort-polypores – chacun constitué de huit fenêtres paysagères de 500 ha, représentant un gradient d'agrégation des micro-habitats cibles, mesuré indépendamment de la quantité. Dans chacune des huit fenêtres, la disponibilité en micro-habitats a été quantifiée au sein de zone tampon (26 ha et 1 ha) centré sur les sites d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques (Figure 12). Outre l'évaluation de l'effet de la structure du paysage (quantité et agrégation des micro-habitats) sur différentes composantes de diversité (α , β , γ) des communautés de coléoptères saproxyliques, ce dispositif d'étude, constitué de trois échelles spatiales emboîtées, permet une exploration des échelles de réponse des espèces. Les résultats de cette étude font l'objet d'une publication internationale (Annexe 2 – Article 2) et sont présentés en français dans le chapitre 2.

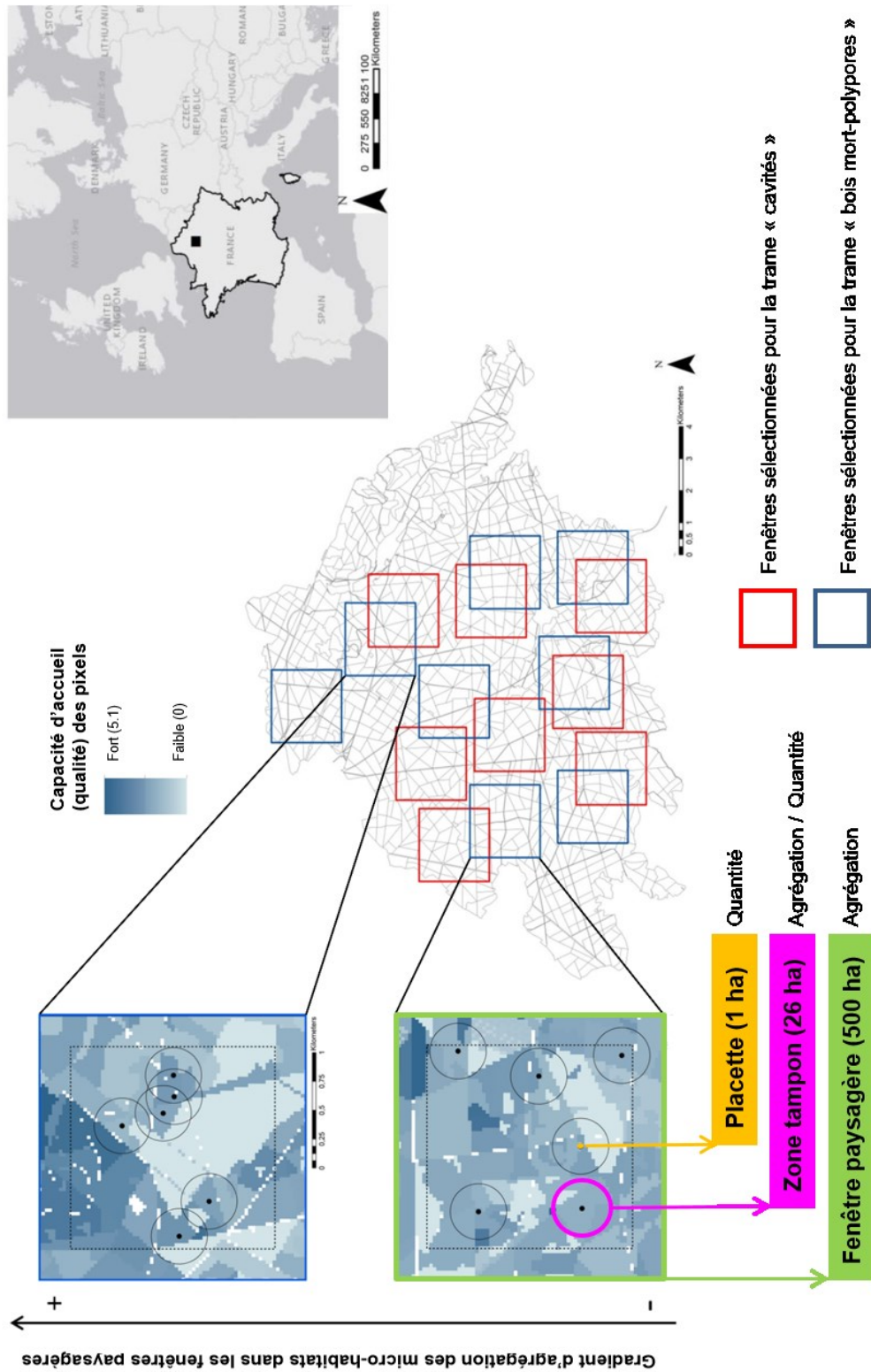


Figure 12. Présentation du dispositif étude 2 : échantillonnage hiérarchique mis en place en forêt de Compiègne pour évaluer la réponse des coléoptères saproxyliques à la quantité/agrégation des micro-habitats à trois échelles spatiales emboîtées

CHAPITRE 2

Effet de la disponibilité des micro-habitats à de multiples échelles spatiales sur les communautés de coléoptères saproxyliques

CHAPITRE 2. Effet de la disponibilité des micro-habitats à de multiples échelles spatiales sur les communautés de coléoptères saproxyliques

Résumé

Comprendre comment les patrons de diversité sont affectés par la disponibilité des habitats est une question centrale en écologie du paysage. Cependant, peu d'informations sont actuellement disponibles concernant les échelles de réponse des espèces saproxyliques à la structure du paysage (quantité et agrégation des micro-habitats). Dans ce chapitre, nous présentons deux dispositifs d'étude (voir les publications associées à ces travaux ; Annexe 1 et 2) mis en œuvre pour évaluer et comparer la réponse entre différentes guildes de coléoptères saproxyliques à la quantité et à l'agrégation des micro-habitats (bois mort et dendro-microhabitats) à différentes échelles spatiales. Après avoir rappelé l'importance de la dispersion dans la compréhension des échelles de réponse des espèces, nous proposons d'utiliser une approche théorique basée sur la stabilité temporelle des micro-habitats afin de prédire la capacité de dispersion de différentes guildes de coléoptères – i.e. les espèces associées à des micro-habitats stables sont supposés avoir des capacités de dispersion plus faible que celles associées à des micro-habitats plus éphémères. Ainsi nous faisons l'hypothèse d'un gradient d'échelle de réponse entre guildes associées à des micro-habitats plus ou moins stables en raison de capacités de dispersion contrastés – i.e. du plus stable au plus éphémère : cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages (respectivement des espèces les moins au plus dispersives).

Concernant les aspects méthodologiques, dans la première étude, le dispositif était constitué de 81 sites d'échantillonnage localisés dans 27 futaies matures de chêne, réparties au sein de 11 massifs forestiers ; la caractérisation des micro-habitats a été effectuée dans des placettes de 1 ha. Dans la seconde étude, conduite en forêt domaniale de Compiègne, nous avons mis en place un double dispositif constitué de 48 sites d'échantillonnage, localisés dans des futaies matures de chênes ou hêtres et regroupés au sein de 8 fenêtres paysagères ; la quantité et l'agrégation des micro-habitats a été calculé à trois échelles spatiales – fenêtre paysagère de 500 ha, zone tampon de 26 ha, placette de 1 ha (voir Chapitre 1 – section 2.2).

Globalement, les résultats mettent en évidence une réponse partielle des coléoptères saproxyliques à la quantité et la diversité du bois mort et des dendro-microhabitats à l'échelle locale (1 ha) puisque seules les espèces cavicoles ont montré une réponse marginale. Les résultats obtenus dans la seconde étude ont confirmé la variabilité des échelles de réponse des coléoptères saproxyliques. Plus spécifiquement, nous avons trouvé des échelles cohérentes avec le gradient de stabilité des micro-habitats : plus les espèces sont associées à un micro-habitat stable plus elles répondent à la structure du paysage à de petites échelles spatiales. L'analyse de la diversité- β (i.e. dissimilarité des communautés à l'intérieur d'une fenêtre) et du taux d'occupation moyen des sites en fonction de l'agrégation des micro-habitats dans les fenêtres paysagères nous a permis d'appuyer l'idée que la dispersion constitue un déterminant important des échelles de réponse. Nous discutons de l'apport du concept de stabilité des habitats pour la compréhension des échelles de réponse des coléoptères à la structure du paysage et concluons sur les limites des approches corrélatives, centrées sur les patrons de diversité des communautés et l'intérêt de la mise en œuvre d'approches plus mécanistes, espèce-centrées, pour estimer plus directement l'effet de la dispersion sur la dynamique d'occupation des espèces.

1. Introduction

La disponibilité en habitat est reconnue comme l'un des principaux déterminants de l'occurrence et de l'abondance d'une espèce sur un site donné. En ce sens, des études ont déjà mis en évidence un effet positif de l'augmentation de la quantité/diversité des micro-habitats sur la biodiversité lignicole. Par exemple, Bouget et al. (2014a) ont montré que les principaux déterminants de la diversité de ces espèces, à l'échelle locale (i.e. placette de 1 ha) dans les forêts tempérées étaient : (i) la diversité du bois mort, (ii) la densité de dendro-microhabitats – notamment cavités et polypores et (iii) l'ouverture de la canopée. Cependant, les relations observées peuvent être ambiguës et complexes. En effet, des inconsistances sont observées entre différents contextes forestiers, comme cela a déjà été souligné par Lassaue et al. (2011). En outre, des réponses contrastées ont été mises en évidence entre différents groupes taxinomiques (par ex. Müller et al. 2007; Paillet et al. 2018) mais également entre espèces au sein d'un même groupe taxinomique, tel que c'est le cas pour les coléoptères saproxyliques (par ex. une réponse différente a été observée entre les espèces rares et l'ensemble de la communauté d'espèces ; Bouget et al. 2014a).

Ces études mettent en exergue la variabilité de réponse des espèces lignicoles à la disponibilité en micro-habitats. Afin d'améliorer notre compréhension des mécanismes de réponse à la disponibilité en micro-habitats et ainsi pouvoir formuler des préconisations pertinentes pour l'exploitation forestière ainsi que des stratégies de conservation de la biodiversité adaptées, il est important dans un premier temps, d'identifier et de caractériser finement les préférences autécologiques des espèces. En effet, une mauvaise caractérisation des micro-habitats pourrait conduire à une interprétation erronée de la réponse des espèces (Lindenmayer and Fischer 2013; Fahrig 2013; Miguet et al. 2016).

Par ailleurs, il est reconnu depuis longtemps que l'échelle à laquelle les analyses sont effectuées peuvent influencer la détection des effets environnementaux sur la biodiversité (Wiens 1989; Levin 1992; Wheatley and Johnson 2009) et donc conditionner la mise en évidence d'une relation significative entre disponibilité en micro-habitats et biodiversité lignicole. Cependant, les échelles auxquelles les variables de quantité/agrégation des habitats ont le plus fort effet sur la biodiversité – i.e. « échelle d'effet », *sensu* Jackson and Fahrig (2012) – ne sont pas toujours claires. Cela signifie par exemple que, pour une espèce cible, la quantité d'habitat peut avoir un effet significatif fort à une certaine échelle alors qu'elle peut être non significative ou avec un effet négligeable (faible amplitude) à une autre échelle.

En outre, les déterminants des échelles de réponse de la biodiversité à la structure du paysage sont mal connus à l'heure actuelle (Miguet et al. 2016). Parmi plusieurs facteurs, la capacité de

dispersion est considérée comme l'un des plus importants déterminants de la réponse à la structure du paysage à l'échelle des espèces (Hanski 1999) et des communautés (Cadotte 2006). En effet, les organismes très dispersifs devraient pouvoir se déplacer plus librement dans le paysage, leur offrant ainsi la possibilité de coloniser de nouveaux habitats plus éloignés en comparaison des espèces peu dispersives. Ainsi, la variabilité des capacités de dispersion des espèces devrait conduire à des réponses à différentes échelles spatiales. Il apparaît donc important de caractériser la dispersion des espèces cibles lors de l'analyse des échelles d'effet de la disponibilité en micro-habitats sur la diversité des communautés. Cependant, les connaissances actuelles concernant les capacités de dispersion des coléoptères saproxyliques sont limitées à quelques espèces en raison du coût élevé pour acquérir empiriquement ce type d'information. Dans ce contexte, il est donc nécessaire d'identifier des indicateurs (*proxy*) permettant d'estimer la capacité de dispersion pour un grand nombre d'espèces, ceci dans le but d'évaluer le lien entre dispersion et échelle de réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité en micro-habitats.

1.1 Connaître les exigences écologiques des espèces lignicoles: un prérequis essentiel pour étudier la relation entre disponibilité des micro-habitats et biodiversité

De manière générale les espèces lignicoles sont connues pour être sensible à la nature du micro-habitat (Ranius et al. 2015). Par exemple, le diamètre, l'essence, ou encore la position verticale et le stade de décomposition du bois mort sont autant de variables qui vont conditionner la « qualité » du micro-habitat, en fonction des préférences écologiques des espèces (voir introduction générale pour plus de détails). Cependant, les connaissances actuelles concernant les préférences écologiques des organismes lignicoles et leur spécificité vis-à-vis d'un ou plusieurs types de micro-habitats restent encore aujourd'hui relativement lacunaires – déficit d'autant plus renforcé que toutes les espèces ne sont pas connues. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce déficit de connaissance: (i) l'acquisition de données d'occurrence sur le terrain est couteuse et délicate notamment pour espèces rares (Encadré 2) et/ou associée à des stades de vie cryptiques (par ex. Laroche et al. 2018) ; (ii) utilisation de variables catégorielles descriptives des micro-habitats – par ex. essence, classe de diamètre, stade de décomposition) qui peuvent être que partiellement représentatives de la perception multi-sensorielle des espèces et donc de leurs exigences écologiques (Introduction générale ; Encadré 2) ; (iii) difficulté pour distinguer l'importance des caractéristiques abiotiques du micro-habitat vs conditions biotiques (par ex. compétition).

Pourtant, connaître finement les exigences écologiques des espèces d'intérêt est un prérequis essentiel pour mettre en évidence une réponse de la biodiversité saproxylique à la disponibilité en micro-habitats. En effet, une mauvaise caractérisation des micro-habitats pourrait induire une absence de réponse des espèces (Lindenmayer and Fischer 2013; Fahrig 2013; Miguet et al. 2016) notamment dû à une résolution thématique trop grossière qui ne correspond pas aux exigences

des espèces d'intérêts. Ce constat a déjà été mis en évidence dans plusieurs études. Par exemple, Holland et al. (2005) ont étudié l'échelle spatiale de réponse à la quantité d'habitat de 31 espèces de coléoptères saproxyliques (Cerambycidae) en utilisant la proportion de forêt comme indicateur de la disponibilité en habitat. Ces auteurs ont mis en évidence un effet significatif sur les coléoptères saproxyliques polyphages – i.e. généralistes – alors qu'aucun effet n'a été constaté pour les coléoptères oligophages – i.e. généralistes. Ils indiquent que les corrélations seraient probablement plus fortes avec une typologie d'habitat plus fine (forestier vs non forestier). Bergman et al. (2012) ont trouvé des corrélations élevées entre l'occurrence de plusieurs coléoptères saproxyliques du chêne et la distribution de cet habitat (i.e. chêne de gros diamètre ou porteur de cavités) à différentes échelles spatiales. Cependant, pour certaines espèces, malgré un pouvoir statistique élevé, aucune échelle de réponse n'a été mise en évidence. Entre autres explications, ces auteurs suggèrent que ces espèces ont probablement une gamme de substrats plus large que supposée, et serait donc dépendantes d'autres types de micro-habitat présents dans le paysage. Le déficit de connaissances en termes de sélection de micro-habitats et les implications dans la mise en évidence d'effet paysager ont également déjà été soulignés dans la littérature pour les coléoptères saproxyliques pyrophiles (Encadré 5).

1.2 A quelles échelles spatiales les coléoptères saproxyliques répondent-ils à la disponibilité en micro-habitats ?

A ce jour, il a été montré que la structure du paysage affectait les coléoptères saproxyliques à diverses échelles spatiales. Beaucoup d'études ont limité leurs analyses à quelques espèces – par ex. 12 coléoptères Cerambycidae (Holland et al. 2004) ; 16 espèces saproxyliques dépendantes du chêne (Bergman et al. 2012); 7 espèces cavicoles (Ranius et al. 2011). Or, la gestion exige souvent de prendre en considération plusieurs espèces simultanément. Bien que les études espèce-centrées se montrent très informatives pour comprendre les mécanismes de réponse, les résultats peuvent être relativement limités en termes de généralisation et d'implications pour la gestion. En effet, de façon pragmatique, une stratégie de conservation ne pourra être définie individuellement pour chaque espèce. Il apparaît donc important, en complément des études espèce-centrées (occurrence de quelques espèces cibles), de conduire des études sur les assemblages d'espèces (diversité des communautés) ; ceci dans le but de faire émerger des tendances générales concernant les échelles d'effet de la structure du paysage.

Les études qui ont analysé la réponse des communautés d'espèces soulignaient également un effet de la structure du paysage à différentes échelles spatiales (par ex. Götmark et al. 2011). Néanmoins, la comparaison inter-études reste délicate en raison de la grande variabilité des échelles testées, n'autorisant pas de comparaison « absolue » de la valeur des échelles. Cependant, une tendance semble se dégager avec un effet plus important des grandes échelles spatiales (par

ex. Økland et al. 1996; Gibb et al. 2006b). Dans une synthèse récente, Sverdrup-Thygeson et al. (2014) ont recensé vingt études qui évaluaient l'effet de la quantité de bois mort à différents échelles spatiales (entre 10 m et 10 km) sur l'occurrence ou l'abondance d'espèces saproxyliques. Les résultats indiquent que cinq études considéraient les plus grandes échelles spatiales analysées comme étant les plus importantes pour les organismes cibles, trois autres les petites échelles, le reste jugeait les petites et grandes échelles spatiales avec la même importance.

1.3 Estimer la dispersion des coléoptères saproxyliques : limites des approches empiriques et intérêt des approches théoriques

La dispersion des coléoptères saproxyliques, est actuellement mal connue en partie parce que les méthodes empiriques directes – Capture-Marquage-Recapture (CMR) ; par ex. Ranius and Hedin 2001) ou de radio-télémétrie (par ex. Hedin et al. 2008) – sont coûteuses et souvent limitées à de faibles étendues spatiales, alors que les méthodes indirectes – structuration génétique des populations (par ex. Jonsson et al. 2003; Schauer et al. 2018) sont limitées par le développement de marqueurs génétiques et les difficultés inhérentes pour inférer une distance de dispersion à partir de données génétiques (voir la revue de Komonen and Müller 2018). Par conséquent, la plupart des études utilisent des indicateurs (*proxy*) de dispersion plus ou moins étayés théoriquement.

Le statut de rareté (i.e. statut de conservation), qui est souvent déduit à partir des listes rouges des espèces menacées, figure parmi les traits les plus fréquemment utilisés dans la littérature pour comparer la réponse des coléoptères saproxyliques à la structure du paysage à différentes échelles spatiales (p. ex. Gibb et al. 2006b; Brunet and Isacsson 2009b; Götmark et al. 2011). La rareté des espèces est fréquemment associée aux capacités de dispersion – les espèces rares étant considérées comme de moins bon disperseurs en comparaison des espèces plus communes. Cependant cette hypothèse ne semble pas (toujours) soutenue empiriquement. Par exemple, Gibb et al. (2006a) ont mis en évidence une charge alaire (i.e. rapport entre la surface des ailes et la taille du corps) plus faible, suggérant des capacités de dispersion supérieures pour une espèce de coléoptère rare inscrite sur liste rouge (*Epuraea longipennis*) par rapport à des espèces du même genre, plus commune. La relation entre le statut de rareté et la dispersion paraît d'autant plus fragile qu'il s'agit d'un trait « intégrateur », lié de façon sous-jacente à des paramètres démographiques (par ex. taille et fluctuation de la population) et écologiques (par ex. espèce associée à un micro-habitat peu fréquent), ce qui peut être à l'origine de la réponse ambiguë et non consensuelle des espèces rares à la structure du paysage (Sverdrup-Thygeson et al. 2014). Ainsi, bien que le statut de conservation soit particulièrement utile dans une optique de conservation, il paraît peu informatif en termes de mécanismes explicatifs des échelles de réponse à la structure du paysage. Des traits éco-morphologiques sont également régulièrement utilisés

dans la littérature, notamment la taille des espèces (par ex. Didham et al. 1998; Schiegg 2000) ainsi que la charge alaire (par ex. Bouget et al. 2015) – les espèces de grande taille, avec une forte charge alaire, étant considérées comme de mauvais disperseurs. Cependant, ces traits écomorphologiques peuvent également être corrélés avec de nombreux autres traits biologiques, conduisant à des réponses confuses, comme cela a déjà été souligné pour la taille corporelle (Davies et al. 2000; Ewers and Didham 2006) et sont, par ailleurs, relativement coûteux à mesurer pour un grand nombre d'espèces.

L'utilisation des stratégies d'histoire de vie apparaît être une approche alternative intéressante, du fait qu'elles sont directement liées à des mécanismes évolutifs. En suivant les développements théoriques de Southwood (1977) qui souligne que les espèces sont adaptées à la prévisibilité de leur environnement et à la dynamique spatio-temporelle de leur habitat, il est alors possible d'inférer des capacités de dispersion des espèces. Ainsi, les espèces associées à des habitats relativement éphémères devraient posséder des capacités de dispersion plus élevées par rapport aux espèces associées à des habitats plus stables (Travis and Dytham 1999). Cette théorie apparaît particulièrement pertinente pour les organismes saproxyliques qui vivent sur des micro-habitats dynamiques, qui à terme vont inévitablement disparaître, obligeant ainsi les individus à coloniser de nouveaux micro-habitats. De par le caractère transitoire de leur micro-habitat, la capacité de dispersion apparaît être un facteur clé de la dynamique des populations et donc de la persistance des coléoptères saproxyliques. Les coléoptères cavicoles vivent dans des cavités, considérées comme des micro-habitats stables (i.e. durée de persistance généralement équivalente à plusieurs décennies). Ces espèces devraient donc présenter une faible capacité de dispersion et peuvent ainsi être considérées comme des « espèces persistantes » (*perennial stayer species*) selon la classification proposée par Nordén and Appelqvist (2001). A l'inverse, les coléoptères xylophages devraient avoir une plus grande capacité de dispersion étant donné qu'ils vivent sur du bois mort frais, qui est un micro-habitat beaucoup plus éphémère (i.e. durée de persistance de l'ordre d'une année). Ces espèces peuvent alors être considérées comme des « espèces colonisatrices » (*tracking-colonist species*). Entre ces deux extrêmes, deux groupes peuvent être distingués – les coléoptères fongicoles qui vivent sur des polypores et les saproxylophages associés aux bois mort en décomposition (i.e. durée de persistance de plusieurs années). Ainsi ces espèces devraient avoir une dispersion intermédiaire, et peuvent alors être considérées comme des « espèces mobiles » (*shuttle species*).

Ces prédictions théoriques relatives à la capacité de dispersion des espèces peuvent ensuite être mises en regard des attendus en termes d'échelles d'effet de la structure du paysage (i.e. quantité/agrégation des micro-habitats) sur la diversité de coléoptères saproxyliques. Cela aboutit à la formulation d'un modèle conceptuel reliant trois composantes: stabilité d'habitat – capacité

de dispersion – échelles d'effet. Ainsi, nous pouvons faire l'hypothèse que les quatre guildes d'espèces (i.e. cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages) répondent à la structure du paysage selon un gradient d'échelles cohérent avec le gradient de dispersion défini à partir de la stabilité de leur micro-habitat respectif (Figure 13). A notre connaissance, ce modèle a été testé une fois sur les coléoptères saproxyliques (Holland et al. 2005) mais uniquement pour 12 espèces de Cerambycidae, ce qui peut expliquer l'absence d'effet significatif dans cette étude.

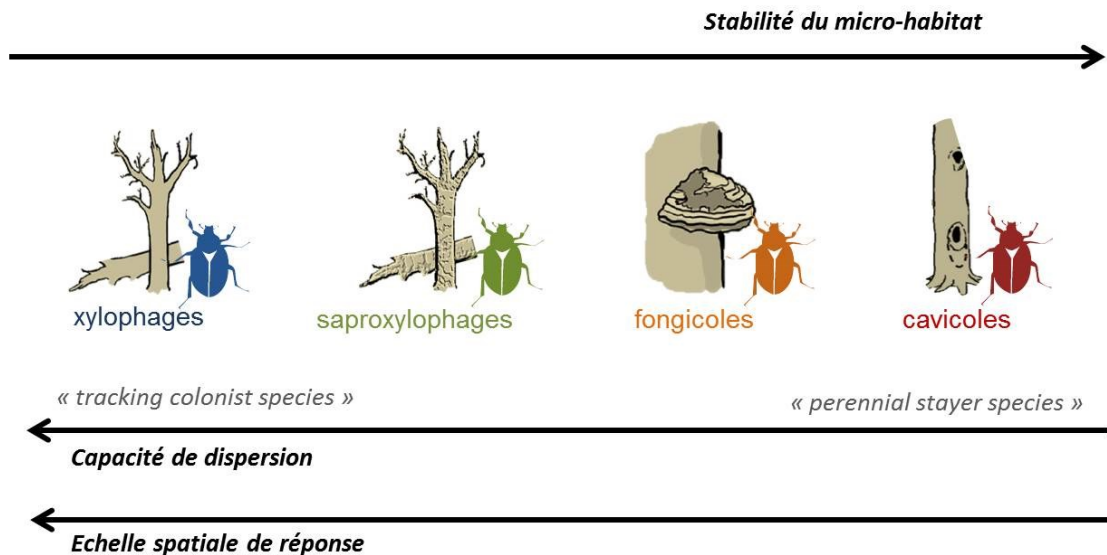


Figure 13. Représentation schématique des échelles de réponse attendues des coléoptères saproxyliques à la structure du paysage en fonction de leur capacité de dispersion prédite par la stabilité de leur micro-habitat

Les figurés des micro-habitats proviennent de Larrieu et al. (2018)

Encadré 5. Evaluation de la quantité de bois brûlés à l'échelle du paysage sur un coléoptère saproxylique pyrophile : importance de la caractérisation du micro-habitat

Lors d'une étude conduite, en 2016 au Québec, au sein du Centre de Foresterie des Laurentides (Ressources Naturelles Canada), nous avons échantillonné les larves du coléoptère *Acmaeops pratensis* au sein de sept brûlis datant de 2010 (région de la Haute-Mauricie). Au total, 33 sites localisés dans des peuplements brûlés dominés par l'épinette noire, ont été sélectionnés. D'après les connaissances autécologiques issues de la littérature, ces peuplements peuvent être considérés comme un habitat pour cette espèce, au moins dans cette région. En effet, dans la région paléarctique, *A. pratensis* vit dans les zones montagneuses où elle est associée au bois mort carié, parfois sec, d'épicéa surtout, de pin plus rarement. Le preferendum pyrophile n'est donc pas exclusif (obligatoire) sur l'ensemble de l'aire de distribution de l'espèce. Au sein de ces peuplements, 165 troncs d'arbres brûlés (debout) ont été écorcés et les larves de coléoptères, dont *A. pratensis* ($n = 825$) ont été récoltées (voir Annexe 4 pour une présentation plus détaillée de cette étude). Nous avons comparé l'abondance de l'espèce entre ces différents brûlis qui sont notamment caractérisés (i) par une quantité variable de peuplements brûlés dominés par l'épinette noire et (ii) une surface variable de peuplements brûlés mais soumis à une coupe de récupération post-incendie. Les premiers résultats de cette étude montrent que l'abondance moyenne de cette espèce était significativement différente entre les brûlis (Figure E5), cependant aucune des deux variables n'a eu un effet significatif.

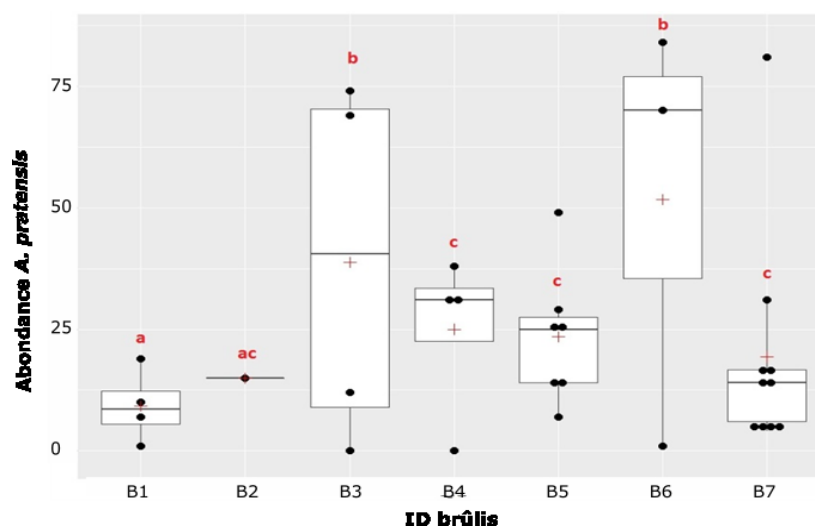


Figure E5. Comparaison de l'abondance du coléoptère *A. pratensis* entre les sept brûlis. Les lettres représentent les différences significatives.

Il est probable que *A. pratensis* ne soit pas sensible à la quantité de bois brûlé à cette échelle paysagère. Il est également possible que les variables utilisées ne permettent pas de caractériser assez finement ses exigences écologiques. Par exemple, cette espèce a déjà été fréquemment observée sur le pin gris (Boucher et al. 2016). Certains auteurs suggèrent même qu'un grand nombre d'insectes pyrophiles sont capables d'utiliser d'autres types de bois mort et ne sont donc pas complètement dépendants du bois brûlé (Saint-Germain et al. 2008). En effet, en contexte boréal, bien que certains Buprestidae du genre *Melanophila* ainsi que certains Cerambycidae du genre *Acmaeops* soient présents en forte densité dans les forêts brûlées ils peuvent également être présents dans les forêts non brûlées (Saint-Germain et al. 2004; Boulanger and Sirois 2007).

Ainsi en l'absence de connaissances plus détaillées sur les préférences autécologiques de cette espèce, l'évaluation de l'effet de la disponibilité en habitat à grandes échelles spatiales devient délicate et les résultats difficiles à interpréter, ce qui limite *in fine* la mise en place d'une stratégie de conservation efficace.

1.4 Objectifs des travaux réalisés

Afin d'améliorer la prise en compte des échelles spatiales dans l'évaluation de la réponse des communautés coléoptères saproxyliques à la disponibilité des micro-habitats, nous devrions nous poser les questions suivantes: (i) Pourquoi cette espèce répond à une échelle en particulier et une autre espèce répond à une échelle différente – i.e. quels traits d'histoire de vie peuvent expliquer cette variabilité d'échelle? ; (ii) Pourquoi cette échelle est caractéristique de la réponse écologique cible (par ex. abondance, richesse spécifique) – i.e. quels processus sous-jacents peuvent induire une réponse à cette échelle? ; (iii) A une échelle spatiale donnée, quelles métriques paysagères influencent la réponse écologique – i.e. quel est l'effet de la quantité et de l'agrégation des micro-habitats sur les communautés d'espèces ? Les travaux présentés dans la partie suivante vont permettre d'apporter quelques éléments de réponse à ces questions, permettant de contribuer à l'amélioration de notre compréhension de la réponse des communautés de coléoptères saproxyliques à la disponibilité des micro-habitats.

Plus précisément, l'objectif de ces travaux était (i) d'évaluer et de comparer l'effet de la disponibilité locale en micro-habitats (i.e. quantité et diversité du bois mort et des dendro-microhabitats mesurés au sein de placettes de 1 ha) entre différentes guildes écologiques de coléoptères saproxyliques ; (ii) d'identifier et de comparer les échelles d'effet de la structure du paysage (quantité et agrégation spatiale des micro-habitats) sur la diversité de quatre guildes d'espèces (i.e. cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages) définies en fonction de la stabilité temporelle de leur micro-habitat (i.e. cavités, polypores, bois mort décomposé et bois mort frais, respectivement) ; (iii) de mettre en évidence le rôle sous-jacent de la dispersion dans la variation des échelles d'effet de la structure du paysage.

Pour répondre à ces objectifs, deux dispositifs d'étude sont mobilisés – tous deux faisant l'objet d'une publication dans des revues de rang international (voir Annexe 1 et 2). Au cours de ce chapitre, nous ferons donc référence régulièrement à ces travaux :

- Etude 1: *The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests*
- Etude 2: *Scale-dependent response of saproxylic beetles to landscape structure depends on habitat stability*

La mise en évidence de la relation entre biodiversité et disponibilité en micro-habitats à de multiples échelles spatiales, va nécessiter d'une part d'obtenir une approximation fiable de la quantité de micro-habitats – bois mort (BM) et dendro-microhabitats (DMH) – aux différentes échelles d'analyses et d'autre part de représenter de façon réaliste la biodiversité (i.e. assemblage

d'espèces échantillonnées est bien représentatif de la communauté d'espèces présente localement). Les méthodes utilisées pour mesurer la quantité et la diversité de micro-habitats à l'échelle locale (peuplement), pour cartographier leur distribution spatiale à l'échelle régionale (massif forestier) ainsi que le dispositif d'étude semi-expérimental hiérarchique, constitué de trois échelles spatiales emboîtées, ont été présentées et discutées exhaustivement dans le Chapitre 1 (section 2). De ce fait, dans ce chapitre, avant de s'intéresser aux résultats, nous allons uniquement présenter les principaux éléments méthodologiques relatifs à la caractérisation et à l'échantillonnage des communautés de coléoptères saproxyliques et présenter quelques limites qu'il est important de garder en tête lorsque nous interprétons la réponse écologique des communautés de coléoptères à la disponibilité en micro-habitats.

2. Matériel et Méthodes : Caractérisation, échantillonnage des coléoptères saproxyliques et analyse de la réponse des communautés

2.1 Caractérisation des communautés à travers des guildes écologiques : intérêt et limites

Plusieurs bases de données ont été constituées dans différents pays d'Europe, avec un niveau de connaissances autécologiques des coléoptères saproxyliques particulièrement élevé dans les pays scandinaves. En France, la base de données FRISBEE a été créée en 2008 et permet de rassembler des données autécologiques pour près de 2500 coléoptères saproxyliques, appartenant à 71 familles (Bouget et al. 2008b). Les informations décrivent la relation des espèces avec le micro-habitat – par ex. relation trophique, type de substrat larvaire, essence hôte, préférence en termes de stade de décomposition et diamètre du bois mort – ainsi que la valeur patrimoniale de chaque espèce, définie selon la classification établie par Brustel (2004).

2.1.1 Intérêt des guildes d'espèces pour affiner la relation micro-habitat-biodiversité

Cette base de données représente une opportunité pour évaluer plus finement l'effet de la disponibilité en micro-habitat sur la diversité et la composition des communautés d'espèces. En effet, dans les communautés échantillonnées, il est possible de constituer des guildes (i.e. groupe d'espèces partageant la même ressource ; Blondel 2003) fondés sur les préférences en termes de micro-habitats. Par exemple, nous pouvons distinguer des espèces lignicoles, fongicoles, cavicoles qui sont respectivement associées au bois mort, aux polypores et aux cavités. A ce jour, peu d'études ont évalué la relation entre différents types de micro-habitats et la diversité des guildes d'espèces associées. Par exemple, à l'échelle des communautés, il a déjà été démontré que la densité de cavités augmente significativement la richesse spécifique (Bouget et al. 2014a) et modifie la composition des assemblages (Parmain and Bouget 2017) de coléoptères saproxyliques. A l'échelle de l'espèce, l'effet positif de l'augmentation de la quantité de cavités a également été démontré pour le coléoptère cavicole *Osmoderma eremita* (Ranius 2000). Plus

récemment, il a été souligné que la densité de chênes creux nécessaire pour obtenir une probabilité d'occupation d'au moins 50 % variait selon les espèces de coléoptères saproxyliques (Ranius et al. 2011). Néanmoins, à notre connaissance, aucune étude dans la littérature n'a testé la relation directe entre la densité de cavités et la diversité de la guildes des coléoptères cavicoles.

Ainsi, l'utilisation de guildes représentent un compromis intéressant entre (i) une analyse par espèce qui peut être associée à un type de micro-habitat particulier mais qui ne permet pas d'identifier des tendances générales et (ii) une analyse de l'ensemble de la communauté qui permet d'atteindre un haut degré de généralisation mais qui limite la mise en évidence d'effet significatif, du fait que la réponse peut être « diluée » par des exigences écologiques contrastées entre les espèces de la communauté.

2.1.2 Le manque de connaissances autoécologiques limite l'utilisation des guildes d'espèces

Malgré l'intérêt indéniable des guildes, il est évident que l'association des espèces, à un certain type de micro-habitat, contiendra des erreurs, ce qui peut limiter la mise en évidence de relations significatives. Ces erreurs peuvent s'exprimer de façon antagoniste. D'une part, une espèce peut être associée à plusieurs guildes. En effet, bien que de nombreuses espèces soient observées plus fréquemment au sein de certains types de micro-habitats, il existe peu de vrais spécialistes (Ranius et al. 2015). Comme présenté dans l'introduction générale, nous devons garder en tête que la définition du micro-habitat pour les espèces lignicoles est basée sur une vision anthropique, et que leur description se fonde sur des variables le plus souvent catégorielles qui peuvent ne pas correspondre à la perception multi-sensorielle des organismes utilisateurs. Par exemple, dans le jeu de données utilisé dans l'étude 1 (voir ci-dessous et Annexe 1), parmi les 295 espèces lignicoles, 79 espèces (27%) étaient associées à un second micro-habitat (i.e. espèces lignicoles et fongicoles ou cavicoles ou succicoles). En conséquence, cela peut « bruite » la relation entre disponibilité (densité) en micro-habitats et diversité (abondance, richesse) des coléoptères saproxyliques, ce qui pourrait expliquer l'absence de relation entre un type micro-habitat et la diversité de la guildes associée. Afin d'affiner la relation guildes-habitat, il pourrait être pertinent de considérer uniquement les espèces associées à un seul type de micro-habitats, mais dans ce cas, le nombre d'espèces devient très restreint ce qui fait perdre l'intérêt de généralisation inhérent à l'utilisation des guildes. Par exemple, dans le jeu de données utilisé dans l'étude 2 (voir ci-dessous et Annexe 2), parmi les 13 espèces de coléoptères cavicoles, une seule était associée exclusivement aux cavités, les autres espèces étant associées de façon facultative à d'autres types de micro-habitats.

Inversement, une espèce peut avoir des exigences plus fines que celles définies par la guildes. Par exemple, une espèce peut être dépendante de bois mort de grosse dimension et ainsi ne pas

répondre à la quantité totale de bois mort. Cet exemple illustre l'idée que les coléoptères saproxyliques (au moins certaines espèces) présentent des exigences écologiques qui ne peuvent être représentées par une caractérisation « grossière » du compartiment bois mort. En effet, différents types de bois mort vont refléter des conditions microclimatiques variables et un apport en nutriments contrasté. Il pourrait alors être pertinent de croiser plusieurs guildes – par ex. guildes de micro-habitat et guildes trophiques permettant ainsi de distinguer au sein des espèces lignicoles, celles qui sont associées au bois mort frais (xylophages) et celles qui sont associées au bois mort décomposé (saproxylophages). Ce type d'affinement dans la caractérisation des micro-habitats devrait faciliter la mise en évidence d'effet de la disponibilité en micro-habitat sur la diversité des espèces.

2.2 Stratégies d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques

2.2.1 Présentation des deux dispositifs d'étude

➤ *Etude 1 : dispositif multi-massifs ; mono-échelle (1 ha)*

Dans cette première étude, la réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité locale en micro-habitats a été évaluée au sein de 81 placettes de 1 ha sélectionnées parmi 27 peuplements correspondant à des futaies régulières de chênes matures. Ces peuplements étaient répartis à travers 11 massifs forestiers de plaine, situés dans deux régions du nord de la France – i.e. atlantique vs continentale (Figure 5). Au centre de chaque placette, un piège à interception passif (Polytrap™, E.I.P, Toulouse, France) transparent a été installé pour une durée de quatre mois (Mai à Aout 2012) à raison d'un relevé par mois. A noter que pour chaque piège, les quatre relevés ont été regroupés avant l'analyse.

Au total, un peu plus de 14 000 coléoptères ont été récoltés, représentant 389 espèces dont 49 (13%) espèces cavicoles, 123 (32%) espèces fongicoles et 295 (76%) espèces lignicoles. A noter que dans cette étude, une espèce pouvait être associée à plusieurs types de micro-habitats.

➤ *Etude 2 : dispositif mono-massif ; multi-échelles*

Cette seconde étude a été conduite au sein de la forêt de Compiègne (Nord-Est de Paris), un massif domanial de plaine, dont la superficie couvre près de 15 000 ha (voir Chapitre 1 – section 1.2.2.1 pour une présentation détaillée du massif). La réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité en micro-habitats a été évaluée via un double plan d'échantillonnage – un dispositif dédié à l'analyse de la réponse des coléoptères cavicoles et un autre, similaire, dédié aux coléoptères fongicoles et lignicoles (Figure 12). Chacun de ces dispositifs était constitué de huit fenêtres paysagères de 500 ha représentatif d'un gradient d'agrégation, mesuré indépendamment de la quantité de micro-habitats. Au sein des fenêtres, la disponibilité en micro-habitats a été

évaluée dans des zones tampon de 26 ha et des placettes de 1 ha, centrées sur les six unités (sites) d'échantillonnage de coléoptères saproxyliques (les détails méthodologiques relatifs à la mise en œuvre de ce dispositif sont présentés exhaustivement dans la section 2 du Chapitre 1). Les six sites d'échantillonnage – tous positionnés à l'intérieur d'une fenêtre centrale d'environ 300 ha (1.75×1.75 km) au sein de futaies matures de chênes ou hêtres (i.e. arbres dominants ayant un diamètre à hauteur de poitrine, DHP > 65 cm) – sont chacun constitué de deux pièges à interception passif (PolytrapTM) – un piège transparent et un piège à bande noire (Figure 14). Les pièges ont été placés à environ 1.5 m au-dessus du sol et à une distance de 20 à 40 m les uns des autres pour une durée de quatre mois (Avril à Aout 2016) à raison d'un relevé par mois. A noter que pour chaque piège, les quatre relevés ont été regroupés avant analyse. Ainsi, 48 sites d'échantillonnage ont été établis pour chacun des deux dispositifs (i.e. cavités et bois mort-polypores) ; toutefois, en raison du chevauchement possible des fenêtres entre les deux trames, le plan d'échantillonnage comprenait au total 160 pièges répartis au sein de 80 placettes.



Figure 14. Photographie des deux types de piège à interception passif (Polytrap) des coléoptères saproxyliques installés en forêt de Compiègne

Au total, un peu plus de 13 000 coléoptères ont été récoltés, correspondant à 308 espèces. Au sein du dispositif « cavités », nous avons analysé la réponse de 13 espèces de coléoptères cavicoles (159 individus) alors qu'au sein du dispositif « bois mort-polypores », 44 espèces fongicoles (1105 individus), 58 espèces saproxylophages (2044 individus) et 66 espèces xylophages (2095 individus) ont été inclus dans les analyses.

2.2.2 Quelques limites méthodologiques relatives à l'échantillonnage des communautés

Représenter de façon réaliste la biodiversité (i.e. assemblage d'espèces échantillonnées est bien représentatif de la communauté d'espèces présente localement) est fortement dépendant des

stratégies et méthodes d'échantillonnage utilisées. Il est donc nécessaire de mobiliser des méthodes standardisées et adaptées aux espèces, qui peuvent, par ailleurs, être caractérisées par des exigences écologiques et des traits d'histoire de vie contrastés (par ex. période d'activité, stratégie de déplacement).

Etant donné que nous avons défini le micro-habitat, associé au stade larvaire, comme unité hiérarchique pertinente pour décrire l'habitat des organismes lignicoles (voir Introduction générale), il conviendrait de procéder directement à l'échantillonnage des larves, néanmoins cela représente plusieurs contraintes: (i) la récolte des larves implique généralement une dégradation importante du micro-habitat – par ex. écorçage de pièce de bois (Encadré 5), récolte du terreau des cavités (Ranius and Jansson 2002; Bußler and Müller 2009) et (ii) l'identification des larves de coléoptères saproxyliques est particulièrement difficile, faute de documents et de compétences disponibles (Parmain 2015). De ce fait, ce sont les imagos qui sont le plus fréquemment échantillonnés étant donné que des méthodes standardisées existent, n'impliquant pas de destruction ou de dégradation du micro-habitat et que l'identification de ce stade est plus « aisée » – au moins pour la majorité des familles de coléoptères. La méthode d'échantillonnage la plus fréquemment utilisée, qui est celle mise en œuvre dans nos travaux (étude 1 et 2), consiste à capturer les imagos en déplacement à l'aide de pièges à interception passif (Polytrap TM).

Cette méthode d'échantillonnage présente néanmoins plusieurs contraintes, notamment :

- (i) les données faunistiques obtenues ne permettent pas d'inférer directement des mécanismes liés au processus de colonisation dans la mesure où la capture d'un imago (en déplacement) ne peut être reliée directement à son micro-habitat. Une méthode alternative consisterait à utiliser des pièges à émergence, comme cela a déjà été mis en œuvre pour les coléoptères xylophages (par ex. Boucher et al. 2016) ainsi que pour les coléoptères cavicoles (par ex. Goux and Brustel 2012) ;
- (ii) la méthode par interception des imagos en déplacement est activité-dépendante ce qui va induire un biais de capture et donc de représentativité des espèces présentant une forte densité d'individus et/ou une forte capacité de dispersion au détriment des espèces ayant une taille de population plus petite et/ou une capacité de dispersion plus limitée et donc une probabilité de capture plus faible.

Afin d'augmenter la représentativité des communautés, il est possible soit d'augmenter la réplification temporelle (i.e. échantillonnage sur plusieurs années), soit d'augmenter la réplification spatiale (i.e. échantillonnage local constitué d'un plus grand nombre de piège). Il a été montré, par exemple, que l'augmentation d'une année, ou d'un piège supplémentaire par site échantillonné, permettait une augmentation de 50% du nombre d'espèces détectées (Parmain et

al. 2013). Dans l'étude 2, nous avons opté pour une réplification spatiale. En effet, chaque placette d'échantillonnage était composée de deux pièges à interception, qui différaient par la couleur de leurs panneaux (transparent vs noir), ceci dans le but d'augmenter la représentativité des communautés échantillonnées (Figure 14). A l'heure actuelle, peu de travaux sont disponibles concernant l'efficacité de capture des différents types de pièges à interception (mais voir Bouget et al. 2008a). Les données acquises dans ces travaux pourraient constituer un jeu de données intéressant (deux types de pièges à interception appariés au sein de 80 sites) pour tester l'efficacité de capture et la complémentarité des espèces capturées.

2.3 Stratégies analytiques pour évaluer la réponse des communautés

➤ Etude 1 : analyse de la réponse à l'échelle locale (1ha)

La réponse des communautés (richesse spécifique, abondance) au sein des sites d'échantillonnage ($n = 81$) a été analysée via des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) en considérant la région, le massif et le peuplement comme des effets aléatoires spatialement implicites sur l'intercept. Les métriques de diversité ont été déclinées pour différentes guildes définies en fonction des préférences des espèces en termes de micro-habitats (cavicoles, fongicoles, lignicoles). Six modèles ont été calibrés en considérant une distribution de poisson (fonction « *glmer* » dans le package-R *lme4*). La sur-dispersion a été inspectée via la fonction « *overdisp* » du package-R *sjstats* et nous avons utilisé une distribution de binomial négative quand celle-ci était significative (i.e. modèles explicatif de l'abondance). Concernant les variables indépendantes, l'effet de l'ouverture de la canopée (CANOP) ainsi que celui du volume (volBM) et de la diversité (r.divBM) du bois mort a été testé sur les trois guildes. Etant donné que nous avons détecté une corrélation forte entre le volume et la diversité du bois mort ($r > 0.5$), nous avons évalué l'effet résiduel de la diversité après avoir pris en compte l'effet du volume (résidus du modèle de diversité du bois mort en fonction du volume). En revanche, afin de ne pas sur-paramétriser les modèles, l'effet de la densité de DMH a été analysé uniquement sur la diversité des coléoptères qui étaient spécifiquement associés à ces derniers. Ainsi, l'effet de la densité de cavités (dCAV) a été testé uniquement sur les coléoptères cavicoles ; la densité de polypores (dPOLY) sur les coléoptères fongicoles ; la densité du bois mort dans le houppier (dBMH) sur les coléoptères lignicoles. Toutes les variables indépendantes ont été mises à l'échelle (moyenne = 0 et écart-type = 1) avant d'être intégrées dans les modèles. L'ensemble des analyses a été réalisées avec le logiciel R (version 3.4.1).

A noter, par ailleurs, que la diversité des coléoptères saproxyliques a également été évalué selon le statut de rareté des espèces (espèces rares vs communes) ainsi que via des métriques de diversité fonctionnelle permettant de caractériser le positionnement quantitatif – moyenne (CWM) et variance (FDis) – des communautés en fonction des préférences de niche des espèces en termes

de diamètre, stade de décomposition du bois mort, ainsi que vis-vis du couvert forestier. En outre, des analyses de composition des communautés (i.e. analyse canonique des coordonnées principales) ont été réalisées dans le cadre de cette étude, mais ne sont pas présentées dans ce chapitre (voir l'Article 1 et le matériel supplémentaire associé dans l'Annexe 1 pour une présentation exhaustive des analyses mises en œuvre dans cette étude).

➤ *Etude 2 : analyse de la réponse à plusieurs échelles spatiales (500 ha, 26 ha, 1 ha)*

Ce dispositif hiérarchique mis en place dans cette étude nous a permis d'une part d'évaluer la réponse de différentes composantes de diversité (α , β , γ) ainsi que d'explorer les échelles de réponse de différentes guildes de coléoptères. Concrètement, à partir des caractéristiques écologiques disponibles dans la base de données FRISBEE, nous avons d'abord identifié trois groupes selon leur préférence en termes de micro-habitat – i.e. espèces cavicoles, fongicoles et lignicoles. Ensuite, nous avons utilisé le régime trophique pour distinguer les espèces lignicoles saproxylophages se développant dans le bois mort décomposé et les espèces lignicoles xylophages se développant dans le bois mort frais. Finalement, nous avons obtenues quatre guildes (i.e. cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages) représentant un gradient de stabilité des micro-habitats (i.e. du plus stable au plus éphémère : cavités, polypores, bois mort décomposé, bois mort frais).

Dans un premier temps, nous avons analysé la réponse de la diversité locale (diversité- α) des coléoptères saproxyliques mesuré au sein des sites d'échantillonnage ($n = 48$) à la structure du paysage. Les variables dépendantes étaient l'abondance des individus (AB) et la richesse en espèces (RS) pour chacune des quatre guildes. Les variables indépendantes étaient l'indice d'agrégation mesuré à l'échelle des fenêtres de 500 ha (A.FEN) et des zones tampon de 26 ha (A.BUF), l'indice de quantité également mesuré à l'échelle des zones tampon de 26 ha (Q.BUF) ainsi que dans les placettes de 1 ha (Q.PL). Ces quatre mesures de la structure du paysage ont été calculées pour chaque micro-habitat – i.e. cavités, polypores et bois mort – et testées uniquement sur les guildes d'espèces qui sont respectivement associées (par ex. l'effet de l'agrégation et la quantité de cavités a été testé uniquement sur les coléoptères cavicoles). Toutes les variables indépendantes ont été mises à l'échelle (moyenne = 0 et écart-type = 1) avant d'être intégrées dans les modèles. Tout comme l'étude précédente (étude 1), nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMMs ; fonction « *glmer* » dans le package-R *lme4*) en considérant une loi de distribution de Poisson pour la richesse spécifique et une loi binomiale négative pour l'abondance, afin de contrôler la sur-dispersion des données. Dans les modèles, nous avons considéré les fenêtres comme des effets aléatoires spatialement implicites sur l'intercept. L'effet des variables indépendantes a été évalué en considérant l'ensemble des modèles où la variable cible était incluse et qui présentait une différence inférieure à deux points d'AIC ($\Delta AIC < 2$) avec

le meilleur modèle (i.e. *model averaging* ; fonction « *dredge* » du package-R *MuMIn*). En outre, nous avons calculé l'importance relative de chaque variable qui correspond à la somme des poids d'AIC de tous les modèles dans lesquels la variable cible apparaît, via la fonction « *importance* » du package-R *MuMIn*.

Dans un second temps, pour chacune des quatre guildes, nous avons évalué l'effet de l'agrégation des micro-habitats calculée au sein des fenêtres paysagères de 500 ha sur la similarité des communautés des espèces entre les six sites d'échantillonnage présents dans chaque fenêtre (diversité- β). Pour ce faire, un indice de dissimilarité (indice de Sorensen) a été calculé pour chaque fenêtre avec la fonction « *beta.multi* » du package-R *betapart*. En complément, nous avons également évalué l'effet de l'agrégation des micro-habitats sur le taux d'occupation moyen des sites à l'intérieur des fenêtres paysagères. Ce taux correspond à la proportion de sites occupés par chaque espèce (valeur comprise entre 0 – i.e. aucun des six sites n'est occupé par l'espèce cible – et 1 – i.e. tous les sites sont occupés par l'espèce cible). Une valeur moyennée pour l'ensemble des espèces de la guildes focale a ensuite été calculée permettant d'obtenir le taux d'occupation moyen dans chaque fenêtre paysagère. Pour ces deux analyses (diversité- β et taux d'occupation moyen), l'effet de l'agrégation des micro-habitats a été testé par des tests de corrélation Spearman. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 3.4.1).

A noter que dans cette étude, nous avons également évalué si l'agrégation des micro-habitats dans les fenêtres paysagères avait une incidence sur la diversité régionale (diversité- γ) – i.e. nombre total d'espèces présentes dans chaque fenêtre. De plus, nous avons réalisé une analyse de partition de la diversité à l'échelle du massif dans le but d'évaluer la contribution relative de la diversité- α (diversité mesurée à l'échelle des sites d'échantillonnage) et de deux niveaux de diversité- β (diversité- β_1 mesurée entre les sites à l'intérieur d'une fenêtre ; diversité- β_2 mesurée entre les fenêtres). Ces analyses ne sont pas présentées dans ce chapitre mais sont détaillées dans l'Article 2 et le matériel supplémentaire associé (voir Annexe 2).

3. Résultats : réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité en micro-habitats à différentes échelles spatiales

3.1 Effet de la quantité/diversité des micro-habitats sur la diversité des coléoptères saproxyliques à l'échelle locale (1 ha)

Concernant le bois mort, dans la première étude, nous n'avons pas mis en évidence d'effet significatif sur la diversité des coléoptères saproxyliques ; seul un effet positif marginal du volume de bois mort a été détecté sur la richesse spécifique des coléoptères fongicoles, alors que les espèces lignicoles n'ont pas répondu (Figure 15). Bien que la métrique mesurée soit différente

dans la seconde étude (i.e. densité des pièces de bois avec un DHP ≥ 30 cm), nous pouvons souligner que les coléoptères lignicoles (déclinées en saproxyophages et xylophages n'ont pas non plus répondu à la densité locale du bois mort (Tableau 7).

Concernant les dendro-microhabitats, de la même façon, peu d'effets ont été mis en évidence. Dans la première étude, seuls les coléoptères cavicoles (abondance et richesse spécifique) ont répondu marginalement et positivement à la densité de cavités (Figure 15), qui était en moyenne de 1 cavité/ha, avec un maximum de 4 cavités/ha. En revanche, dans la seconde étude, la densité de cavités – qui était en moyenne 8 cavités/ha – a eu un effet significatif positif fort ($\beta = 0.28$, $P = 0.03$) sur l'abondance des coléoptères cavicoles (Tableau 7). Enfin, dans ces deux études, les espèces fongicoles n'ont pas répondu à la densité locale de polypores.

A noter par ailleurs, qu'indépendamment de la quantité de micro-habitats, l'analyse de l'ouverture de la canopée (étude 1) a révélé un effet positif fort et significatif sur l'ensemble des coléoptères saproxyliques – excepté les espèces fongicoles qui n'ont répondu que marginalement (Figure 15). Cet aspect est discuté dans l'Article 1 (voir Annexe 1).

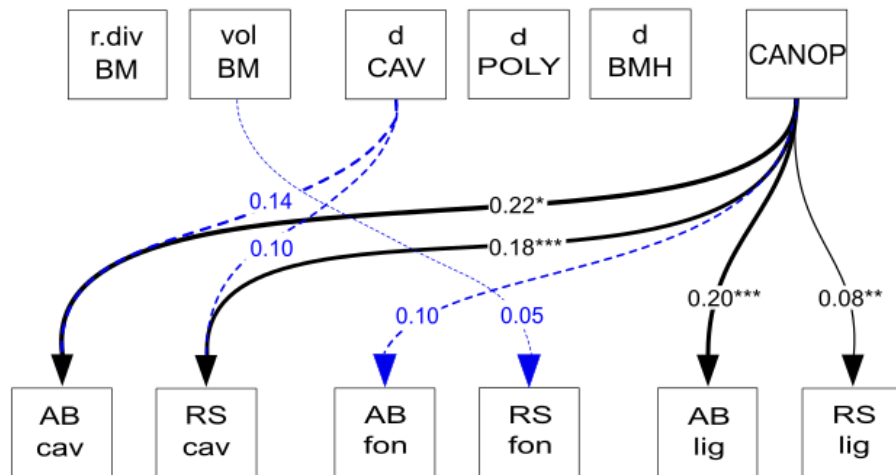


Figure 15. Effet de la quantité/diversité des micro-habitats à l'échelle locale (1 ha) sur la diversité- α (abondance, richesse spécifique) de trois guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fongicoles et lignicoles)

r.divBM (diversité du bois mort) ; volBM (volume de bois mort) ; dCAV (densité de cavités), dPOLY (densité de polypores), dBMH (densité du bois mort dans le houppier) ; CANOP (pourcentage d'ouverture de la canopée) ; AB (abondance) ; RS (richesse spécifique) ; cav (gilde des cavicoles) ; fon (gilde des fongicoles) ; lig (gilde des lignicoles)

3.2 Comparaison des échelles de réponse entre différentes guildes de coléoptères saproxyliques fondées sur la stabilité de leur micro-habitat

A travers le dispositif mis en œuvre dans l'étude 2, nous avons montré que les quatre guildes de coléoptères saproxyliques, définies selon la stabilité de leur micro-habitat, n'ont pas répondu aux

mêmes variables de structure du paysage aux mêmes échelles spatiales (Tableau 7).

3.2.1 Effets multi-échelles de la structure du paysage sur la diversité- α

L'abondance de la guildes des cavicoles a montré une réponse positive significative à la quantité de cavités seulement à petites échelles spatiales – i.e. placette de 1 ha ($\beta = 0.28$, $P = 0.03$) et zone tampon de 26 ha ($\beta = 0.36$, $P = 0.02$). De même, l'abondance de la guildes des fongicoles a augmenté uniquement avec la quantité de polypores dans la zone tampon de 26 ha ($\beta = 0.21$, $P = 0.003$). La guildes des saproxylophages était plutôt sensible à l'agrégation des micro-habitats à l'échelle de la fenêtre de 500 ha. En effet, la richesse en espèces saproxylophages des placettes a répondu positivement et significativement à une augmentation de l'agrégation du bois mort à cette échelle ($\beta = 0.10$, $P = 0.03$), alors qu'aucun effet significatif n'a été démontré à de plus petites échelles spatiales. Enfin, en ce qui concerne la guildes des xylophages, aucun effet significatif des indices de structure du paysage aux différentes échelles spatiales n'a été observé, que ce soit en termes d'abondance ou de richesse spécifique.

3.2.2 Effet de l'agrégation des micro-habitats à l'intérieur des fenêtres sur β -diversité et taux d'occupation

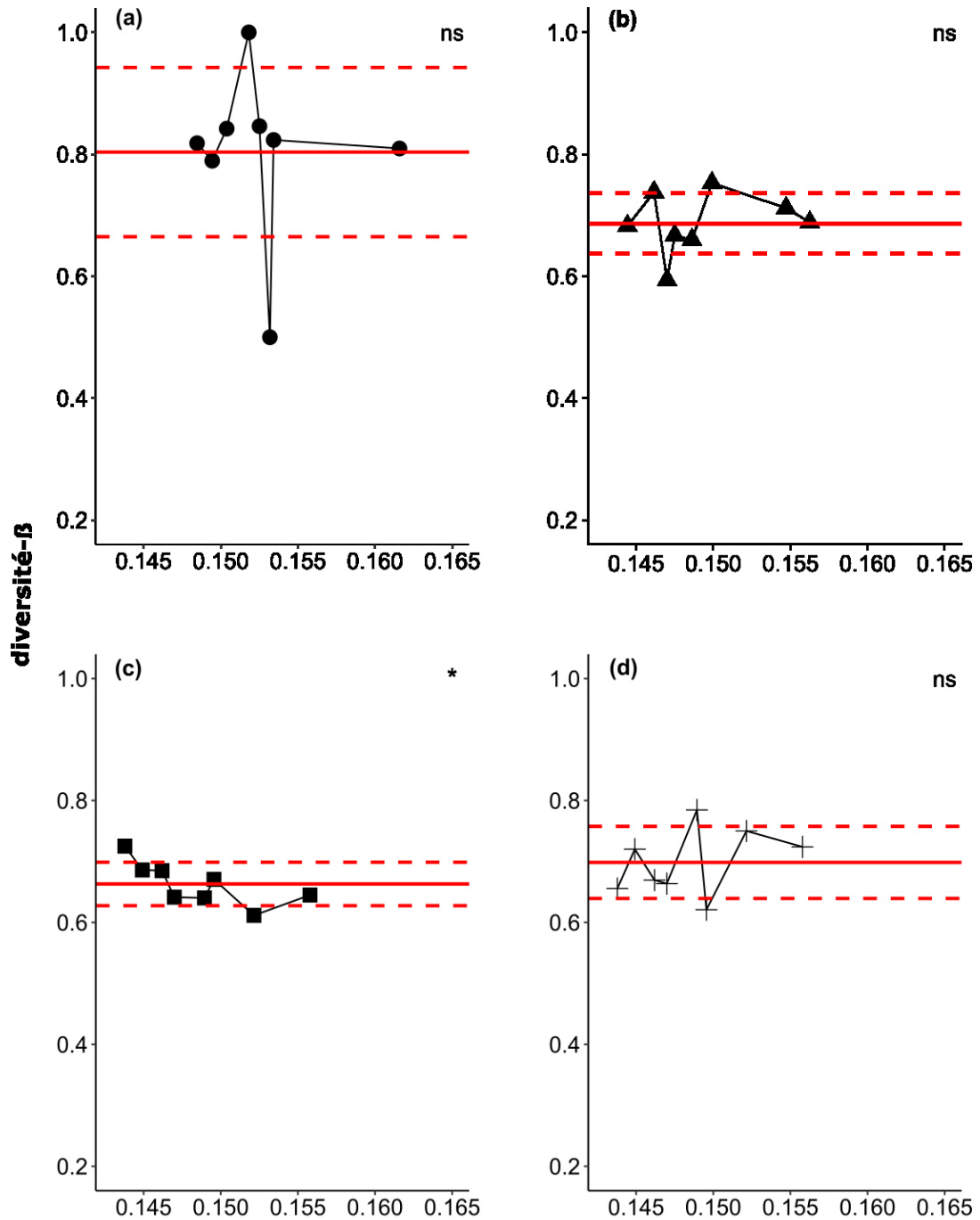
Pour les coléoptères saproxylophages, l'analyse de la diversité- β (i.e. dissimilarité des communautés entre les sites d'échantillonnage à l'intérieur d'une fenêtre donnée) a révélé une corrélation négative significative (coefficient de corrélation de Spearman $R_{SXY} = -0.83$, $P = 0.02$; Figure 16) avec l'agrégation du bois mort mesuré dans chaque fenêtre paysagère. Aucun effet significatif n'a été détecté pour les trois autres guildes. Par ailleurs, la diversité- β semble être plus élevée pour les coléoptères cavicoles, malgré une variation importante entre les huit fenêtres analysées ($\text{moy}_{CAV} = 0.80$, $\text{sd}_{CAV} = 0.14$), en comparaison des coléoptères fongicoles, saproxylophages et xylophages (respectivement, $\text{moy}_{FON} = 0.69$, $\text{sd}_{FON} = 0.05$; $\text{moy}_{SXY} = 0.67$, $\text{sd}_{SXY} = 0.04$; $\text{moy}_{XYL} = 0.70$, $\text{sd}_{XYL} = 0.05$; Figure 16).

L'analyse du taux d'occupation moyen des sites à l'intérieur des fenêtres paysagères a également mis en évidence un effet significatif de l'agrégation des micro-habitats uniquement pour les coléoptères saproxylophages – i.e. le nombre moyen de sites occupés au sein des fenêtres était plus élevé à mesure que l'agrégation de bois mort augmentait ($R_{SXY} = 0.83$, $P = 0.02$; Figure 17). A l'inverse de la diversité- β , le taux d'occupation moyen était plus faible pour les coléoptères cavicoles que pour les trois autres guildes, indépendamment de l'agrégation des micro-habitats ($\text{moy}_{CAV} = 0.30$, $\text{sd}_{CAV} = 0.11$; $\text{moy}_{FON} = 0.40$, $\text{sd}_{FON} = 0.05$; $\text{moy}_{SXY} = 0.41$; $\text{sd}_{SXY} = 0.04$; $\text{moy}_{XYL} = 0.38$; $\text{sd}_{XYL} = 0.05$; Figure 17).

Tableau 7. Effet de la structure du paysage (quantité et agrégation des micro-habitats) mesurée à trois échelles spatiales (500 ha, 26 ha, 1 ha) sur la diversité- α (abondance, richesse spécifique) de quatre guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fongicoles, saproxylophages, xylophages)

Variables dépendantes (guildes de coléoptères)		Variables indépendantes (structure du paysage)													
		INTERCEPT			Fenêtre de 500 ha			Zone tampon de 26 ha			Placette de 1 ha				
					A.FEN		A.BUF		Q.BUF		Q.PL				
		coef.std	± ES	coef.std	± ES	imp	coef.std	± ES	imp	coef.std	± ES	imp	coef.std	± ES	imp
Cavicoles	AB	1.00	± 0.18 ***				-0.16	± 0.18	0.29	0.36 ± 0.15 *		1.00	0.28 ± 0.13 *		1.00
	RS	0.37	± 0.15 *	0.08	± 0.14	0.15	-0.11	± 0.13	0.18				0.15	± 0.13	0.26
Fongicoles	AB	3.13	± 0.07 ***	0.06	± 0.07	0.22				0.21 ± 0.07 **		1.00	-0.05	± 0.07	0.22
	RS	2.05	± 0.09 ***				0.05	± 0.07	0.23	0.05	± 0.06	0.23			
Saproxylophages	AB	3.72	± 0.08 ***	0.12	± 0.08	0.41				-0.12	± 0.09	0.42	0.07	± 0.08	0.11
	RS	2.50	± 0.04 ***	0.10 ± 0.04 *		1.00	0.04	± 0.05	0.22				0.05	± 0.04	0.28
Xylophages	AB	3.55	± 0.25 ***				0.05	± 0.07	0.29						
	RS	2.40	± 0.07 ***							0.04	± 0.05	0.31			

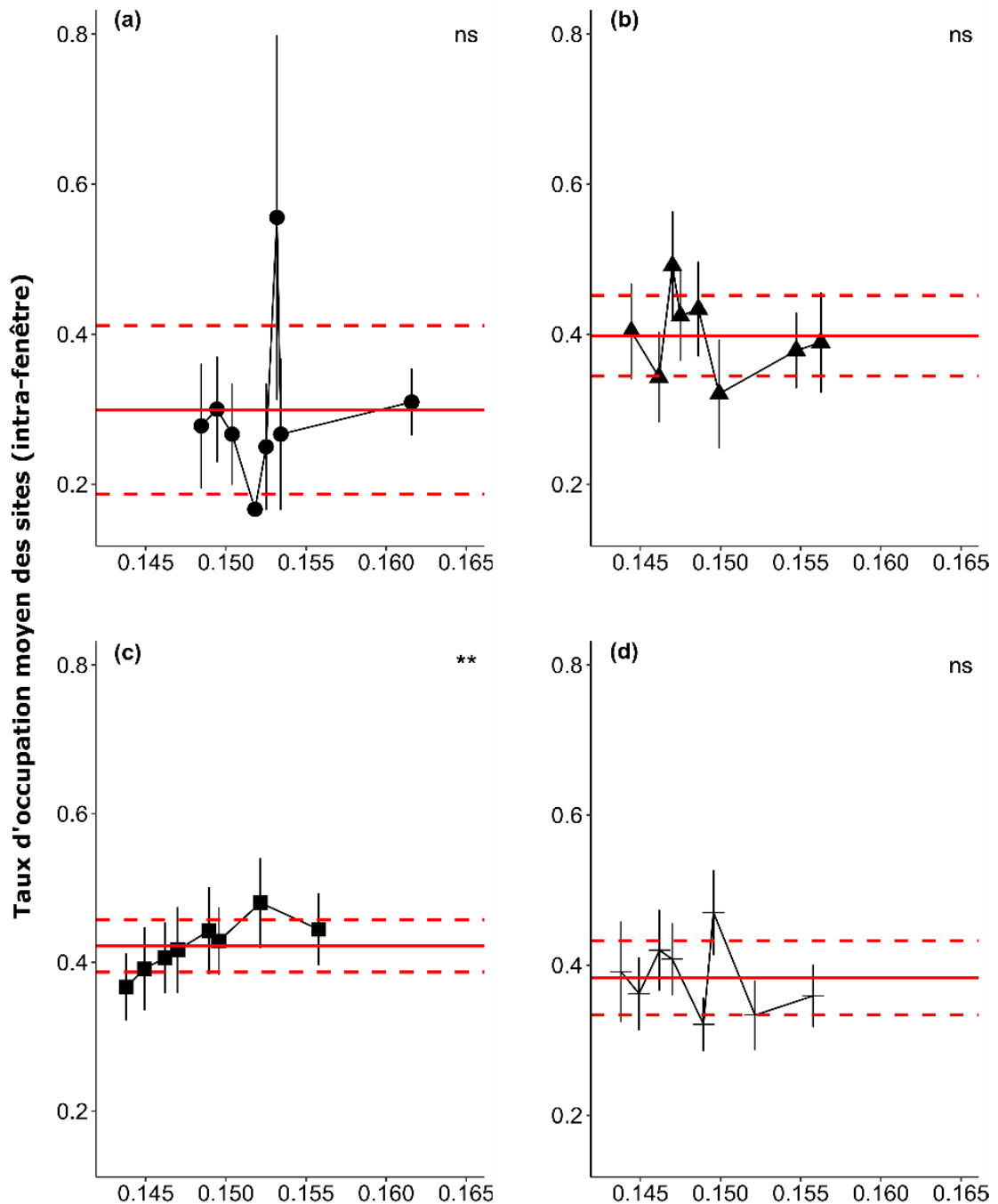
coef.std (coefficients standardisés); ES (erreur standard); imp (importance relative des variables indépendantes); AB (abondance); RS (richesse spécifique); A.FEN (agrégation des micro-habitats mesurée dans les fenêtres paysagères de 500 ha); A. BUF (agrégation des micro-habitats mesurée dans les zones tampon de 26 ha); Q.BUF (quantité de micro-habitats mesurée dans les zones tampon de 26 ha); Q.PL (quantité de micro-habitats mesurée dans les placettes de 1 ha). P-value * 0.01 < P < 0.05; ** 0.001 < P < 0.01



Agrégation des micro-habitats dans les fenêtres paysagères (500 ha)

Figure 16. Effets de l'agrégation des micro-habitats mesurée au sein des fenêtres paysagères (500 ha) sur la diversité- β (inter-sites; intra-fenêtre) de quatre guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fungicoles, saproxylophages et xylophages)

Chaque point représente la valeur de l'indice de dissimilarité des communautés entre les sites ($n = 6$) à l'intérieur de chaque fenêtre ($\pm$ erreur standard). Les valeurs vont de 0 à 1 et la significativité a été testée avec un test de corrélation de Spearman. P-value: * $0.01 < P < 0.05$; ns: non significatif. La ligne rouge horizontale continue représente la moyenne et la ligne rouge horizontale pointillée, l'écart-type de la diversité- β , calculé à partir des huit fenêtres paysagères. (a) cavicoles ; (b) fungicoles ; (c) saproxylophages ; (d) xylophages



Agrégation des micro-habitats dans les fenêtres paysagères (500 ha)

Figure 17. Effets de l'agrégation des micro-habitats mesurée au sein des fenêtres paysagères (500 ha) sur le taux d'occupation moyen des sites à l'intérieur des fenêtres de quatre guildes de coléoptères saproxyliques (cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages)

Chaque point représente le taux moyen de sites occupés par les espèces présentes dans la fenêtre ($\pm$ erreur standard). Les valeurs varient théoriquement de 0 (les espèces n'occupent aucune des placettes) à 1 (toutes les espèces occupent toutes les placettes). La significativité a été testée à l'aide d'un test de corrélation Spearman. P-value ** 0,001 < P < 0,01 ; ns : non significatif. La ligne rouge continue représente la moyenne et la ligne rouge pointillée l'écart-type du taux d'occupation moyen, calculé à partir des huit fenêtres paysagères. (a) cavicoles ; (b) fongicoles ; (c) saproxylophages ; (d) xylophages

4. Discussion : la disponibilité en micro-habitats affecte les coléoptères saproxyliques à différentes échelles spatiales

4.1 Une relation complexe et partielle à l'échelle locale

4.1.1 Effet de la quantité vs diversité du bois mort sur la diversité des communautés

A travers nos deux dispositifs d'étude nous n'avons pas mis en évidence d'effet significatif de la quantité (volume/densité) sur la diversité des coléoptères saproxyliques, alors que la diversité du bois mort a eu un effet marginal sur la richesse des coléoptères fongicoles (Figure 15). Bien que la quantité de bois mort soit reconnue comme un facteur clé pour les organismes saproxyliques, la relation avec les coléoptères apparaît relativement faible, en particulier dans le biome forestier tempéré (voir Lassauce et al. 2011 pour une synthèse), suggérant ainsi que d'autres paramètres peuvent être importants pour expliquer la réponse de la biodiversité saproxyliques à la disponibilité en bois mort. L'effet positif de la diversité du bois a déjà été mis en évidence dans la littérature (par ex. Similä et al. 2003; McGeoch et al. 2007; Brin et al. 2009; Bouget et al. 2013). Cependant, en raison de la forte colinéarité entre le volume et la diversité du mort (voir section 2.3), l'identification de leurs effets respectifs reste délicate à partir d'études empiriques. Récemment, une étude expérimentale, conduite par Seibold et al. (2016), a mis en évidence un effet positif de la quantité et du volume de bois mort sur les communautés des coléoptères saproxyliques qui variait en fonction des conditions de luminosité (ouverture de la canopée). Cependant, via une analyse « pas-à-pas », ces auteurs ont démontré que l'effet positif de la quantité était issu de l'augmentation de l'hétérogénéité du bois mort, mettant ainsi en évidence l'importance de la diversité plutôt que de la quantité de bois mort pour ces espèces. Cet effet positif de la diversité du bois mort est à rapprocher de la théorie de la niche qui suppose une partition de niche, permettant d'assurer la coexistence locale d'un grand nombre d'espèces. Ainsi, une plus grande diversité de ressources en bois mort permettra d'accueillir un assemblage de coléoptères saproxyliques plus diversifié, comme suggéré par l'hypothèse « d'hétérogénéité d'habitat » (Tews et al. 2004; Seibold et al. 2016). Nous avons vu en introduction de cette thèse, que les espèces lignicoles présentaient un certain degré de spécialisation au micro-habitat, notamment en termes de diamètre, essence, stade de décomposition. Dans ce contexte, il semble donc pertinent d'évaluer la réponse des coléoptères à différents compartiments du bois mort – par ex. volume gros bois mort frais vs décomposé (voir résultats complémentaires dans l'Annexe 1 – Article 1).

4.1.2 Réponse partielle des coléoptères saproxyliques à la quantité locale de micro-habitat

Outre les biais méthodologiques et analytiques potentiellement induit par la caractérisation des micro-habitats à l'échelle du peuplement et du massif forestier (voir section 1 du Chapitre 1) et/ou

par la caractérisation des communautés de coléoptères saproxyliques (voir section 2 de ce chapitre), au moins deux hypothèses écologiques peuvent être proposées pour expliquer cette réponse partielle des coléoptères saproxyliques à la disponibilité locale (placette de 1 ha) en micro-habitats.

➤ *Effet seuil de la quantité de micro-habitat ?*

La réponse marginale des coléoptères cavicoles à la faible densité de cavités (étude 1) qui, dans un autre contexte, ont répondu significativement et fortement à la densité de cavités lorsque celle-ci était, en moyenne, 8 fois plus élevée (étude 2), laisse à penser que les coléoptères cavicoles pourraient être soumis à un effet seuil de la quantité de cavités.

Un seuil écologique peut être défini comme une valeur critique d'une variable explicative pour laquelle la variable réponse change rapidement (Ranius and Fahrig 2006). Par exemple, pour la conservation de la biodiversité notamment saproxylique, le seuil d'extinction est un concept important (Angelstam et al. 2003). Ce seuil implique qu'à une valeur critique de la densité de micro-habitat, la probabilité de persistance de la population change rapidement, de sorte qu'au-dessus du seuil la population persiste alors qu'en deçà la population s'éteint. Ainsi, il est probable que la densité de micro-habitats (notamment des DMH) ne soit pas suffisante pour permettre la persistance de certaines espèces. Par exemple, le nombre de cavités que nous avons trouvé dans l'étude 1 (en moyenne 1 cavité/ha, avec un maximum de 4 cavités/ha) apparaît très inférieur à la densité rapportée dans les forêts anciennes non exploitées – par ex. en moyenne 25-55 arbres porteurs de cavités/ha dans les peuplements feuillus (Fan et al. 2005) – et a fortiori dans les forêts primaires – par exemple 13 loges de pic ; 41 cavités de tronc ; 65 cavités basses par hectare dans les forêts de feuillus (hêtre) en montagne situées en Europe de l'est (Kozák et al. 2018) – ce qui peut être insuffisant pour la conservation d'un certain nombre d'espèces, notamment les espèces cavicoles rares – par ex. *Osomoderma eremita* (Ranius 2000).

L'identification de quantité seuil de micro-habitats reste néanmoins difficile en raison (i) de la complexité de la relation entre micro-habitats et espèces saproxyliques – par ex. effet conjoint du volume et de la diversité du bois mort (voir section précédente) ; (ii) du choix des variables réponse – par ex. occurrence/abondance d'une espèce cible ; diversité/composition des communautés et (iii) des lacunes méthodologiques concernant l'identification statistique des seuils en écologie forestière (Ranius and Fahrig 2006). Une récente revue a synthétisé les valeurs seuils trouvées dans la littérature concernant la quantité de bois mort suggérée pour la conservation de la biodiversité saproxylique (Müller and Bütler 2010). Il apparaît qu'une grande variété de seuils a été proposée en fonction du contexte forestier et des différents types de variable réponse de biodiversité utilisés, avec néanmoins un seuil fréquemment compris entre 30 à 50

$\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ pour les chênaies-hêtraies de plaine. Dans l'étude 1, nous avons trouvé un volume de bois mort légèrement inférieur – i.e. $\text{vol}_{\text{BM}} = 21.98 \pm 14.47 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ avec une valeur minimale de 3.02 et maximale de $77.38 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ – ce qui pourrait constituer une explication concernant l'absence de réponse des espèces lignicoles à cette variable. Dans une optique de conservation, il faudrait pouvoir définir une valeur de seuil unique ; cependant, comme l'ont souligné Ranius and Fahrig (2006), l'utilisation d'une valeur unique risquerait de ne pas satisfaire les besoins de certaines espèces, notamment celles présentant de fortes exigences écologiques en termes de quantité de micro-habitats.

➤ *Pertinence de l'échelle locale (1ha) ?*

Par ailleurs, l'échelle de 1 ha pourrait ne pas être cohérente avec la perception des espèces lignicoles et fongicoles, alors qu'elle semble l'être pour les coléoptères cavicoles, au vu des résultats obtenus dans l'étude 1 (réponse positive mais marginale des cavicoles à la densité de cavité dans une placette de 1 ha ; Figure 15) et dans l'étude 2 (réponse positive significative de forte amplitude des cavicoles à la densité de cavités dans une placette de 1 ha ; Tableau 7). La variation d'échelle d'effet a déjà été mise en évidence chez les coléoptères saproxyliques : différentes espèces vont répondre à la quantité d'habitat à différentes étendues spatiales – par ex. entre 20 à 2000 m pour 12 espèces de Cerambycidae (Holland et al. 2004) ; de 52 à plus de 5200 m pour 16 coléoptères saproxyliques associés aux chênes (Bergman et al. 2012). Afin de caractériser avec précision la relation entre biodiversité saproxylique et disponibilité en micro-habitat, il apparaît important d'explorer de nombreuses échelles spatiales (Ranius and Fahrig 2006), y compris des échelles plus grandes que l'échelle intra-peuplement.

4.2 La stabilité des habitats : un critère prédictif de la variabilité des échelles de réponse à la disponibilité en micro-habitat ?

Le résultat le plus important mis en exergue dans l'étude 2, est que l'échelle de réponse des quatre guildes saproxyliques (i.e. cavicoles, fongicoles, saproxylophages et xylophages) augmente lorsque la stabilité de leur micro-habitat diminue. Ce résultat est conforme au cadre conceptuel de « stabilité des habitats » (Southwood 1977) qui prédit que les espèces utilisant un habitat éphémère devraient avoir des capacités de dispersion plus élevées que les espèces se développant dans un habitat plus stable.

Plus particulièrement, nous avons montré que la guildes des coléoptères cavicoles, considérés comme des « espèces persistantes » (*perennial stayer species*) selon la classification proposée par Nordén and Appelqvist (2001), était le seul groupe positivement affecté (en termes d'abondance) par la densité de micro-habitat dans les placettes de 1 ha. A l'échelle de la zone tampon de 26 ha, les coléoptères cavicoles et fongicoles ont répondu positivement à l'augmentation de la quantité de cavités et polypores, respectivement. Par contre, à l'échelle de la fenêtre de 500 ha, seule la

richesse spécifique des saproxylophages était significativement plus élevée lorsque l'agrégation du bois mort augmentait, alors que les autres guildes n'ont pas répondu à l'agrégation de leur micro-habitat. Enfin, nous n'avons pas trouvé de réponse significative des espèces xylophages – considérées comme des « espèces colonisatrices » (*tracking-colonist species*) – ni à la quantité ni à l'agrégation des micro-habitats aux trois échelles spatiales (Tableau 7). Ainsi, nos résultats n'ont révélé aucune incohérence telle qu'une « lacune » dans la réponse des guildes de coléoptères le long du gradient de stabilité – i.e. les guildes associées à des micro-habitats très stables et très éphémères répondent à une certaine échelle alors que les guildes associées à des micro-habitats présentant une stabilité intermédiaire ne répondent pas.

Notre étude permet de soutenir indirectement (via la stabilité des micro-habitats) que la dispersion des espèces représente un déterminant important des échelles de réponse, comme suggéré par les modèles théoriques (Jackson and Fahrig 2012). En effet, grâce à notre dispositif d'étude hiérarchique multi-échelles, nous avons constaté qu'une augmentation de l'agrégation des micro-habitats à l'échelle de la fenêtre de 500 ha (indépendamment de la quantité) augmentait considérablement la similarité des communautés de coléoptères saproxylophages entre les unités d'échantillonnage – i.e. plus faible diversité- β (diversité entre sites à l'intérieur des fenêtres) et induisait un taux d'occupation moyen des sites à l'intérieur d'une fenêtre plus élevé (Figure 16, Figure 17). En d'autres termes, cela signifie que l'agrégation accrue de bois mort facilite la colonisation d'un plus grand nombre de sites par ces espèces contribuant ainsi à l'homogénéisation des communautés dans les fenêtres. Le fait que la modification de l'agrégation des micro-habitats à l'échelle de la fenêtre affecte la distribution des espèces saproxylophages alors qu'aucun effet à l'échelle de la zone tampon n'a été détecté, ni sur l'abondance, ni sur la richesse spécifique, tend à suggérer que la limite de dispersion de cette guildes se situe entre 250 m (la moitié de la longueur de la zone tampon de 26 ha), qui semble être une distance facile à surmonter, et 2.25 km (la longueur de la fenêtre de 500 ha) où la dispersion apparaît limitée. Cette gamme de distance est cohérente avec la distance de 1 km déjà mise en évidence pour les coléoptères saproxylophages associés au bois mort de chêne dans les forêts tempérées (Franc et al. 2007) et boréales (Gibb et al. 2006b). En outre, ce résultat soutient l'hypothèse formulée par Villard and Metzger (2014) qui stipule que la configuration (agrégation) aurait un effet particulièrement important sur la diversité lorsque la quantité d'habitat est située à un niveau intermédiaire – i.e. lorsque l'habitat est suffisamment rare pour être fragmenté mais suffisamment abondant pour permettre aux espèces de persister.

En revanche, l'agrégation des micro-habitats n'a pas eu d'effet significatif sur la diversité- β des trois autres guildes. Nous suggérons des explications distinctes d'une part pour la guildes cavicole et d'autre part pour les guildes fongicole et xylophage. Le taux d'occupation moyen des sites par les espèces caviholes est resté relativement faible par rapport aux espèces fongicoles et

xylophages. Cela suggère que l'augmentation de l'agrégation des cavités dans un paysage de 500 ha n'a pas permis à ces espèces d'occuper plus de sites. Par conséquent, les espèces cavicoles ont tendance à rester à proximité des sites d'échantillonnage et ne semble pas percoler dans le paysage, même lorsque leur micro-habitat est bien agrégé, ce qui suggère une forte limite de dispersion pour cette guildes. Ce résultat est conforme aux données publiées antérieurement concernant la faible capacité de dispersion de certains coléoptères cavicoles (Ranius 2006; Hedin et al. 2008). Inversement, pour les espèces fongicoles et xylophages, le nombre de sites occupés est resté élevé même lorsque l'agrégation des micro-habitats à l'intérieur des fenêtres était faible. Dans le cas des coléoptères xylophages, cette constatation concorde avec le fait que nous n'avons trouvé aucun effet de la quantité d'habitat à de plus petites échelles, et elle suggère globalement que ces espèces sont capables de se déplacer assez librement dans les fenêtres. Ces coléoptères sont donc susceptibles de répondre à la structure du paysage à de plus grandes échelles spatiales (> 500 ha) en raison de leur forte capacité de dispersion, qui peut s'élever à plusieurs dizaines de kilomètres pour certaines espèces (par ex. Jactel and Gaillard 1991).

Concernant la guildes des fongicoles, il est plus surprenant de ne trouver aucun effet de l'agrégation des micro-habitats dans les fenêtres sur la diversité- β et le taux d'occupation moyen. En effet, l'abondance était affectée par la quantité de polypores à l'échelle de la zone tampon de 26 ha mais pas à l'échelle de la placette de 1 ha. La fenêtre paysagère de 500 ha pourrait donc *a priori* correspondre à la gamme d'échelle d'effet (*sensu* Jackson and Fahrig 2012) de l'agrégation des micro-habitats. Bien sûr, nous ne pouvons pas écarter l'explication selon laquelle les effets d'agrégation ne sont étudiés qu'à travers un nombre restreint de fenêtres ($n = 8$), ce qui entraîne une faible puissance statistique, et donc un effet qui pourrait ne pas être détecté. De plus, il n'est pas nécessaire que les échelles d'effet soient les mêmes pour la composition des communautés (richesse spécifique, taux d'occupation moyen, indices de diversité- β), qui dépendent de la présence-absence des espèces, et l'abondance des communautés, qui dépend de l'abondance des espèces (Miguet et al. 2016).

5. Conclusion et perspectives

A travers ces deux dispositifs d'étude, nous avons mis en évidence qu'à l'échelle locale (i.e. placette de 1 ha) la relation entre disponibilité en micro-habitats et diversité des communautés de coléoptères apparaît complexe et partielle puisque seule la guildes des coléoptères cavicoles a répondu positivement à l'augmentation de la densité de cavités. Grâce à la mise en place d'un dispositif multi-échelles (étude 2), nous avons montré que différentes guildes de coléoptères répondaient à la structure du paysage (quantité et agrégation des micro-habitats) à des échelles spatiales contrastées. Plus spécifiquement, nous avons montré que le gradient d'échelles de réponse observé était cohérent avec le gradient de stabilité des micro-habitats – i.e. espèces

associées à des micro-habitats stables répondent à de plus petites échelles que les espèces dépendantes de micro-habitats plus éphémères. En se basant sur le modèle conceptuel de stabilité des habitats (Southwood 1977) qui prédit que les espèces associées à des micro-habitats stables présentent des capacités de dispersion plus faible que celles associées à des habitats éphémères, nos résultats apparaissent conformes à l'idée présente dans la littérature que l'échelle de réponse des espèces à la structure du paysage est implicitement liée à leurs capacités de dispersion.

Globalement, cette étude représente un développement important pour comprendre les échelles d'effet des variables paysagères sur la diversité des coléoptères saproxyliques au sein d'une matrice intra-forestière. En effet, en comparaison des travaux présents dans la littérature concernant les échelles d'effet, nous avons pu atteindre un niveau de généralisation plus élevé en s'intéressant à la réponse de l'ensemble de la communauté des coléoptères saproxyliques, permettant ainsi un transfert plus aisé vers des problématiques de gestion (voir Chapitre 4). Cependant, malgré les efforts pour mettre en exergue le rôle clé de la dispersion dans la réponse des espèces saproxyliques à la structure du paysage, nos analyses (i.e. réponse de la diversité- β et du taux d'occupation moyen à l'agrégation des micro-habitats au sein des fenêtres paysagères) reposent sur des modèles « corrélatifs » (phénoménologiques), permettant uniquement de déduire l'effet de la dispersion à partir des observations d'occurrence spatialisées pour chaque espèce qui se traduisent par des patrons de diversité des communautés. Or, outre l'influence de la dispersion, il a été suggéré que les échelles d'effet pouvaient également varier en fonction de la nature des variables paysagères mesurées – par ex. quantité, configuration – et la nature de la variable réponse – par ex. occurrence, abondance, richesse spécifique (Miguet et al. 2016). En effet, la quantité d'habitat semble particulièrement influencer la taille des populations (Fahrig 2003) – et par extension l'abondance des individus à l'échelle des communautés. Par ailleurs, des études ont déjà mis en évidence que la quantité d'habitat affectait la réponse des populations ou des communautés à des échelles plus faibles que la configuration (par ex. Smith et al. 2011). De ce fait, il peut y avoir une possible confusion concernant les déterminants des échelles d'effet entre (i) les traits d'histoire de vie de espèces (notamment ceux associés à la dispersion) ; (ii) la réponse biologique et (iii) les métriques paysagères.

En outre, l'utilisation d'une représentation diffuse des micro-habitats implique que les métriques paysagères ne peuvent être que « structurelles » – i.e. les indices de connectivité calculés ne prennent pas en compte si les micro-habitats sont occupés ou non. Bien que ce type de représentation « autécologique » du paysage représente un effort important pour affiner la caractérisation de l'habitat des espèces saproxyliques à grandes échelles spatiales (en comparaison des approches fondées sur une représentation binaire opposant « peuplement-habitat » du reste de la matrice forestière ; voir Chapitre 1), elle ne permet pas d'étudier

explicitement les processus biologiques, tels que la colonisation/extinction des micro-habitats.

Afin d'améliorer notre compréhension du rôle de la dispersion dans la distribution des espèces et plus spécifiquement d'explicitier le lien (i.e. cohérence/incohérence) entre dispersion et échelles de réponse, il est pertinent de conduire des approches complémentaires plus « mécanistes ». En ce sens, des modèles de métapopulations peuvent être utilisés pour estimer l'effet de la distance aux micro-habitats occupés sur les processus de colonisation/extinction qui sont intimement liés à la distribution des espèces au sein d'un paysage – voir par exemple les travaux sur *Limoniscus violaceus* (Gouix 2011) ou encore *Osmoderma eremita* (Ranius 2000).

CHAPITRE 3

Effet de la dispersion à deux échelles spatiales sur la dynamique d'occupation d'une bryophyte corticole protégée – *Dicranum viride*

CHAPITRE 3. Effet de la dispersion à deux échelles spatiales sur la dynamique d'occupation d'une bryophyte corticole protégée – *Dicranum viride*

Résumé

*La dispersion est reconnue comme un mécanisme central pour expliquer la structure spatiale de la distribution des espèces. Néanmoins, la relation entre la distribution « régionale » des espèces et les processus dynamiques « locaux » de colonisation/extinction restent à expliciter. L'objectif de cette étude est de mieux comprendre l'importance de la dispersion à deux échelles spatiales sur la dynamique des métapopulations d'une bryophyte corticole protégée – *Dicranum viride* – qui se développent à la base des troncs d'arbres d'essences feuillues.*

Cette espèce a été échantillonnée au sein de quatre peuplements à deux pas de temps, nous permettant de calculer directement les taux de colonisation/extinction. En parallèle, un échantillonnage a été réalisé en 2018 au sein d'un maillage systématique de 400 placettes réparties sur l'ensemble du massif de Compiègne, nous permettant d'évaluer l'agrégation spatiale de l'espèce à grande échelle.

*En utilisant un modèle de métapopulation spatialement explicite, nous avons mis en évidence un effet significatif positif de la connectivité locale ancienne (i.e. distance aux arbres anciennement occupés à l'intérieur des peuplements) qui était maximisé pour une distance de dispersion moyenne de quelques dizaines de mètres. Par ailleurs, nous avons mis en évidence la présence d'un fond de propagules extérieur au peuplement. En accord avec ce résultat, la connectivité régionale actuelle (distance de chaque peuplement aux placettes occupées par *D. viride* au sein du massif) a eu un effet positif significatif très fort sur la probabilité de colonisation locale. Cette mesure de connectivité (qui n'intègre pas de composante temporelle) a révélé une agrégation spatiale de l'espèce de l'ordre de quelques centaines de mètres. Outre les effets spatiaux, nous avons également détecté un effet positif significatif du diamètre de l'arbre sur le taux de colonisation. Cet effet peut refléter une préférence écologique de l'espèce ou simplement traduire une plus forte probabilité d'interception des propagules dû à une surface de tronc plus importante. Par ailleurs, en accord avec la littérature, nous avons trouvé un taux de survie très élevé (excepté dans un peuplement, probablement dû à un artéfact méthodologique).*

*Globalement, ces résultats soutiennent la possibilité d'une dispersion longue distance chez *D. viride*. Cependant, nous sommes confrontés aux limites de l'analyse des patrons d'occupation qui n'intègre pas de composante temporelle. Ainsi, l'agrégation spatiale observée au sein du massif peut provenir (i) d'événements de dispersion longue distance (quelques centaines de mètres) réalisés sur un pas de temps assez court ou (ii) d'une succession d'événements de dispersion courte distance (quelques dizaines de mètres) réalisés à plus long terme - i.e. dispersion « en pas japonais » rendu possible par la présence d'arbres favorables qui servent de relais (stepping stone).*

L'ensemble des résultats de cette étude apporte des informations clés pour la mise en place d'une stratégie de conservation adaptée pour cette espèce, qui doit être envisagée à plusieurs échelles spatiales. Ces éléments sont discutés dans le Chapitre 4.

1. Introduction

L'étude des patrons de distribution des espèces permet de révéler à quelles échelles spatiales la structure du paysage (i.e. quantité, agrégation des micro-habitats) apparaît liée à l'occupation d'une espèce – et par extension à la richesse spécifique des communautés (voir Chapitre 2). Cependant, ce type d'approche « corrélative » ne permet pas d'accéder aux processus écologiques qui sous-tendent ces échelles d'effets. La dispersion est reconnue comme un mécanisme central pour expliquer la structure spatiale de la distribution des espèces au sein de leur habitat (Leibold et al. 2004; Cadotte 2006), même si d'autres facteurs biotiques (par ex. compétition) peuvent aussi jouer un rôle important. En effet, en reprenant la théorie des filtres présentée en introduction générale, la limite de dispersion induite par l'isolement d'un site potentiellement favorable est un déterminant fort de la présence des espèces.

Les organismes sessiles – tels que les bryophytes, lichens, champignons lignicoles – présentent la particularité de se disperser passivement, via deux types d'unité de dissémination (diaspores): (i) des spores qui sont issues de la reproduction sexuée et (ii) des propagules issues de la reproduction asexuée qui peuvent être, chez les bryophytes, représentées simplement par des fragments de gamétophytes, notamment des bris d'apex foliaires, ou par des structures spécialisées – gemmae, tubercules, bulbilles (Glime 2017). Les propagules issues de la reproduction asexuée sont souvent de plus grosse taille que les spores et sont donc fréquemment considérées comme de moins bons disperseurs (Kimmerer 1991). En effet, elles semblent contribuer davantage à la croissance et à la stabilité de la population qu'à sa dissémination (Kimmerer 1991, 1994).

La complexité induite par ces deux modes de dispersion, rend la compréhension des mécanismes de dispersion pour ces espèces particulièrement difficile, notamment à grandes échelles spatiales (Pharo and Zartman 2007; Gjerde et al. 2015). Il en résulte que des conclusions antagonistes émergent de la littérature scientifique concernant les capacités de dispersion de ces organismes – i.e. distance parcourue par les diaspores (Komonen and Müller 2018). En effet, de nombreuses études ont mis en évidence que la dispersion des épiphytes était limitée à de petites distances (quelques dizaines de mètres). Cela se traduit par une forte diminution de la densité de propagules autour des populations sources, aboutissant à des patrons de distribution agrégée. Cela a déjà été montré pour les bryophytes (Snäll et al. 2003, 2005), les lichens (Gu et al. 2002; Johansson et al. 2012; Belinchón et al. 2017) ou encore les champignons (Jönsson et al. 2008). En revanche, certaines études montrent que la dispersion des propagules serait possible à plus grandes distances (quelques centaines à milliers de mètres) comme cela a déjà été suggéré, notamment pour les bryophytes (Hutsemekers et al. 2008; Hylander 2009; Lönnell et al. 2014). Pharo et Zartman

(2007) soulignent que la confirmation d'une limite à la dispersion chez les bryophytes est essentielle pour la mise en place de stratégies de conservation adaptée.

L'estimation de la distance de dispersion peut être obtenue soit par des approches directes expérimentales (par ex. piégeage des diaspores ; Pohjamo et al. 2006), soit indirectement via des méthodes moléculaires fondées sur la structuration génétique des populations (par ex. Snäll et al. 2004a). Une approche alternative consiste à utiliser des outils de modélisation, tels que les modèles de métapopulation, qui permettent de faire explicitement des prédictions sur le rôle de la dispersion dans les processus de colonisation et d'extinction des populations (Hanski and Gaggiotti 2004), et donc d'obtenir une estimation de la limite de dispersion des diaspores. En outre, l'importance relative de la dispersion locale, courte distance et de la dispersion longue distance, représenté par l'apport d'un fond de propagules provenant de l'extérieur du site d'étude – i.e. « dépôt de fond » (*background deposition* ; voir par ex. Johansson et al. 2012) peut également être évaluée.

L'application des modèles de métapopulation apparaît particulièrement adaptée pour les organismes qui vivent sur des taches d'habitat discrets, facilement identifiable et traçable, tels que c'est le cas des organismes épixyliques (bryophytes, lichens) qui développent sur des supports ligneux (arbres). Étant donné qu'il s'agit de taches d'habitat en *turnover* constant (i.e. apparition de nouvelles taches via la croissance des arbres et disparition dû à la sénescence et la mortalité du bois), le modèle de métapopulation « *habitat-tracking* » (Thomas 1994) apparaît mieux adaptée que les modèles classiques de métapopulation puisqu'il permet de prendre en compte explicitement la dynamique des taches d'habitat. Dans ce modèle, les populations peuvent s'éteindre en raison de processus stochastiques (démographiques et/ou environnementales) ainsi qu'en raison de processus déterministes dû à la disparition des taches d'habitat. Pour les bryophytes épixyliques, il a été suggéré un fonctionnement de type « *patch-tracking* » dans lequel seules les extinctions déterministes apparaissent déterminantes (Snäll et al. 2003, 2004b). La persistance de ces espèces à long terme dans le paysage va donc dépendre de leur capacité à suivre la dynamique spatio-temporelle des arbres hôtes (Snäll et al. 2003).

La théorie des métapopulations est un outil précieux pour comprendre les processus dynamiques de colonisation et d'extinction qui sous-tendent les échelles d'effet de la structure du paysage sur la présence des espèces, et permet donc de basculer d'une approche corrélative (Chapitre 2) vers une approche causale. Cependant, l'estimation de la dynamique métapopulationnelle requiert (i) une bonne connaissance autécologique des espèces, notamment concernant leur préférence en termes de micro-habitats et (ii) un suivi explicite des micro-habitats, de préférence à plusieurs pas de temps. Ces exigences méthodologiques peuvent être difficiles voire impossibles à satisfaire à

grandes échelles spatiales – par ex. à l'échelle du massif forestier (voir Chapitre 1). De ce fait, les études métapopulationnelles sont généralement restreintes à de plus petites échelles – par ex. l'échelle du peuplement – qui peuvent s'avérer plus restreinte que les échelles d'effets de la structure du paysage caractérisée par des approches plus corrélatives.

Il devient alors nécessaire d'explicitier la relation entre les processus dynamiques « locaux » de colonisation/extinction estimés à l'échelle du peuplement et les échelles d'effet de la structure du paysage sur la distribution « régionale » de l'espèce cible, potentiellement plus grande (With and Thomas 1996; Huston 1999). Cela s'avère d'autant plus nécessaire que les effets de la dispersion à l'échelle du paysage (10^2 - 10^4 m) sont relativement mal connus en comparaison des échelles locales et biogéographiques (McGill 2010). Pourtant, cette échelle représente le siège des événements potentiels de dispersion à longue distance (Hutsemekers et al. 2008; Gjerde et al. 2015) et peut également refléter les conséquences des dynamiques locales sur de plus longue période de temps (Menendez and Thomas 2000). Cette échelle paysagère apparaît d'autant plus pertinente qu'elle correspond à l'application de la plupart des mesures de gestion et conservation de la biodiversité.

L'objectif de cette étude est de mieux comprendre l'importance de la dispersion à deux échelles spatiales sur la dynamique des métapopulations d'une bryophyte épiphyte corticole – *Dicranum viride* – qui se reproduit quasiment exclusivement de façon asexuée par bris d'apex foliaires (aucune population fertiles connues actuellement France ; com pers. M. Gosselin). Cette espèce est actuellement en net recul sur l'ensemble de son aire de distribution. En France, qui est la limite Sud-Ouest de son aire de répartition, elle est considérée comme une espèce rare (Bardat and Hugonnot 2002), c'est pourquoi elle est réglementée au niveau national (Liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire français métropolitain), communautaire (Annexe 2 de la Directive 92/43/CEE avec un état de conservation défini comme « défavorable-mauvais » en région Atlantique) et international (Annexe 1 de la convention de Berne), ce qui en fait une espèce à un fort enjeu de conservation.

Plus particulièrement, dans cette étude, nous souhaitons évaluer si la connectivité locale (i.e. distance aux arbres anciennement occupés par l'espèce à l'intérieur des peuplements) a un effet sur la colonisation de nouveaux arbres par *D. viride* ainsi que sur l'extinction (inverse de la survie) via un effet de sauvetage. Le cas échéant, on cherchera à déterminer une distance limite de dispersion pour cette espèce ainsi que l'importance relative de la connectivité et des caractéristiques locales des arbres sur les processus de colonisation/survie. De plus, nous souhaitons identifier la présence potentielle d'un fond de propagules régional (i.e. extérieur au peuplement) et évaluer sa contribution dans les processus de colonisation/extinction. Nous

discutons du lien entre les processus dynamiques de colonisation et extinction des populations intra-peuplement et la structure spatiale de la distribution de *D. viride* sur l'ensemble du massif forestier de Compiègne.

Au vu de la stratégie reproductive de *D. viride*, nous faisons l'hypothèse (i) que les événements de colonisation sont principalement affectés par la connectivité intra-peuplement en raison d'une forte limite de dispersion des propagules issues de la reproduction asexuée ; (ii) qu'un fond de propagules régional peut contribuer au taux de colonisation locale, mais que son importance reste marginale et (iii) que le taux de survie est élevé, avec des événements d'extinction (quasiment) exclusivement induit par la destruction des arbres hôtes – i.e. extinction déterministe.

2. Matériel et méthodes

2.1 Présentation de l'espèce étudiée

Dicranum viride (Sull. & Lesq.) Lindb. est une espèce très souvent corticole (Dierssen 2001), particulièrement présente à la base des troncs d'essences feuillues à écorce lisse – très majoritairement sur *Fagus sylvatica* L. (Bardat and Hugonnot 2002; Stebel et al. 2011) et dans une moindre mesure sur *Caprinus betula* L. – mais également sur des essences à écorce rugueuse tel notamment *Quercus* sp. Elle peut néanmoins parfois être observée sur d'autres phorophytes⁸, notamment sur bois mort debout, ainsi que sur les bois gisant au sol et sur les souches; Bardat and Hugonnot 2002; Stebel et al. 2011, voir Encadré 2). Par ailleurs, *D. viride* semble également occuper préférentiellement les arbres d'un certain diamètre (i.e. DHP⁹ > 20 cm; Bardat and Hugonnot 2002, particulièrement en forêt de Compiègne (Bardat and Pichonet 2009). Concernant les caractères biologiques, bien que cette espèce soit capable de se reproduire par voie sexuée (taille des spores comprise en 16 et 21 μ m), cette stratégie n'est pas avérée en France métropolitaine. En revanche, la multiplication végétative (reproduction asexuée) qui s'effectue par la rupture des apex foliaires (propagules) est très fréquente (Bardat and Pichonet 2009; Stebel et al. 2011). L'espèce apparaît souvent en petites touffes ou en coussins isolés pouvant rendre sa détectabilité délicate, comme cela été suggéré pour d'autres bryophytes (Spitale and Mair 2015). Afin de s'assurer que la détectabilité de cette espèce est suffisamment élevée pour estimer avec fiabilité les taux de colonisation/extinction, nous avons mis place un dispositif visant à estimer le taux de détectabilité de *D. viride* et évaluer le biais possible de détection entre différents opérateurs (Encadré 6).

⁸ Le phorophyte désigne le support de fixation des organismes épiphytes (voir Introduction générale – section 2.2)

⁹ DHP : Diamètre à Hauteur de Poitrine – i.e. mesuré à environ 1.30m du sol

Encadré 6. Evaluation du taux de détectabilité de *Dicranum viride* au sein du massif de Compiègne

Au sein d'un peuplement, 20 arbres feuillus ont été sélectionnés aléatoirement et leur diamètre a été relevé. Pour chaque arbre, une prospection (section de tronc de 0 et 2 m du sol) de *D. viride* a été réalisée indépendamment par trois binômes d'observateur, pendant 3 minutes. Lorsque l'espèce était détectée, le nombre de coussins isolés (i.e. séparés par une distance ≥ 2 cm) a été enregistré.

Dans un premier temps, la probabilité de détection a été estimée via un modèle nul (i.e. sans intégrer de co-variables). Dans un second temps l'effet (i) du binôme d'observateur et du (ii) diamètre de l'arbre ont été testés par comparaison de modèle basées sur un critère d'AIC. Ces analyses ont été réalisées avec le logiciel PRESENCE 2.12.20. Les résultats indiquent une probabilité de détection de 0.78 ($IC_{95\%} = 0.57-0.91$). La comparaison de modèle révèle que le meilleur modèle est le modèle nul, signifiant que ni le diamètre ni les observateurs n'ont eu un effet significatif sur la probabilité de détection de *D. viride* (Tableau E6). Les deux premiers binômes d'observateur présentaient un taux de détection de 0.74 ($IC_{95\%} = 0.36-0.94$) alors que le troisième présentait un taux légèrement plus élevé de 0.87 ($IC_{95\%} = 0.45-0.98$). Dans ces conditions, la probabilité qu'un arbre où *D. viride* n'ait été détecté par aucune des trois équipes est très faible (0.006, $IC_{95\%} = 0.04-0.09$).

Tableau E6. Comparaison des modèles de détectabilité de *D. viride*, incluant ou non des co-variables (diamètre de l'arbre ou binôme d'observateur)

	AIC	Δ AIC	AIC wgt	Deviance (-2LL)
psi(.), p(.)	55.33	0.00	0.5198	51.33
psi(.), p(diam)	56.02	0.69	0.3682	52.02
psi(.), p(obs)	58.81	3.48	0.0912	50.81

psi (probabilité d'occupation) ; p (probabilité de détection) ; AIC wgt (poids d'AIC du modèle) ; LL (Log Likelihood – i.e. mesure de l'ajustement du modèle)

Bien qu'imparfaite, le taux de détection apparaît relativement élevé, en comparaison de celui obtenu pour d'autres espèces bryophytes (par ex. $p = 0.15$ pour *Buxbaumia viridis* ; Spitale and Mair 2015), nous permettant ainsi d'estimer, avec une relativement bonne fiabilité, les taux de colonisation/extinction de *D. viride*.

2.2 Stratégie et protocole d'échantillonnage de *Dicranum viride*

2.2.1 Echantillonnage à l'échelle locale (peuplement)

L'étude a été réalisée dans la forêt domaniale de Compiègne (voir Chapitre 1 – section 1.2.2.1 pour une présentation détaillée du massif). Quatre peuplements présentant des caractéristiques sylvicoles similaires en termes de traitement sylvicole (futaie régulière), d'âge (> 120 ans), de classe de diamètre dominant (GB ou TGB – i.e. DHP > 50 cm) et d'essences dominantes (Hêtres ou Chênes) ont été identifiés (Tableau 8). Parmi eux, un seul faisait partie de la réserve biologique dirigée des Beaux-Monts (RBD-BM) caractérisée par une gestion extensive, les trois autres étant localisés dans la matrice forestière exploitée (MFE).

La densité de phorophyte (arbres vivants d'essences feuillues avec un DHP ≥ 20 cm) était variable entre les quatre peuplements avec notamment une densité supérieure dans le peuplement P1570 situé dans le secteur non exploité (RBD-BM). En outre, ce peuplement se caractérisait, en moyenne, par des supports de plus faible diamètre en moyenne (Tableau 8). En restreignant les supports aux hêtres, ces différences avaient tendance à s'atténuer.

Tableau 8. Caractéristiques des quatre peuplements sélectionnés et description de l'occupation « actuelle » (2017) et « ancienne » (2007 ou 2014) ainsi que des taux de colonisation/extinction de *Dicranum viride*

ID peuplement	P1570	P3450	P5042	P5272
Surface (ha)	3.9	3.4	3.3	8
Gestion	RBD-BM	MFE	MFE	MFE
Traitement sylvicole	F.REG	F.REG	F.REG	F.REG
Age (années)	160-200	> 200	130-160	160-200
Essence dominante	HET	HET	CH	HET-CH
Date échantillonnage « ancien »	2007	2014	2014	2014
Durée inter-échantillonnage (années)	10	3	3	3
Densité totale de support	452	126	209	311
Densité totale de support hêtre	251	116	159	273
Diamètre moyen support (cm)	37.1	71.9	40.8	57.1
Diamètre moyen support hêtre (cm)	43.5	73.6	44.2	57.5
S_L moy $\pm$ SD	451.91 $\pm$ 126.47	911.28 $\pm$ 228.77	490.66 $\pm$ 243.09	680.10 $\pm$ 294.06
S_L min - max	152.55 - 789.54	344.33 - 1243.56	2.03 - 948.90	50.83 - 1194.18
Coefficient de variation S_L (%)	27.99	25.11	49.54	43.24
S_R	1.44	1.34	0.01	0.50
Nombre / Taux occupation actuel	231 / 0.51	119 / 0.94	50 / 0.24	86 / 0.28
Nombre / Taux occupation ancien	50 / 0.11	107 / 0.85	39 / 0.19	125 / 0.40
Nombre / Taux colonisation	183 / 0.46	12 / 0.63	13 / 0.08	25 / 0.13
Nombre / Taux d'extinction (1 - survie)	2 / 0.04	0 / 0.00	2 / 0.05	64 / 0.51

RBD-BM (réserve biologique dirigée des Grand-Monts) ; MFE (matrice forestière exploitée) ; F.REG (futaie régulière) ; HET (Hêtres) ; CH (Chênes) ; S_L (connectivité locale ancienne) ; S_R (connectivité régionale actuelle)

Au sein de chaque peuplement, un échantillonnage de *D. viride* a été réalisé, sur les arbres vivants d'essences feuillues uniquement, en 2007 pour le peuplement de la RBD-BM et en 2014 pour les trois peuplements MFE. Cet échantillonnage a été réalisé par des agents de l'ONF et des bryologues du CBN de Bailleul. La stratégie d'échantillonnage ciblait prioritairement les hêtres de gros diamètre. Une prospection intensive des arbres proches de ceux où une présence a été détectée (incluant d'autres essences feuillues et de plus petits diamètres). Tous les arbres occupés

ont été marqués et géolocalisés. Les données issues de cet échantillonnage sont qualifiées de données « anciennes » dans la suite du chapitre.

En octobre 2017, ces quatre peuplements ont fait l'objet d'un inventaire systématique de tous les arbres vivants et mort debout, d'essences feuillues en excluant les perchis et gaulis – i.e. $DHP \geq 20$ cm (Figure 18). Cet échantillonnage a été réalisé par sept bryologues¹⁰ du réseau naturaliste « Habitat-Flore » de l'ONF durant 5 jours (équivalent à 35 hommes/jour). Les données issues de cet échantillonnage sont qualifiées de données « actuelles » dans la suite du chapitre.

La prospection a été réalisée de la base du tronc jusqu'à une hauteur de 2 m. En effet, plusieurs auteurs indiquent que la propagation de *D. viride* sur le tronc s'effectue de façon ascendante induisant une présence de l'espèce principalement dans la partie inférieure des troncs, jusqu'à environ 2 m au-dessus du niveau du sol (Bardat and Hugonnot 2002; Stebel et al. 2011). Chaque arbre prospecté a été géolocalisé et la présence « actuelle » et/ou « ancienne » a été enregistrée. A partir de ces données, nous avons pu calculer le taux de colonisation (arbres non occupés anciennement mais occupés actuellement) et le taux d'extinction (arbres occupés anciennement mais non occupés actuellement). Cependant, au vu de la stratégie de prospection qui a été appliqué, une incertitude assez forte réside dans les données d'absence « ancienne », notamment pour les arbres éloignés d'un arbre occupé. De ce fait, nous avons restreint le jeu de données en éliminant tous les arbres situés à une distance supérieure à 20 m des arbres occupés en 2014. Cette distance seuil étant définie arbitrairement, nous avons évalué la robustesse des résultats obtenus dans cette étude, notamment l'estimation du paramètre de dispersion $1/\alpha$ (voir section suivante), en les comparant avec ceux obtenus à partir du jeu de données complet (pas de distance seuil) et des jeux de données seuillés à différentes distances – i.e. 10, 30, 50 et 80 m (Annexe 5 – Table A5). Le jeu de données complet était constitué de 1863 arbres prospectés sur l'ensemble des peuplements. Après avoir appliqué le seuil de distance de 20 m, celui-ci a été restreint à 1098 arbres.

¹⁰ F. Acquitter, M. Blin, S. Cadet, M. Colcy, P. Holveck, V. Parmain, F. Ritz

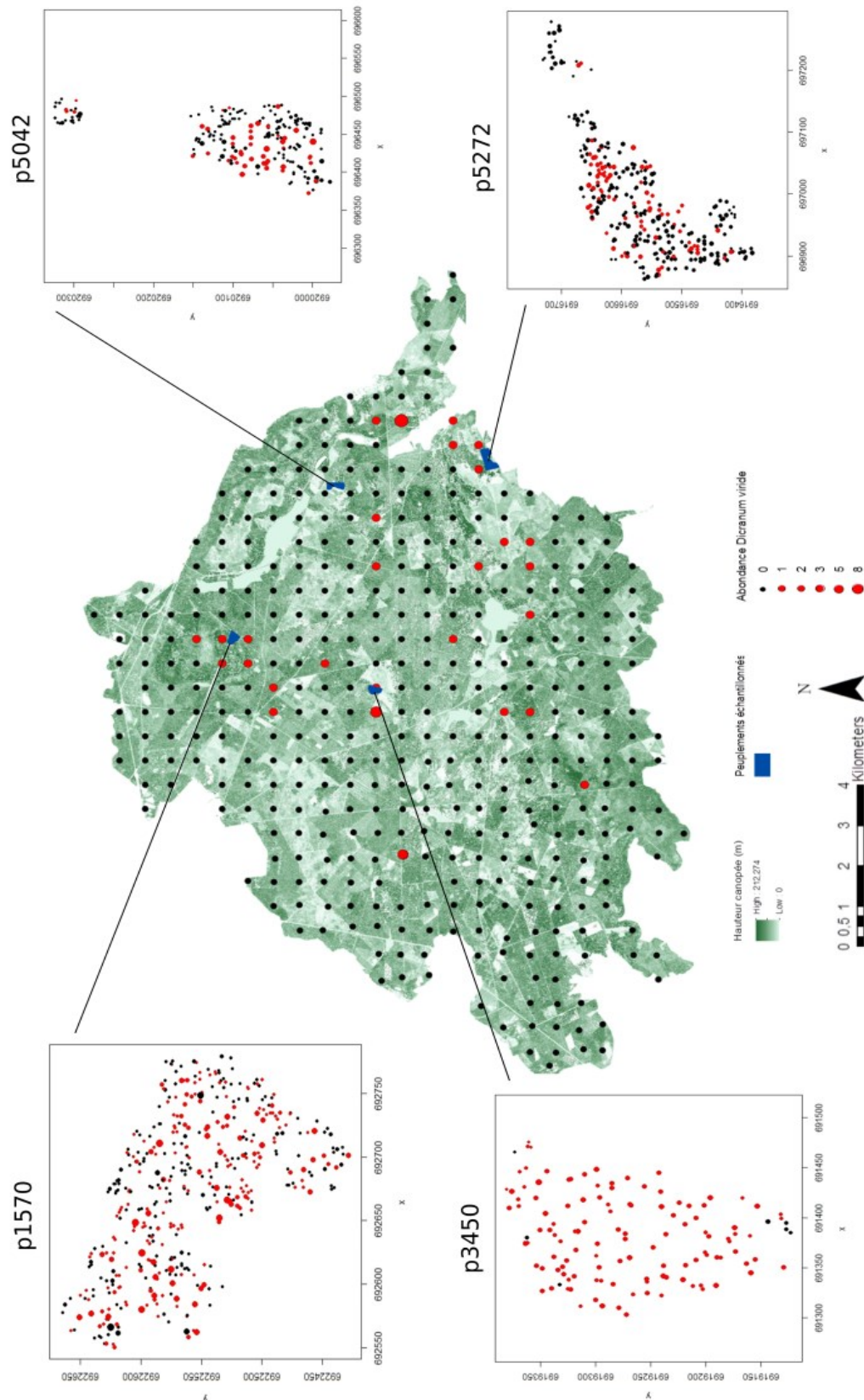


Figure 18. Distribution de *Dicranum viride* à l'échelle du massif et occupation actuelle des arbres au sein des quatre peuplements échantillonnés en 2017

Les points au sein des quatre peuplements représentent l'absence (noir) et la présence (rouge) de *D. viride* ; la taille des points représente le diamètre des arbres

2.2.2 Echantillonnage à l'échelle régionale (massif)

A l'échelle du massif, un échantillonnage a également été mis en œuvre en 2018 par l'ONF au sein d'un maillage systématique constitué de 400 placettes circulaires d'un rayon de 20 m (environ 0.8 ha), équidistantes de 600 m. Au sein de chaque placette, une prospection¹¹ de *D. viride* a été réalisée durant 5 min.

Lorsque l'espèce était détectée, les caractéristiques du phorophyte – i.e. type de support (souche, bois vivant ou mort), essence et diamètre – ont été relevés. L'abondance de *D. viride* au sein de chaque placette a été calculée à partir du nombre de phorophytes occupés (Figure 18). Lorsque cela s'est avéré nécessaire, l'identification a été confirmée au laboratoire par examen microscopique des coupes de feuilles. Par ailleurs, des informations mésologiques ont également été enregistrées au sein de chaque placette: (i) le traitement sylvicole – futaie régulière/irrégulière, taillis sous futaie, taillis, peuplement hors sylviculture – obtenu à partir du document d'aménagement, (ii) la surface terrière totale mesurée à l'aide d'une mire relascopique, (iii) la hauteur du peuplement mesurée avec un vertex, (iv) la stratification de la végétation ligneuse correspondant au recouvrement ligneux estimé au sein de différentes strates (< 5m, 5 à 10m, 10 à 15m et >15m) et (v) l'ouverture de la canopée moyenne mesurée à l'aide d'un densiomètre convexe selon les azimuts Nord et Sud.

2.3. Analyses statistiques: modélisation de la dynamique métapopulationnelle

Le taux de colonisation et le taux de survie (inverse de l'extinction) de *D. viride* ont été modélisés en utilisant le cadre général des modèles linéaires généralisés (GLM) avec une distribution binomiale et une fonction « *logit* » – i.e. régression logistique (Eq. 1).

$$(Eq. 1) \quad \text{logit}(\theta_{i,t}) = \sum \beta_n \times x_n + \beta_L \times S_L + \beta_R \times S_R$$

Les modèles ont été calibrés sur les événements observés de colonisation et de survie entre les différentes périodes – 2007/2014 et 2017 (*turnover data*). La « colonisation » a été calculée à partir du sous-jeu de données incluant uniquement les arbres anciennement inoccupés avec 0 – arbres non occupés ni anciennement, ni actuellement et 1 – arbres non occupés anciennement mais occupés actuellement. La variable binaire « survie » (équivalente à l'inverse de l'extinction)

¹¹ Une calibration du protocole a été réalisée en amont afin de définir la durée et la surface de prospection permettant d'optimiser la détection de *D. viride*. Deux modalités ont été testées: (i) placette de 20 m de rayon avec une prospection sur des pas de temps de 5 minutes de recherche cumulées (5 ; 10 ; 15 minutes) et (ii) placette de 20 m de rayon avec durée de recherche de 24 min. La modalité de 5 min sur une placette d'un rayon de 20 m a été retenue car elle ne présentait pas de différence significative avec les prospections supérieures en surface ou en temps (analyse effectuée par l'ONF en 2017).

a été obtenue à partir d'un sous-jeu de donnée incluant uniquement les arbres anciennement occupés avec 0 – arbres occupés anciennement mais non occupés actuellement et 1 – arbres occupés anciennement et actuellement.

Pour chaque arbre i , le paramètre θ représentait la probabilité de colonisation ou de survie. Cette probabilité était expliquée (i) par les n variables x représentant les caractéristiques du phorophyte (arbre) incluant le diamètre (variable continue) et l'essence (facteur à deux modalités opposant le hêtre aux 13 autres essences). A noter que cette dernière variable n'a pas été intégrée dans le modèle de survie étant donné que des extinctions ont été détectées uniquement sur le hêtre) et (ii) deux variables de connectivité fonctionnelle (i.e. basée sur les arbres/placettes occupé(e)s) mesurées à différentes échelles spatiale : la connectivité locale ancienne (S_L) et la connectivité régionale actuelle (S_R). Ces variables ont été intégrées dans la modélisation du taux de colonisation ainsi que dans celle du taux de survie permettant ainsi de prendre en compte un potentiel effet de sauvetage (*rescue effect*) – i.e. recolonisation suite à une extinction. Les paramètres (β) correspondent aux coefficients estimés par le modèle. Les variables explicatives continues ont toutes été standardisées (centrées-réduite).

La variable de connectivité locale ancienne (S_L) a été calculée en se basant sur les données issues de l'échantillonnage des arbres à l'intérieur des peuplements. Elle permet d'exprimer la distance d_{ij} (mètres) représentée par une fonction de densité de probabilité (exponentielle décroissante) entre chaque arbre prospecté i et les arbres anciennement occupés p_j dans le voisinage. L'occupation ancienne a été pondérée par le diamètre D_j des arbres afin de traduire la quantité potentielle de propagules, sous l'hypothèse que celle-ci croît linéairement avec le diamètre de l'arbre (Eq. 2).

$$(Eq. 2) \quad S_L = \sum_{i \neq j} e^{-\alpha_L \times d_{ij}} \times p_j D_j$$

La connectivité régionale actuelle (S_R) a été calculée en se basant sur les données issues de l'échantillonnage des placettes à l'échelle du massif. Elle permet d'exprimer la distance d_{km} (mètres) représentée par une fonction de densité de probabilité (exponentielle décroissante) entre chacun des quatre peuplements m et les 400 placettes k échantillonnées sur l'ensemble du massif, pondérée par l'abondance A_k de *D. viride* dans chaque placette (Eq. 3).

$$(Eq. 3) \quad S_R = \sum_k e^{-\alpha_R \times d_{km}} \times A_k$$

Dans ces deux équations, α représente un paramètre de mise à l'échelle (*scale of effect*). Concrètement, il permet de déterminer la vitesse de décroissance de la fonction exponentielle qui

représente le noyau de dispersion. Ainsi, $1/\alpha$ représente la distance moyenne de dispersion. Le paramètre α a été estimé à partir des données et optimisé en cherchant la valeur qui minimise le plus la déviance du modèle (séquence de valeurs testées comprises entre 10^{-3} et 10^1 pour α_L et entre 10^{-4} et 10^{-1} pour α_R , avec un pas de 0.1). En effet, plus la déviance du modèle est faible, meilleur est l'ajustement aux données. L'incertitude dans l'estimation de la valeur α a été obtenue à partir du modèle présentant une différence de deux points de déviance (Δdev) par rapport au meilleur modèle. L'optimisation α_L a été réalisée à partir d'un modèle explicatif du taux de colonisation de l'espèce à l'échelle des peuplements (GLM avec une distribution binomial) incluant les caractéristiques de l'arbre – essence et diamètre – ainsi que la variable de connectivité S_L (Eq. 2). L'optimisation de α_R a été effectuée à partir d'un modèle explicatif de l'abondance A_k de l'espèce au sein des placettes à l'échelle du massif (GLM avec une distribution de Poisson), incluant les caractéristiques des placettes – surface terrière (G), hauteur du peuplement (H), recouvrement ligneux $< 5m$ (R5) et ouverture de la canopée (OC) ainsi que la variable de connectivité S_R (Eq. 3). Les valeurs de α_L et α_R reportées sont celles qui ont donné la plus faible déviance du modèle. A noter que ces valeurs de α ont été utilisées dans les modèles du taux de survie intra-peuplement, sans ré-estimation (optimisation).

Afin d'évaluer les effets respectifs des différentes variables, nous avons suivi une procédure incrémentale. Dans un premier temps, les effets fixes étaient uniquement représentés par (1) les variables caractéristiques du support et (2) la connectivité locale (S_L). Un effet aléatoire « peuplement » a été ajouté au modèle (GLMM) afin de prendre en compte le fait que l'échantillonnage des supports (arbres) a été réalisé au sein de quatre peuplements différents.

Dans le but de mettre en évidence la présence d'un fond de propagules (*background deposition*, BD) – qui permet d'assurer une colonisation même lorsque la connectivité locale est nulle – nous avons comparé ce modèle avec un modèle où la variable S_L a été transformée en log (BD non autorisée) via le critère d'information d'Akaike (AIC). Cela signifie que dans l'Eq. 1, « S_L » a été remplacé par « $\log(S_L)$ ». Cette transformation implique qu'une très faible valeur de connectivité (proche de 0) va prendre des valeurs fortement négatives conduisant à une probabilité de colonisation nulle. Afin de représenter la différence entre ces modèles (avec et sans BD), nous avons prédit la probabilité de colonisation pour différentes valeurs de S_L et $\log(S_L)$ tout en fixant la valeur des autres variables intégrées dans les modèles (i.e. Hêtre; DHP = 50 cm).

Dans un second temps, nous avons incrémenté le modèle en supprimant l'effet aléatoire « peuplement » et en ajoutant un effet fixe représenté par la variable de connectivité régionale S_R (qui présente la même « structure » étant donné qu'elle est calculée à l'échelle du peuplement). L'importance de chacune des variables (essence, diamètre, S_L , S_R) a été évaluée en fonction de

leurs effets sur la déviance du modèle (i.e. augmentation/réduction de la déviance). Etant donné que la différence de déviance moyenne entre des modèles imbriqués suit une distribution du chi-2, nous avons évalué leur significativité par un test du rapport de vraisemblance, en utilisant la fonction « *drop1* » du package-R *lme4*.

Enfin, dans le but d'évaluer si la connectivité S_R était suffisante pour expliquer la présence d'un fond de colonisation régionale, nous avons réinséré l'effet aléatoire « peuplement » dans le modèle. Le modèle sans effet aléatoire (GLM) avec le modèle incluant l'effet aléatoire « peuplement » (GLMM) ont été comparés via le critère d'AIC. L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel R – version 3.4.1.

3. Résultats

3.1 Occupation de *D. viride* et description des événements de colonisation et d'extinction

A l'échelle des peuplements, le taux d'occupation actuelle (2017) de *D. viride* variait de 0.24 (P5042) à 0.94 (P3450) (Tableau 8, Figure 18). Des événements de colonisation se sont produits au sein des quatre peuplements, mais à des taux extrêmement variables. Le maximum (0,63) était atteint dans le peuplement P3450 et le minimum (0,08) dans le peuplement P5042, tous deux étant situés dans la matrice forestière exploitée. A noter cependant qu'en valeur absolue, le nombre de colonisation était nettement supérieur dans le peuplement situé dans la RBD-BM (P1570). Enfin, concernant l'extinction, seul un peuplement (P5272) présentait un taux élevé (0.51) qui, par ailleurs, était supérieur au taux de colonisation (0.13). Les trois autres peuplements présentaient des taux d'extinction extrêmement faibles, voire nuls pour P3450. A l'échelle du massif, le taux d'occupation était faible, avec seulement 28 placettes occupées parmi les 400 échantillonnées. Par ailleurs, l'abondance (nombre de supports occupés/placette) variait de 1 à 8 (Figure 18).

3.2 Modélisation du taux de colonisation

Nos résultats soulignent que le taux de colonisation de *D. viride* était expliqué à la fois par les caractéristiques de l'arbre et les variables de connectivité. Plus particulièrement, le diamètre a eu un effet positif significatif en réduisant la déviance du modèle de 40 points, alors que l'effet de l'essence (hêtre vs autres essences) n'était pas significatif. La variable de connectivité locale ancienne (S_L) affectait également positivement et significativement le taux de colonisation mais avec une importance plus faible que le diamètre, en réduisant la déviance du modèle de seulement 10 points (Figure 19a). Le modèle le mieux ajusté aux données (déviance la plus faible, $dev_{mod} = 743.95$; Annexe 5 – Figure A5a) a été obtenu pour un paramètre d'échelle $\alpha_L = 0.032$ [0.016 et 0.063], équivalent à une distance de dispersion moyenne de 31.6 m [15.8 ; 63.1]. Le modèle incluant la variable S_L log-transformée – i.e. n'autorisant pas un fond de propagules – était moins

bon que le modèle sans transformation – i.e. autorisant un fond de propagules ($\Delta AIC = 5.06$). Dans le modèle sans transformation, une probabilité de colonisation de 0.40 a été obtenue lorsque la connectivité locale ancienne (S_L) était nulle – signe de la présence d'un fond de propagules régional – et une probabilité de 0.92 lorsque S_L atteignait la valeur maximale obtenue dans cette étude (i.e. 1240 ; Figure 20).

La connectivité régionale actuelle (S_R) apparaît être la plus importante pour expliquer le taux de colonisation avec une réduction de la déviance de 165 points (Figure 19a). Le modèle le mieux ajusté aux données (déviance la plus faible) a été obtenu pour un paramètre d'échelle $\alpha_R = 1.10^{-8}$. Cependant, lorsque la valeur de α tend vers 0, la mesure de connectivité devient assimilable à une mesure non spatialisée d'abondance puisque $e^0 = 1$ (voir Eq. 3). Cela revient à calibrer un modèle explicatif de l'abondance de *D. viride* dans la placette cible (A_i) incluant une variable explicative représentant l'abondance des autres placettes (A_j). De ce fait, cela conduit à un très bon ajustement (faible déviance) du modèle aux données induit par la forte corrélation entre la variable à expliquer et l'une des variables explicatives du modèle (Annexe 5 – Figure A5a). Cette valeur optimisée de α ne peut donc pas être interprétée comme un processus biologique (limite de dispersion) étant donné qu'elle reflète simplement un artéfact méthodologique dans le calcul de la connectivité. En revanche, le courbe d'optimisation, révèle un deuxième « minimum local » de la déviance du modèle, dans une gamme de valeur non soumise à ce biais méthodologique et donc pertinente pour une interprétation écologique. Ainsi, nous avons retenu la valeur optimisée $\alpha = 0.003$ ($dev_{mod} = 235.46$) associée une incertitude comprise entre 0.002 et 0.008, équivalent à une distance de 316.2 m [125.9 ; 501.2]. Par ailleurs, le modèle avec l'effet aléatoire « peuplement » était meilleur que le modèle incluant uniquement les effets fixes ($\Delta AIC = 6.95$). Les trois variables (diamètre, S_L , S_R) restent significatives avec cependant un effet beaucoup moins important de la variable S_R (Annexe 5 – Figure A5b).

3.3 Modélisation du taux de survie

Les résultats obtenus pour le taux de survie sont similaires à ceux obtenus pour le taux de colonisation avec un effet positif fort de S_R et dans une moindre mesure S_L (réduction de la déviance de 34 et 5 points, respectivement). Le diamètre affectait également positivement la survie de *D. viride* avec une réduction de déviance de 17 points (Figure 19b). Le modèle incluant un effet aléatoire « peuplement » était nettement meilleur que le modèle incluant uniquement les effets fixes ($\Delta AIC = 63.93$). En outre, l'ajout de cet effet aléatoire a entraîné une perte de significativité de la variable de connectivité actuelle régionale S_R et une augmentation de la significativité de S_L (Annexe 5 – Figure A5b).

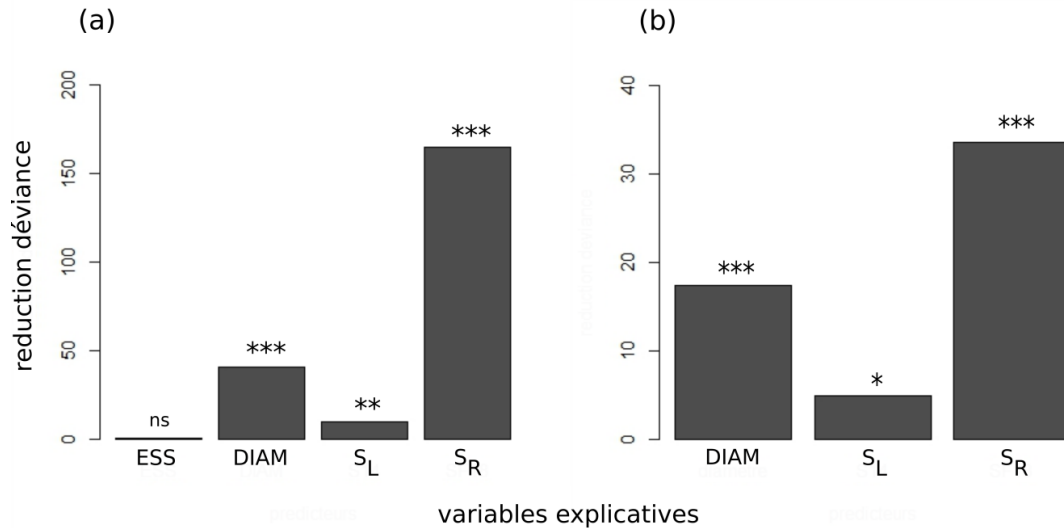


Figure 19. Effet des caractéristiques du phorophyte, de la connectivité locale et régionale sur (a) le taux de colonisation et (b) le taux de survie (inverse de l'extinction)

La réduction de la déviance (axe de ordonnées) induite par l'ajout de chaque variable est associée à une p-value qui a été obtenue par un test du rapport de vraisemblance. A noter que toutes les variables ont eu un effet positif sur la variable réponse puisqu'aucune n'entraîne une augmentation de la déviance du modèle. ESS (essence) ; DIAM (diamètre du phorophyte – i.e. arbre hôte) ; S_L (connectivité locale ancienne) ; S_R (connectivité régionale actuelle). P-value * 0.01 < P < 0.05; ** 0.001 < P < 0.01; *** P < 0.001; ns: non significatif

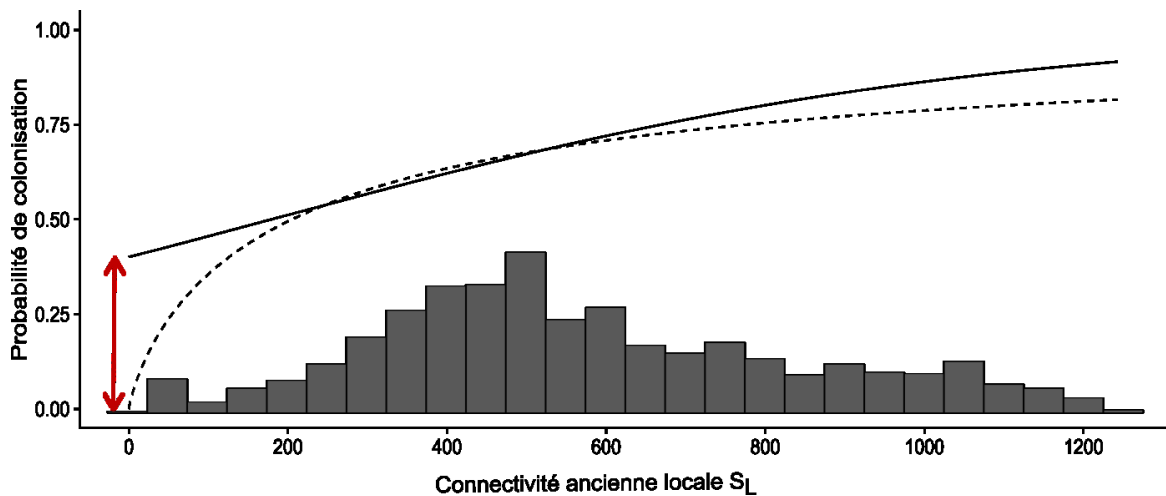


Figure 20. Comparaison de la probabilité de colonisation d'un arbre par *Dicranum viride* en fonction de la connectivité locale entre un modèle autorisant la présence d'un fond de propagules régional (trait plein) et un modèle ne l'autorisant pas (trait pointillés)

L'histogramme représente les valeurs de S_L obtenues pour l'ensemble des 1098 arbres échantillonnés au sein des quatre peuplements. La double flèche rouge représente l'effet du fond de propagules régional (BC) sur la colonisation locale d'un phorophyte par *D. viride*

4. Discussion

Au sein des quatre peuplements échantillonnés dans cette étude, les événements de colonisation de *Dicranum viride* apparaissent très hétérogènes avec un minimum de 0.13 et un maximum de

0.94. Le taux de colonisation était influencé à la fois par la connectivité locale ancienne (S_L) – i.e. proximité aux arbres anciennement occupés – et la connectivité régionale actuelle (S_R) – i.e. proximité aux placettes actuellement occupées – ainsi que par les caractéristiques du phorophyte.

4.1 Taux de colonisation: effet des caractéristiques de l'arbre, de la connectivité locale et régionale

4.1.1 Effet de la connectivité locale: forte limite de dispersion

Dans cette étude, nous avons mis en évidence que la connectivité locale ancienne (S_L) a eu un effet positif sur le taux de colonisation, ce qui est cohérent avec les prédictions de la théorie des métapopulations (Hanski and Giplin 1991). L'importance de la connectivité sur la colonisation de *D. viride* est la conséquence d'une dispersion limitée. L'optimisation du paramètre d'échelle (α_L) révèle une limite à la dispersion de l'ordre de quelques dizaines de mètres (i.e. distance de dispersion comprise entre 16 et 63 m). Cette forte limite de dispersion est en accord avec les résultats d'études antérieures sur les bryophytes qui ont soit observées une densité des propagules plus élevée près des sources de dispersion (ex. Kimmerer 1991), soit identifiées des patrons d'agrégation spatiaux (ex. Löbel et al. 2006a) ou encore démontrées que les taches d'habitat (arbres, peuplement) bien connectées étaient plus susceptibles d'être colonisées que celles qui étaient isolées (ex. Snäll et al. 2003, 2005). Par exemple, Snäll et al. (2003) indiquent que pour une bryophyte corticole à reproduction sexuée et asexuée (*Orthotrichum speciosum*), seules 17 % des événements de colonisation se produisent au-delà de 15 mètres ($\alpha = 0.12$). A noter que nous ne pouvons pas exclure que ce paramètre d'échelle (α) – que nous interprétons comme une limite de dispersion – pourrait également refléter une limite d'habitat (Fibich et al. 2018). En effet, l'effet de l'isolement pourrait induire une modification des conditions microclimatiques: plus un arbre est isolé plus la température est susceptible d'augmenter et l'humidité susceptible de diminuer, ce qui correspond à des conditions *a priori* peu favorables pour *D. viride* puisqu'il s'agit d'une espèce mésophile, sciaphile, qui affectionne les stations avec un taux d'humidité élevé et constant (Bardat and Hugonnot 2002).

4.1.2 Effet de la connectivité régionale: apport d'un fond de propagules régional ?

Malgré cette forte limite de dispersion, nous avons mis en évidence la présence d'un fond de propagules (*background deposition*) extérieur au peuplement (i.e. qui ne s'explique pas par la position spatiale des arbres anciennement occupés) permettant à *D. viride* de coloniser de nouveaux arbres dans le peuplement. En effet, le modèle n'autorisant pas cet apport de propagules (pas de colonisation possible lorsque la connectivité locale S_L est nulle) était moins bon que celui où cet apport régional de propagule était autorisé. Dans le modèle autorisant un fond de propagules, lorsque la connectivité est nulle, le taux de colonisation estimé restait élevé (0,4 ;

Figure 20). Ce résultat suggère que *D. viride* est capable de se disperser sur de plus longues distances – i.e. supérieure à quelques dizaines de mètres. Ce phénomène singulier mais néanmoins connu dans la littérature a déjà été souligné pour les bryophytes terricoles (Lönnell et al. 2012) et épiphytes (Hylander 2009) ainsi que pour les lichens (Johansson et al. 2012; Gjerde et al. 2015) et les champignons saproxyliques (Edman et al. 2004). Il a été suggéré que cette dispersion à longue distance pouvait être fréquente pour des espèces qui se dispersent de façon passive via des spores qui sont généralement de plus petite taille et donc considérées comme de meilleurs disperseurs que les propagules asexuées (Kimmerer 1991, 1994; Löbel et al. 2006b). De ce fait, la présence d'un apport de propagules à une échelle plus grande que celle du peuplement peut paraître relativement surprenante pour *D. viride* qui se disperse uniquement via des propagules asexuées au sein de notre site d'étude (Bardat and Pichonet 2009). Cependant, il a été suggéré que cette faible distance de dispersion des propagules asexuées serait compensée par une production plus continue et en plus grande quantité, associée à un taux d'établissement supérieur aux spores (Kimmerer 1994; Löbel and Rydin 2009, 2010) permettant ainsi d'alimenter plus durablement un fond de propagules et donc pouvant contribuer de façon significative à la dispersion à longue distance (Pohjamo et al. 2006).

La forte réduction de la déviance du modèle induit par la connectivité régionale actuelle (S_R) renforce l'idée que la colonisation des arbres peut être alimentée par une source de propagules extérieure au peuplement (Figure 19a). Ce type de dispersion pourrait s'expliquer par différents mécanismes notamment les courants aériens (anémochorie) même si la vitesse du vent est probablement assez faible dans les strates situées sous la canopée (Kimmerer 2005). Un autre mécanisme possible provient de la dispersion par les animaux (zoochorie) notamment par les oiseaux ou les grands mammifères (Glime 2017). Ce résultat apparaît conforme aux études antérieures qui ont mis en évidence une dispersion longue distance pour différentes bryophytes, incluant des espèces à reproduction asexuée – par ex. Lönnell et al. (2014) pour une bryophyte terricole ; Barbé et al. (2016).

Tout comme la dispersion courte distance, nos résultats suggèrent que cette dispersion serait spatialement contrainte. En effet, l'optimisation du paramètre d'échelle (α_R) révèle une limite à la dispersion de l'ordre de quelques centaines de mètres (i.e. comprise entre 125 et 500 m). Cette échelle de limite de dispersion a déjà été mise en évidence dans la littérature. Par exemple Löbel et al. (2006a) soulignent un effet fort de la connectivité des peuplements situés dans un paysage forestier d'environ 15km² (équivalent à une distance d'environ 2 km) sur l'occupation de bryophytes à dispersion asexuée. Snäll et al. (2004a) ont également détecté une structuration génétique à une échelle d'environ 300 m pour deux espèces de bryophytes épiphytes, pour lesquelles une limite à la dispersion avait déjà été mise en évidence en se basant sur les patrons

d'occupation, mais à une échelle beaucoup plus restreinte (Snäll et al. 2003).

4.1.3 Distribution agrégée de *D. viride* à l'échelle du massif: lien avec la dispersion

L'interprétation de la variable de connectivité régionale actuelle en termes de distance de dispersion reste néanmoins délicate et doit être effectué avec beaucoup de prudence. En effet, contrairement à S_L qui est une mesure dynamique à court terme de la connectivité puisqu'elle est calculée à partir de la distance aux arbres anciennement occupés – i.e. 2007 (P1570) ou 2014 (P3450, P5042, P5272) – la métrique S_R est calculée à partir de l'occupation (abondance) actuelle de l'espèce au sein d'un maillage de placettes réparties uniformément sur l'ensemble du massif (i.e. un seul échantillonnage temporel). Il s'agit donc plutôt d'une mesure de l'autocorrélation spatiale de l'occupation de *D. viride* à l'échelle du massif.

Ce signal d'autocorrélation peut résulter (i) d'évènements de dispersion longue distance (quelques centaines de mètres) réalisés sur un pas de temps assez court ou (ii) d'une succession d'évènements de dispersion singuliers, à courte distance (quelques dizaines de mètres) réalisée à plus long terme. Ce type de dispersion s'apparente à une dispersion en « pas japonais » (*stepping stone*) rendu possible par la présence de phorophytes favorables (par ex. dans des conditions méso-climatiques en accord avec les exigences de l'espèce) qui servent alors de relais de dispersion. Ainsi, l'agrégation actuelle à l'échelle régionale (massif) pourrait simplement traduire une dynamique à plus long terme que celle étudiée à l'échelle locale (peuplement). En d'autres termes, la mise en évidence de dispersion à longue distance (grande échelle spatiale) peut traduire des évènements de courte dispersion sur le long terme (grande échelle temporelle). Par exemple, dans leur étude, Hutsemekers et al. (2008) ont montré que 35% des espèces bryophytes – incluant notamment des espèces rares – était susceptibles de se déplacer à une vitesse d'environ 25 km en 50 ans. Cela a également été suggéré pour d'autres taxons (par ex. Lépidoptères, Menendez and Thomas 2000; coléoptères saproxyliques, Bergman et al. 2012)

Par ailleurs, bien qu'un signal d'autocorrélation puisse effectivement refléter un processus biologique inhérent à la variable réponse telle que la dispersion (i.e. autocorrélation endogène), nous devons garder en tête qu'elle peut également simplement refléter une structure spatiale dans les prédictors – i.e. autocorrélation exogène (Legendre 1993). Distinguer l'effet respectif de ces différents mécanismes (endogène & exogène) est difficile (Lepš 1990; Ficetola et al. 2012). Cela est d'autant plus compliqué que la présence d'autocorrélation spatiale peut également survenir en raison d'une mauvaise spécification du modèle (par ex. absence de prédictors pertinents), ce qui rend difficile l'identification des paramètres endogènes (Dormann 2007). Par exemple, l'ajout de la variable « réserves » dans le modèle prédictif de l'abondance de *D. viride* aurait pu potentiellement réduire le signal d'autocorrélation spatiale obtenu. Nous sommes ainsi confrontés

aux limites de l'inférence de processus écologique à partir de mesures de patrons spatiaux (ex. Snäll et al. 2003). Pour pallier ce problème, il faudrait être en capacité de calculer une mesure plus directe de la dispersion – i.e. mesure dynamique de la connectivité de l'ensemble des phorophytes (arbres feuillus avec un DHP ≥ 20 cm), identique à la variable S_L – ce qui n'est pas réalisable à l'échelle d'un massif forestier de 15 000 ha pour des raisons techniques et financières (voir Chapitre 1).

L'ajout d'un effet aléatoire « peuplement » dans le modèle induit une diminution importante de l'AIC ($\Delta AIC < 2$) et réduit considérablement l'effet de la connectivité régionale sur le taux de colonisation (Annexe 5 – Figure A5b). De ce fait, bien que cette mesure de connectivité apparaisse importante, elle ne semble pas suffisante pour expliquer la présence d'un fond de propagules extérieur au peuplement qui pourrait provenir d'une échelle supérieure à celle du massif. Par ailleurs, outre les facteurs spatiaux (qui affectent les événements de colonisation via le processus de dispersion des propagules), il est fortement probable que les caractéristiques mésologiques des peuplements (notamment les conditions méso-climatiques) jouent un rôle dans l'établissement de nouvelles populations, affectant ainsi le taux de colonisation des arbres au sein des peuplements.

4.1.4 Effet du diamètre de l'arbre sur le taux de colonisation

Nous avons également mis en évidence que le diamètre des arbres avait une influence positive sur le taux de colonisation, comme cela a déjà été montré pour d'autres espèces de bryophytes (Kuusinen and Penttinen 1999; Gu et al. 2001; Snäll et al. 2003, 2004b). Cet effet positif du diamètre apparaît cohérent avec les connaissances autécologiques de *D. viride* qui semble préférentiellement occuper les arbres d'un certain diamètre (i.e. DBH > 20 cm; Bardat and Hugonnot 2002), particulièrement en forêt de Compiègne (Bardat and Pichonet 2009). Cette préférence peut s'expliquer notamment par la nature physique (par ex. épaisseur, rugosité) et chimique (par ex. pH) de l'écorce qui sont reconnues comme des paramètres importants pour les bryophytes épiphytes (Mills and Macdonald 2004; Mežaka et al. 2012) et vont évoluer à mesure que l'arbre vieillit et donc que le diamètre augmente. Ainsi, un arbre situé à proximité d'une source de propagules pourrait ne pas être colonisé en raison d'une limite d'établissement des populations induite par des caractéristiques défavorables du phorophyte. Par ailleurs, l'effet positif du diamètre sur la colonisation peut également être expliqué par la surface de tronc plus importante augmentant ainsi la probabilité d'interception des propagules en dispersion. L'augmentation du diamètre pourrait également diminuer la compétition intra- et/ou interspécifique.

4.2 Taux de survie: importance des extinctions déterministes ?

Globalement, les résultats de notre étude soulignent un taux de survie très fort (i.e. taux

d'extinction très faible), excepté dans un peuplement (survie $p_{5272} = 0.49$; Tableau 8). Etant donné que les arbres étaient toujours présents lors de l'échantillonnage réalisé en 2017, cela indique des extinctions issues de processus démographiques stochastiques. Dans ce sens, nous avons également mis en évidence l'importance de la connectivité locale S_L et régionale S_R pour expliquer les taux de survie (Figure 19b), suggérant ainsi la présence potentielle d'un effet de sauvetage (*rescue effect*, Brown and Kodric-Brown 1977). L'hypothèse étant que l'apport de migrants venus de populations environnantes sera d'autant plus important que l'habitat sera bien connecté (faible isolement) permettant ainsi d'assurer une recolonisation (Hanski and Gyllenberg 1993; Gotelli and Colwell 2011). La présence d'un effet de sauvetage ne peut donc se produire que si le phorophyte reste favorable pour l'espèce suite à une extinction, renforçant ainsi l'importance des événements stochastiques plutôt que déterministes (i.e. extinction induite par la disparition de l'habitat). Ce résultat suggère donc une dynamique de métapopulation « *habitat-tracking* » (i.e. incluant des extinctions déterministes et stochastiques) ce qui va à l'encontre de ceux obtenus dans la littérature. En effet, la plupart des études concluent que la dynamique des populations de bryophytes (par ex. Snäll et al. 2003, 2005 mais voir Zartman et al. 2012 sur les bryophytes épiphytes), de lichens (par ex. Johansson et al. 2012) ou encore de champignons saproxyliques (par ex. Jönsson et al. 2008) s'apparente à des métapopulations de type « *patch-tracking* » (i.e. extinctions déterministes quasi-exclusives, induites par la destruction de l'habitat ; voir la discussion dans Snäll et al. 2003). Néanmoins, nous suspectons fortement que le taux d'extinction élevé dans le peuplement P5272 relève d'un artéfact méthodologique liée à la difficulté d'identification de *Dicranum viride* sur le terrain plutôt que d'un véritable processus écologique. En effet, l'inventaire de *D. viride* en 2014 au sein du peuplement 5242 a été réalisé par des agents de l'ONF en cours de formation d'identification, sans examen microscopique de la structure de la nervure des feuilles permettant de valider les identifications. Or, bien que l'espèce possède un ensemble de caractères morphologiques macroscopiques qui permettent une identification sur le terrain relativement fiable par des experts bryologues, le risque de confusion reste relativement important avec d'autres espèces du même genre, notamment *D. taurinum* (com. pers. V. Huguenot & J.C. Hauguel) dont la présence a été attestée au sein du peuplement lors de l'échantillonnage 2017 (com. pers. F. Ritz). Cela a pour conséquence de générer des données considérées comme de « faux positif » en 2014 (i.e. espèce considérée comme présente alors qu'en réalité elle est absente), conduisant à une surestimation du taux d'extinction.

5. Conclusion : limite de dispersion locale et patron de distribution régionale chez *Dicranum viride*

Au sein du massif de Compiègne, nous avons mis en évidence que les populations de *Dicranum viride* – une bryophyte épiphyte corticole à reproduction asexuée – apparaissent être structurées en métapopulation à l'échelle locale (peuplement). En effet, les taux de colonisation et de survie

étaient dépendantes à la fois des caractéristiques de phorophyte (diamètre de l'arbre) ainsi que de la proximité des arbres (anciennement) occupés, situés dans un voisinage de quelques dizaines de mètres. Par ailleurs, les événements de colonisation apparaissaient également être fortement dépendants de l'apport de propagules provenant de l'extérieur du peuplement (*background deposition*). Ce fond de propagules semble, au moins en partie, provenir de l'échelle régionale (massif) étant donné que nous avons mis en évidence une agrégation spatiale de *D. viride* à l'échelle de quelques centaines de mètres. Néanmoins, au vu de la stratégie d'échantillonnage, cette mesure statique s'apparente à un signal d'autocorrélation qui peut refléter soit une véritable dispersion à longue distance, soit une dispersion à long terme, cumulant des événements de dispersion répétés à plus courte distance. Elle peut également simplement traduire la présence de structure spatiale dans les variables environnementales utilisées comme prédicteurs de l'abondance de l'espèce. Seule une analyse dynamique de la connectivité à cette échelle pourrait permettre d'identifier les véritables déterminants du patron d'agrégation mis en évidence dans cette étude. Par ailleurs, en accord la littérature, nous avons trouvé un taux de survie qui était extrêmement élevé (excepté dans un peuplement, probablement dû à un artéfact méthodologique).

Ainsi, la colonisation et la survie de cette espèce apparaissent contraintes par un modèle de dispersion à deux composantes: (i) événements de dispersion de courte distance caractérisés par une diminution rapide de la densité des propagules dans l'environnement immédiat de la population source (i.e. quelques dizaine de mètres), probablement combiné à (ii) une dispersion régionale sur de plus longues distances (i.e. quelques centaines de mètres) et/ou à plus long terme, permettant d'alimenter un flux de propagules au sein du paysage/massif forestier (Figure 21).

Des travaux supplémentaires sont nécessaires pour évaluer l'importance à long terme de la dispersion « en pas japonais » sur le patron de distribution actuelle des espèces et leur réponse à la structure du paysage (voir par ex. Saura et al. 2014) notamment dans les milieux soumis à une forte dynamique spatio-temporelle, tel que c'est le cas des forêts gérées. Outre l'intérêt scientifique, ces considérations vont également être importantes pour la mise en place de stratégie de conservation efficace et adaptée pour les espèces présentant un fort enjeux de conservation, tel que c'est le cas de *Dicranum viride*.

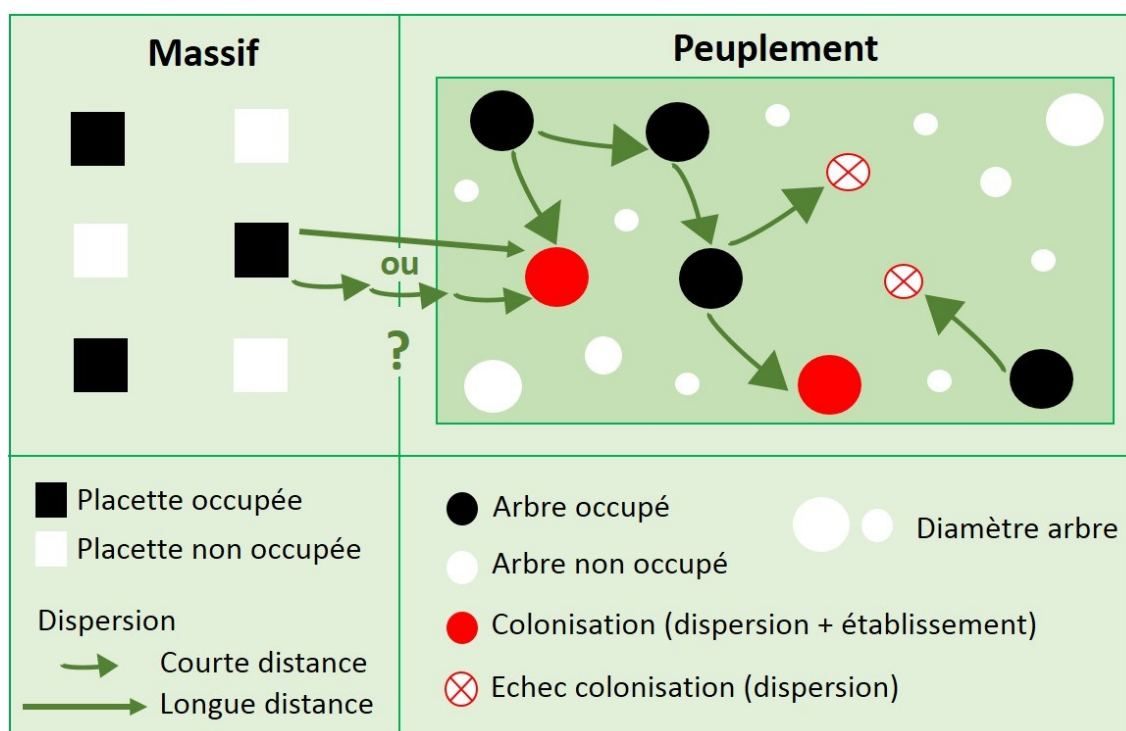


Figure 21. Schéma récapitulatif des mécanismes potentiels de dispersion de *Dicranum viride* à deux échelles spatiales – peuplement (locale) et massif (régionale)

CHAPITRE 4

Comment la gestion forestière peut-elle moduler la disponibilité en micro-habitats – en vue de favoriser la biodiversité lignicole ?

CHAPITRE 4. Comment la gestion forestière peut-elle moduler la disponibilité en micro-habitats – en vue de favoriser la biodiversité lignicole ?

Résumé

Les résultats obtenus dans les chapitres précédents nous permettent de souligner l'importance de la quantité et de l'agrégation des micro-habitats pour les espèces lignicoles qui répondent à des échelles différentes en fonction de leur capacité de dispersion. Les micro-habitats représentent donc un levier de gestion pertinent en forêt gérée pour la conservation de la biodiversité. Dans ce contexte, il est nécessaire d'identifier les outils permettant d'augmenter leur disponibilité spatiale et temporelle, en cohérence avec la perception des organismes cibles.

Dans un premier temps, nous avons évalué l'effet de l'allongement de la rotation sylvicole sur la disponibilité locale (i.e. intra-peuplement) et régionale (i.e. massif) des micro-habitats (notamment des cavités), en mobilisant respectivement une approche empirique et une approche basée sur des simulations de scénarios sylvicoles. Les résultats obtenus indiquent un effet limité de cette pratique sylvicole pour augmenter la quantité des micro-habitats. Plus spécifiquement, ce résultat questionne le rôle des îlots de vieillissement (ILV) – qui sont actuellement intégrés dans la trame de vieux bois (TTVB) – en tant qu'outils de conservation de la biodiversité. Outre la quantité, la spatialisation des micro-habitats apparaît également être un paramètre clé pour la conservation de la biodiversité lignicole. En ce sens, nous évoquons quelques préconisations relatives à la superficie et la pérennité des outils de conservation intégrés dans la TTVB, notamment la rétention des arbres-habitats. En outre, nous proposons quelques perspectives permettant d'évaluer l'efficacité des îlots de vieux bois en tant que relais de dispersion à l'échelle du paysage. Nous insistons sur les limites de la substitution « espace-temps » qui est fréquemment utilisée dans les études empiriques et soutenons l'importance de la mise en œuvre d'études diachroniques.

Les espèces ne vont pas répondre à la disponibilité en micro-habitats aux mêmes échelles spatiales – et ce, même entre des espèces d'un même taxon (par ex. coléoptères saproxyliques). La prise en compte de la disponibilité spatiale (et temporelle) des micro-habitats au sein du massif constitue donc un véritable défi pour les gestionnaires forestiers. La mise en œuvre d'études empiriques combinées à des outils de simulation va permettre d'évaluer l'effet de différents scénarios sylvicoles – contrastés en termes de quantité et d'agrégation des micro-habitats – sur la persistance d'une espèce cible (métapopulation) ou d'un ensemble d'espèces (méta-communautés). Ce type d'approche constitue une voie prometteuse pour accompagner les gestionnaires forestiers dans la mise en place de stratégies de conservation efficaces pour un grand nombre d'espèces lignicoles au sein des massifs forestiers.

1. Synthèse de la réponse des espèces lignicoles : les micro-habitats sont-ils un levier de gestion pertinent ?

Nous avons identifié le micro-habitat comme un élément structurel pertinent d'un point de vue fonctionnel pour les espèces lignicoles. Cette unité hiérarchique de l'habitat nous a permis d'obtenir une caractérisation « autoécologique » du paysage forestier, avec un degré de résolution variable en fonction de l'étendue spatiale du site d'étude (Chapitre 1). A l'échelle locale (peuplement), il est possible d'obtenir une cartographie spatialement explicite des micro-habitats. En revanche, à l'échelle régionale (massif), seule une représentation diffuse de la distribution est accessible. La cartographie des micro-habitats résulte donc d'un compromis entre la résolution et l'étendue spatiale de description. Bien que les micro-habitats soient des éléments difficiles à prédire, leur abondance par unité de surface (densité) est affectée par les variables sylvicoles – particulièrement l'essence, l'âge et le diamètre dominant (Chapitre 1 – Tableau 5).

➤ *Les pratiques de la gestion forestière affectent la disponibilité en micro-habitats à l'échelle des peuplements et leur distribution à l'échelle du massif*

A l'échelle locale (placette de 1 ha), nous avons mis en évidence une relation partielle entre la disponibilité des micro-habitats et la diversité des coléoptères saproxyliques (Chapitre 2). En effet, seules les espèces cavicoles étaient sensibles à la quantité de leur micro-habitat à cette échelle. Néanmoins, la réponse apparaissait contrainte par la quantité de cavités puisque cette guilda n'a répondu que marginalement à une augmentation comprise entre 0 et 4 cavités/ha. Par ailleurs, la diversité du bois mort (plus que la quantité), apparaissait être un élément structurant des communautés de coléoptères saproxyliques.

➤ *Pour obtenir des effets perceptibles sur les espèces lignicoles, la gestion forestière doit veiller à augmenter suffisamment la quantité et la diversité de micro-habitats à l'intérieur des peuplements. Bien qu'il soit difficile de définir des valeurs seuils, les préconisations actuelles – i.e. (au moins) 1 arbre mort ; 2 arbres-habitats par hectare – apparaissent insuffisantes pour permettre une richesse spécifique élevée des espèces associées, notamment des cavicoles.*

En adoptant une représentation diffuse de la distribution des micro-habitats à l'échelle du massif (Chapitre 1), nous avons, mis en évidence que les communautés de coléoptères saproxyliques répondaient à la structure du paysage (à la fois en termes de quantité et d'agrégation des micro-habitats) à différentes échelles spatiales (Chapitre 2).

- *Au-delà de la quantité de micro-habitats au sein d'un peuplement, la gestion forestière doit prendre en considération leur distribution spatiale à l'échelle du paysage (i.e. quelques dizaines à centaines d'hectares). Il pourrait être pertinent d'intégrer un critère « écologique » lors de la planification des opérations sylvicoles à l'échelle du massif, afin d'optimiser la configuration spatiale des peuplements présentant une forte « potentialité » à générer des micro-habitats.*

Nous avons montré (Chapitres 2) que cette variabilité d'échelle était cohérente avec les capacités de dispersion des espèces (estimées en se fondant sur la stabilité de leurs habitats) : les espèces associées à des micro-habitats stables (par ex. coléoptères cavicoles) répondent à la structure du paysage à de plus petites échelles spatiales que les espèces associées à des micro-habitats plus éphémères (par ex. coléoptères xylophages).

- *Une difficulté « opérationnelle » pour la prise en compte dans la gestion forestière de la distribution des micro-habitats sur l'ensemble du massif réside dans l'hétérogénéité des échelles de réponse à la disponibilité des micro-habitats (par ex. entre guildes de coléoptères saproxyliques, et plus largement entre différents taxons lignicoles). Ainsi, il n'est pas possible d'identifier une seule « bonne » échelle pour garantir la connectivité au sein du massif. Les échelles d'effet obtenu dans nos travaux peuvent néanmoins être utilisées pour paramétrer des indices de connectivité, dans le but d'apprécier de façon quantitative la connectivité d'un aménagement forestier pour une guildes donnée.*

Par ailleurs, dans cette même étude, l'analyse de partition de diversité a révélé un changement important de la composition des communautés entre les fenêtres paysagères (500 ha), notamment pour espèces xylophages, considérées comme de bons disperseurs (Annexe 2 – Appendix 3). Ce résultat souligne l'importance des gradients environnementaux (par ex. température sous la canopée) qui peuvent surpasser l'effet des facteurs spatiaux dans la structuration des communautés. En d'autres termes, ce résultat indique que différents secteurs du massif n'abriteront pas forcément les mêmes communautés d'espèces.

- *Afin d'optimiser la biodiversité régionale (i.e. augmentation du nombre d'espèces au sein du massif), il apparaît important de prendre en considération les principaux gradients (mésoclimatiques) et de veiller à optimiser la connectivité à l'intérieur des différentes zones environnementales.*

L'identification d'échelles d'effets par une analyse des corrélations entre structure du paysage de micro-habitats et la distribution spatiale des espèces saproxyliques ne permet pas de mettre

directement en évidence le rôle de la dispersion dans les échelles de réponse des espèces (Chapitre 2). Nous avons donc complété ce type d'étude phénoménologique par une approche plus mécaniste. A partir d'une représentation spatialement explicite de la distribution des micro-habitats au sein de quelques peuplements, nous avons modélisé les processus de colonisation-extinction d'une espèce de bryophyte corticole protégée, *Dicranum viride* (Chapitre 3). Les résultats mettent en évidence une forte limite de dispersion de quelques dizaines de mètres à l'échelle des peuplements. Par ailleurs, nous avons mis en évidence la présence d'un « fond de propagules » provenant de l'extérieur des peuplements ce qui suggère la présence de dispersion longue distance. L'agrégation du patron d'occupation de *D. viride* à l'échelle du massif (de l'ordre de quelques centaines de mètres) pourrait ainsi provenir d'évènements de dispersion longue distance ou bien de dispersion courte distance sur le long terme.

- *L'agencement spatial des micro-habitats à l'intérieur des peuplements apparaît important pour maintenir les processus de colonisation/extinction des espèces à faible capacité de dispersion, et ainsi optimiser les chances d'établissement à l'échelle du peuplement. Il s'agit donc d'une deuxième échelle où la configuration importe dans la gestion forestière, qui vient s'ajouter à l'aménagement des peuplements au sein du massif.*
- *L'utilisation de modèles de métapopulations, estimés à partir de données dynamiques, présentent un grand intérêt pour la conservation car ils permettent de prédire l'évolution future des espèces, et notamment de quantifier des risques d'extinction d'espèces à enjeu de conservation.*

Pour résumer, les résultats de cette thèse soulignent que les micro-habitats représentent un levier de gestion important pour la conservation de la biodiversité lignicole en forêt gérée. Outre, la quantité/diversité locale des micro-habitats, il apparaît également important de considérer leur spatialisation à de multiples échelles spatiales – i.e. à l'intérieur des peuplements mais également à des échelles paysagères plus grandes (groupe de peuplements ou massif).

Dans la suite de ce chapitre, nous allons voir comment la gestion forestière peut améliorer la disponibilité des micro-habitats à de multiples échelles spatiales afin de conserver efficacement et durablement de la biodiversité lignicole. Plus particulièrement, nous nous intéresserons aux outils de conservation inscrits dans une approche intégrative en évaluant l'efficacité de l'allongement de la rotation sylvicole pour augmenter la disponibilité locale et régionale en micro-habitats (cavités). Quelques préconisations concernant l'optimisation de la configuration spatiale et temporelle des outils de conservation ainsi que des perspectives d'études pour évaluer leur

efficacité seront également présentés. Enfin, nous proposerons quelques pistes de réflexions complémentaires concernant la spatialisation des unités de gestion à de multiples échelles spatiales.

2. Comment la gestion forestière peut-elle augmenter la disponibilité des micro-habitats : évaluation de l'efficacité de l'allongement de la rotation sylvicole

Afin d'augmenter la disponibilité en micro-habitats dans les massifs forestiers gérés, plusieurs stratégies peuvent être envisagées intégrant à la fois des approches ségrégatives (mise en réserve de zones variables en termes de superficie) et des stratégies intégratives principalement représentées par la rétention d'éléments structuraux (notamment arbres-habitats et bois mort) lors de l'exploitation des parcelles ainsi que par l'allongement de la rotation sylvicole. C'est le principe de la Trame de Vieux Bois (TTVB) récemment mis en œuvre dans les forêts domaniales françaises (ONF 2009). Cette trame est constituée de quatre éléments (Figure 22, Figure 28) : (i) des réserves biologiques (RB) ; des îlots de vieux bois incluant (ii) des îlots de sénescence (ILS) correspondant à des réserves de petites superficies (entre 1 et 5 ha) et (iii) des îlots de vieillissement (ILS) correspondant à des îlots d'arbres soumis à un allongement de la rotation sylvicole) ; (iv) des arbres-habitats et bois mort disséminés dans la matrice forestière exploitée. Ces éléments varient en termes de surface (arbres *vs* peuplements de quelques hectares à plusieurs dizaines d'hectares) et de pérennité (temporaire *vs* permanente). L'objectif de la TTVB est d'augmenter la disponibilité locale en micro-habitats ainsi que d'assurer leur continuité spatio-temporelle à l'échelle du massif afin de permettre la persistance des espèces lignicoles au sein du massif forestier.

La mise en réserve apparaît globalement bénéfique pour augmenter la quantité des micro-habitats (Larrieu et al. 2012; Bouget et al. 2014b; Paillet et al. 2015b) et donc assurer la conservation de la biodiversité lignicole, malgré des effets qui peuvent être peu prononcés (voir la revue de Paillet et al. 2010). L'efficacité des approches intégratives, qui ont été mises en œuvre plus récemment dans les forêts exploitées (Gustafsson et al. 2012), reste encore à démontrer, notamment l'allongement de la rotation sylvicole (Roberge et al. 2016). Cette stratégie consiste à étendre la durée de rotation sylvicole au-delà de la durée optimale habituellement recommandée pour la production de bois (Curtis 1997; Lindenmayer and Franklin 2002), ceci afin d'atteindre un double objectif : (i) maximiser la production de bois et (ii) assurer la conservation des espèces forestières notamment via l'augmentation de la disponibilité temporelle en micro-habitats.

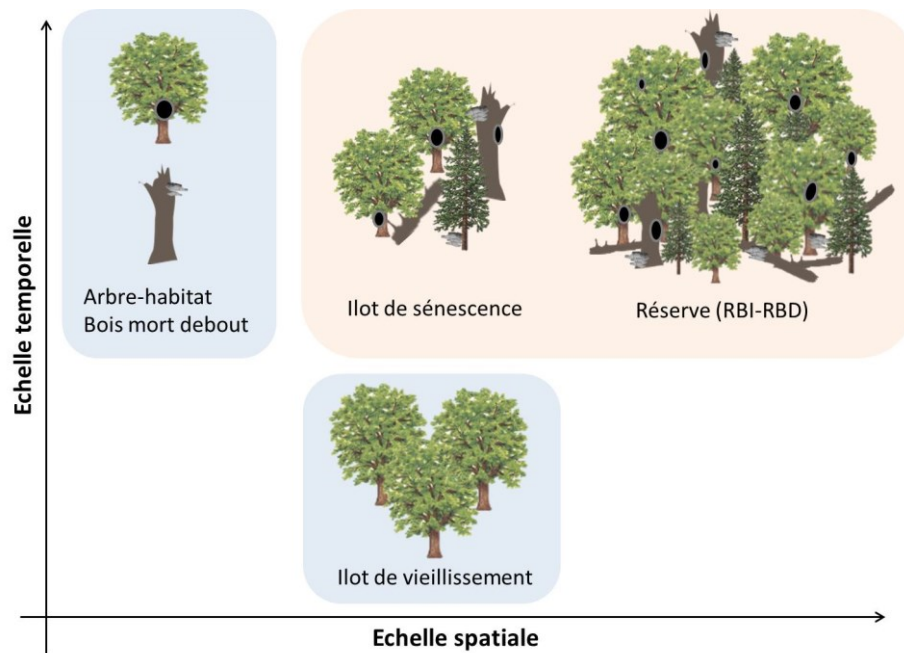


Figure 22. Présentation des outils de la TTVB en fonction de leur surface (échelle spatiale) et de leur pérennité (échelle temporelle) en distinguant les approches intégratives (bleu) des approches ségrégatives (rouge)

En France, l'allongement de la rotation se traduit par la mise en place des îlots de vieillissement (ILV) qui sont considérés comme des outils de conservation particulièrement complexes notamment du fait de leur haut niveau « d'intégration ». En effet, ils se définissent par la rétention d'un petit peuplement (i.e. îlot d'arbres d'une surface comprise entre 0.5 et 5 ha), généralement traités en futaie régulière, ayant dépassé les critères optimaux d'exploitabilité économique et qui bénéficie d'un cycle sylvicole prolongé pouvant aller jusqu'au double de ceux-ci. La durée d'extension de la rotation varie selon l'essence dominante et le type de conditions stationnelles. Néanmoins, en moyenne le cycle sylvicole est prolongé de 50 ans – équivalent à la durée de deux plans d'aménagement (i.e. 2×25 ans).

Il s'agit donc d'une rétention temporaire, dans la mesure où l'exploitation est simplement différée puisque les arbres seront à terme récoltés. En effet, les arbres conservent leur fonction de production, de ce fait les opérations sylvicoles y sont maintenues, en particulier les éclaircies qui sont menées au profit des plus belles tiges (Figure 23). Par ailleurs, les ILV bénéficient d'une application exemplaire des mesures en faveur de la biodiversité – i.e. rétention des arbres-habitats. Cependant, l'intérêt pour la conservation de la biodiversité – notamment via l'augmentation de la disponibilité en micro-habitats – n'a pas encore été démontré de manière satisfaisante, en partie dû à la difficulté pour conduire une évaluation empirique de cet outil de gestion.

Dans cette partie, nous présenterons (i) les résultats d'une étude empirique dont l'objectif était d'évaluer l'effet d'un allongement de la rotation de 50 ans sur la disponibilité locale en micro-habitats (i.e. îlots d'arbres de 1 ha) et (ii) les résultats d'une étude basée sur des simulations permettant d'évaluer l'effet relatif de deux paramètres associés à cette extension de la rotation – le diamètre d'exploitabilité et l'intensité d'éclaircie – sur la disponibilité temporelle en cavités à l'échelle régionale (i.e. massif de Compiègne).

2.1 Evaluation de l'effet de l'allongement de la rotation sylvicole sur la disponibilité locale en micro-habitats – le cas des îlots de vieillissement

Dans cette section nous évaluons et discutons uniquement des effets potentiels de l'allongement de la rotation sylvicole sur la disponibilité locale (quantité/diversité) en micro-habitats. Les résultats concernant la réponse des coléoptères saproxyliques à la disponibilité des micro-habitats ont déjà été présentés et discutés dans le Chapitre 2. L'intégralité de cette étude est présentée dans l'Annexe 1 (Article 1). Il est important de garder en tête que les travaux effectués ne permettent qu'une évaluation partielle de l'efficacité des ILV en tant qu'outils de conservation de la biodiversité et ce pour deux raisons principales. D'une part, nous n'avons pas intégré dans notre évaluation les effets positifs que peuvent fournir les ILV à l'échelle paysagère, en assurant une continuité spatio-temporelle des micro-habitats au sein du massif forestier – i.e. rôle de relais pour la dispersion à longue distance (Figure 23). Des perspectives d'évaluation du rôle paysager des ILV sont proposées dans la section suivante. D'autre part, la réponse de la biodiversité n'a été explorée que pour un seul groupe taxinomique (i.e. les coléoptères saproxyliques) limitant ainsi la généralisation possible des conclusions obtenues. Dans l'optique de pouvoir fournir des recommandations pertinentes pour la gestion forestière, il conviendrait d'évaluer la réponse d'autres groupes taxinomiques.

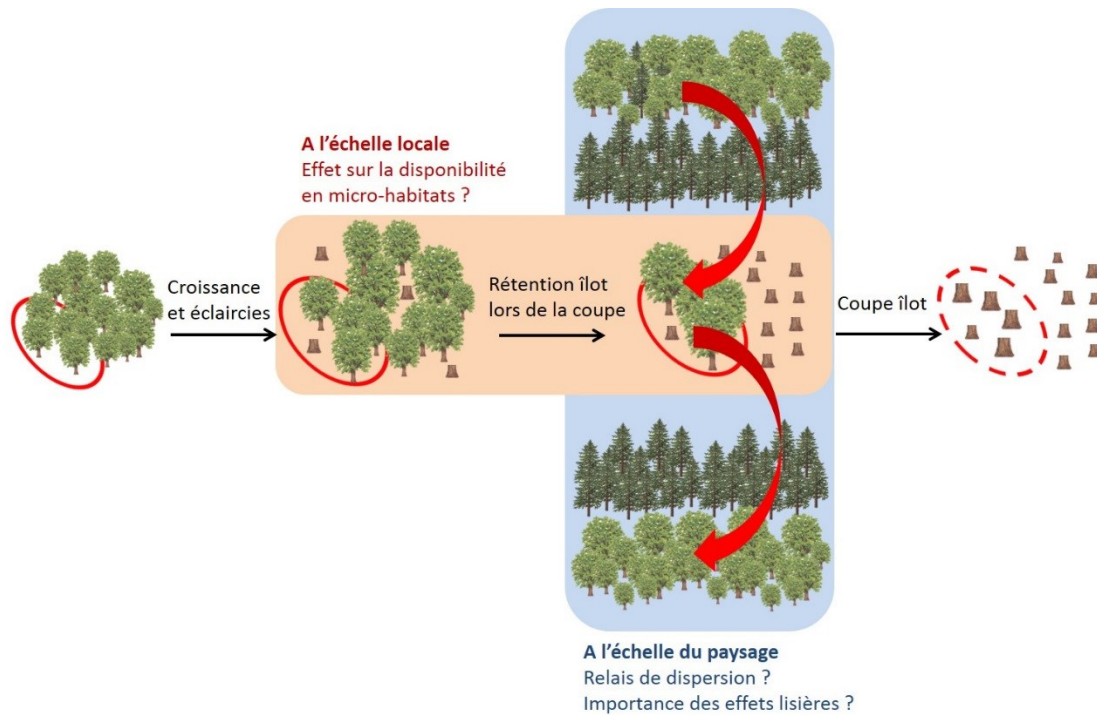


Figure 23. Représentation schématique des effets locaux (rouge) et paysagers (bleu) attendus pour les ILV

A noter que seuls les effets locaux ont été analysés dans notre étude

2.1.1 Pourquoi allonger la rotation sylvicole ?

Depuis plusieurs décennies, de nombreuses études se sont intéressées à la compréhension des déterminants relatifs à la quantité/diversité du bois mort (BM) et plus récemment à celle des dendro-microhabitats (DMH). Dans ces études, l'effet des caractéristiques mesurées au niveau de l'arbre (par ex. diamètre, essence et vitalité) ainsi qu'au niveau du peuplement (par ex. âge/cycle sylvigénétique, densité de tiges et intensité de gestion) sont fréquemment explorées.

À l'échelle de l'arbre, il a été montré que le diamètre était l'un des prédicteurs les plus importants de l'occurrence et de la densité de nombreux DMH (Winter and Möller 2008; Vuidot et al. 2011; Regnery et al. 2013; Winter et al. 2015; Paillet et al. 2017) notamment des cavités (Fan et al. 2003; Vuidot et al. 2011) ou des décollements d'écorce (Vuidot et al. 2011; Michel et al. 2011). La diversité des DMH apparaissait également positivement affectée par le diamètre des arbres. En effet, Larrieu et al. (2014a) ont montré que le diamètre de l'arbre porteur (hêtre) expliquait 16% et 21 % de la densité et diversité des DMH, respectivement. Cet effet positif du diamètre sur les DMH peut s'expliquer en partie du fait que la formation des micro-habitats est déterminée par des processus à long termes (Larrieu et al. 2017; Paillet et al. 2017). Or, en futaie régulière, les arbres de gros diamètre sont généralement les arbres les plus vieux, bien que cette relation ne soit pas parfaitement linéaire (puisque le taux de croissance tend à diminuer avec l'âge de l'arbre, et peut varier en fonction de contraintes stationnelles par exemple).

A l'échelle du peuplement, il a été montré que la densité de gros arbres affectait positivement la densité et la diversité des DMH (Larrieu et al. 2012; Paillet et al. 2017). En outre, il a été montré que la quantité (volume) du BM debout et gisant – particulièrement les pièces de gros diamètre avec un stade de décomposition avancée – augmentait avec l'âge du peuplement (Hale et al. 1999; Siitonen et al. 2000; Silver et al. 2013; mais voir Larrieu et al. 2014b). Ainsi, l'allongement de la durée de rotation mis en œuvre dans certains peuplements équiennes au-delà de la durée de rotation habituellement recommandée dans les futaies régulières va entraîner une augmentation de la densité d'arbres de gros diamètre, ce qui devrait conduire à une augmentation de la densité et diversité des DMH et du BM.

2.1.2 Comment évaluer empiriquement l'effet de l'allongement de la rotation sur la disponibilité en micro-habitats? L'espace comme substitut du temps

La mise en place des îlots de vieillissement (ILV) dans les forêts domaniales françaises est relativement récente (ONF 2009). De ce fait, la plupart des peuplements désignés comme ILV commencent seulement à vieillir et il n'est donc pas possible d'évaluer leur impact direct et indirect – i.e. via l'augmentation potentielle du BM et des DMH – sur la biodiversité saproxylique. Pour ces raisons, nous utilisons un substitut « espace-temps » pour étudier l'effet de l'allongement de la rotation. En d'autres termes, au lieu d'étudier directement des îlots caractérisés par des arbres en cours de vieillissement – i.e. extension de la rotation sylvicole (étude diachronique) – nous avons sélectionné des taches forestières caractérisées par un gradient de classes de diamètres – i.e. extension du diamètre d'exploitabilité, représentatif des conséquences dendrométriques de l'extension de la rotation dans les ILV (étude synchronique).

Dans les futaies régulières, la récolte a lieu traditionnellement lorsque les arbres sont considérés comme « matures », c'est-à-dire lorsque leur taux de croissance diminue et que le risque de dépréciation économique augmente en raison de l'apparition d'imperfections. Dans la pratique, les gestionnaires forestiers utilisent le diamètre des arbres comme un critère d'exploitabilité ce qui revient à couper les arbres dont le diamètre est supérieur à un seuil prédéterminé. De ce point de vue, une extension de la rotation signifie que la récolte finale ciblera des arbres « sur-matures » plutôt que « matures ». Dans le nord de la France, le seuil de diamètre des chênes pour la récolte conventionnelle est de 70 cm (Sardin 2008). En considérant un taux d'accroissement de 2.5 mm par an pour le chêne mature (Jarret 2004; Sardin 2008), une extension de la rotation de 50 ans va conduire à une augmentation de 10 cm du diamètre. Ainsi le diamètre d'exploitabilité dans le cadre d'un allongement de la rotation sera de 80 cm pour le chêne.

Nous avons appliqué ce type de stratégie synchronique dans des futaies régulières matures de chênes localisées dans onze forêts domaniales situées dans deux régions du nord de la France –

atlantique et continentale (Chapitre 1 – Figure 5 ; Annexe 1 – Fig. 1). Au total, 81 placettes de 1 ha ont été sélectionnées afin de caractériser une densité croissante d'arbres « sur-matures », sans contrôlé la densité d'arbres « matures ». Ainsi, quatre statistiques sont disponibles pour traduire l'effet dendrométrique de l'allongement de la rotation sylvicole: la densité d'arbre mature – i.e. $DPH \geq 70$ cm (d70) ; la densité d'arbre sur-mature – i.e. $DPH \geq 80$ cm (d80) ; la différence entre d70 et d80 (d70-d80) et la proportion de d80 parmi d70 (p80). Parmi ces différentes statistiques, nous souhaitons en retenir deux qui vérifient les conditions suivantes: (i) ces statistiques sont peu corrélées entre elles ; (ii) l'une traduit la densité de tiges matures au sein de la placette qui n'a pas été contrôlé et qui peut par exemple varier en fonction des conditions stationnelles et/ou de l'historique de gestion, l'autre constitue une variable indicatrice des conséquences dendrométriques induit par une durée d'extension de la rotation sylvicole de 50 ans en futaie mature de chêne. Dans notre étude, nous avons retenu le couple (d70, p80) puisqu'il permettait de satisfaire les conditions précédentes (Encadré 7). Au sein de notre jeu de données, la variable d70 variait de 1 à 46 tiges et la variable p80 variait de 0 à 100% (Annexe 1 – Fig. A1a).

2.1.3 Allonger la rotation sylvicole de 50 ans ne permet pas d'améliorer la disponibilité en micro-habitats

Une description des micro-habitats relevés au sein de chaque placette est exhaustivement décrit le Chapitre 1 (section 1.1.2) ainsi que dans l'Article 1 (Annexe 1).

Nos résultats indiquent que la proportion d'arbres sur-matures (p80), pour une densité donnée d'arbres matures (d70) a un effet très limité sur les micro-habitats puisque seule la densité de cavités apparaît significativement augmentée (Annexe 1 – Fig. 3b). Cependant, le nombre de cavités par hectare reste relativement faible (i.e. en moyenne 1 cavité/ha, avec un maximum 4 cavités/ha) en comparaison des densités obtenues dans les forêts non gérées (i.e. de l'ordre de plusieurs dizaines de cavités à l'hectare ; Fan et al. 2003; Remm and Lõhmus 2011; Kozák et al. 2018) ce qui peut être insuffisant pour assurer la persistance des coléoptères cavicoles (voir la discussion à ce sujet dans le Chapitre 2 – section 4.1.2). En revanche, la densité d'arbres matures (d70) a eu un effet positif sur la densité de DMH ainsi que sur la densité de bois mort dans le houppier (Annexe 1 – Fig. 3b). A noter cependant que notre dispositif d'étude peut être à l'origine d'une sous-estimation de la disponibilité en micro-habitats, en raison (i) de l'absence de prise en compte des souches qui peut se révéler particulièrement élevée dans les peuplements exploités (Paillet et al. 2015b) et (ii) de l'absence de relevés de DMH sur les bois mort debout qui sont des supports particulièrement favorables pour certains d'entre eux, tels que les polypores (Vuidot et al. 2011; Larrieu et al. 2012; Paillet et al. 2017).

Encadré 7. Sélection de statistiques représentatives de l'effet dendrométrique de l'allongement de la rotation sylvicole de 50 ans au sein de chênaies matures

Afin de sélectionner un couple de variables statistiques permettant de refléter l'effet dendrométrique d'un allongement de la rotation sylvicole de 50 ans (équivalent à une extension du diamètre d'exploitabilité de 10 cm), nous avons mis en œuvre la démarche suivante : (i) modélisation du taux de croissance annuel de chênes matures, (ii) simulation de plusieurs jeux de données virtuels à partir du modèle de croissance ; (iii) calcul de quatre statistiques potentiellement représentative du vieillissement des chênaies matures. L'ensemble de ces simulations a été réalisé par Fabien Laroche.

1. Modèle de croissance

Le temps est exprimé en années, en considérant $T=0$ comme une placette mature, ayant atteint un diamètre d'exploitabilité de 70 cm. Les diamètres à hauteur de poitrine (DHP) des arbres sont distribués de façon Gaussienne autour du diamètre consigne de 73.3724488 cm, avec un écart-type σ_{DBH} de 5 cm. Cette distribution est choisie de telle façon que 75% des arbres soit au-dessus du diamètre d'exploitabilité. Le vieillissement des arbres est modélisé par une augmentation linéaire du DHP des arbres à un taux de 0.25 cm par an, ce qui correspond à un accroissement moyen de chênaie du nord de la France.

2. Simulation de données virtuelles

Des jeux de données virtuels ont été simulés. Chaque simulation comportait 27 placettes. Le nombre de tiges dans les placettes est distribué suivant une loi de Poisson de paramètre 15 translaturée de 1 afin d'éviter les placettes vides. Le degré d'extension de la rotation dans les placettes est réparti aléatoirement de façon uniforme entre 0 et 50 ans. Sous une telle paramétrisation, les distributions des statistiques d70 (chênes matures avec $DHP \geq 70$ cm), d80 (chênes sur-matures avec $DHP \geq 80$ cm), pT80 (proportion de d80 parmi d70 – i.e. $DHP \geq 80$ cm divisé par $DHP \geq 70$ cm) ont été obtenues (Figure E7.1). Ces distributions apparaissent relativement similaires à celle obtenue empiriquement dans l'Article 1 (voir Annexe 1 – Fig. A1a).

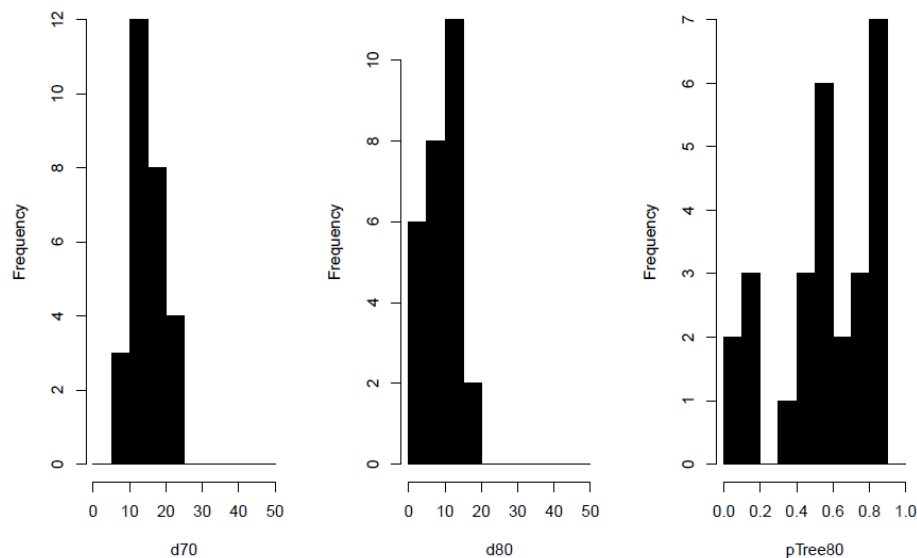


Figure E7.1 Distribution des statistiques d70, d80 et pT80 obtenues à partir des simulations. Cette figure est à comparer avec la Fig. A1a de l'article 1 (Annexe 1)

Encadré 7. (suite)**3. Analyse des corrélations et sélection des statistiques**

Outre les trois statistiques précédemment présentées (d70, d80, pT80), nous avons calculé une quatrième sur proposition de F. Gosselin – i.e. d70-d80 (différence entre d70 et d80). Parmi ces quatre statistiques, on cherche à en retenir deux qui vérifient les conditions suivantes: (i) ces statistiques sont peu corrélées entre elles; (ii) l'une traduit une notion de densité de tige au sein de la placette (liée aux conditions stationnelles, à l'historique de gestion...), l'autre constitue une variable indicatrice du degré d'extension de la rotation – i.e. vieillissement (T), supposée non connue.

Les couples (d70, d80) et (d70, d70_80) sont fortement corrélés entre elles par construction et ne vérifient donc pas la première condition. Il reste donc quatre couples potentiellement adéquats: (d70, pT80), (d70_80, d80), (d70_80, pT80) et (d80, pT80). Le couple (d70, pT80) apparaît être le moins corrélé (Figure E7.2a). Par ailleurs, la variable pT80 apparaît être l'une des statistiques les plus fortement corrélées avec le vieillissement (Figure E7.2b).

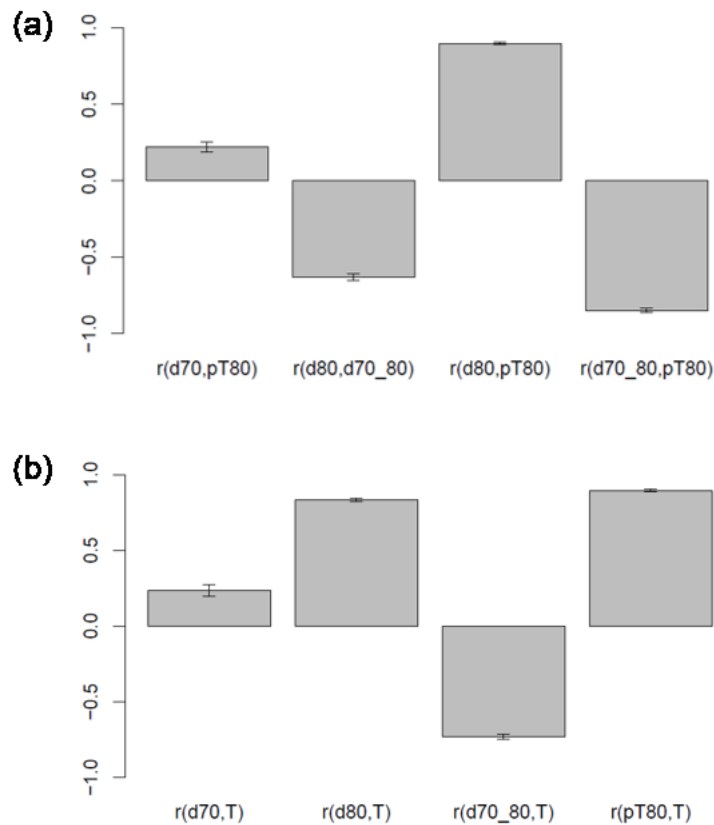


Figure E7.2 Corrélation (a) entre les quatre couples de statistiques (d70, d80, d70_80, pT80) ; (b) entre les quatre statistiques (d70, d80, d70_80, pT80) et le vieillissement (T) calculés à partir de données simulées

Au vu de ces résultats, nous avons retenu le couple (d70, p80) pour traduire l'effet dendrométrique d'un allongement de la rotation sylvicole de 50 ans (équivalent à une extension du diamètre d'exploitabilité de 10 cm) puisqu'il permettait de satisfaire les deux conditions précédentes.

Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer l'effet limité de l'extension du diamètre d'exploitabilité sur la disponibilité en micro-habitats: (i) la durée d'allongement de la rotation n'est pas assez longue ; (ii) le maintien des opérations sylvicoles telles que les éclaircies répétitives et coupes sanitaires limitent l'apparition du BM et des DMH.

(i) Quel diamètre d'exploitabilité optimal pour augmenter la disponibilité en micro-habitats ?

A l'échelle de l'arbre, le vieillissement/grossissement des tiges devrait augmenter la densité/diversité des DMH. En effet de nombreux travaux ont mis en évidence un effet positif du diamètre des arbres: plus l'arbre est gros plus il est susceptible de porter des DMH. Cependant, identifier des seuils de diamètre permettant une augmentation significative des DMH reste difficile à obtenir. De récents travaux ont suggéré un premier seuil de diamètre de 70 cm qui correspond aux arbres considérés comme matures dans nos travaux – i.e. classe de diamètre « Très Gros Bois » définie par l'ONF (Larrieu et al. 2012). Nos résultats apparaissent relativement cohérents avec ces travaux puisque nous avons trouvé que la densité d'arbres matures (d70) indépendamment de la proportion d'arbres sur-matures (p80) a eu un effet positif sur la densité de DMH ainsi que sur la densité de bois mort dans le houppier. Des travaux complémentaires, ont mis en évidence un deuxième seuil de 90 cm qui ne correspond pas à une classe diamètre actuellement considérée par les gestionnaires forestiers (Larrieu and Cabanettes 2012). Bien que la comparaison directe avec nos résultats reste assez délicate, au vu des différences en termes d'essence (chêne vs hêtre) et de contexte sylvicole (peuplement géré vs non géré) et géographique (plaine vs montagne), ces travaux appuient notre hypothèse qu'une extension de diamètre de 10 cm n'est pas suffisante pour entraîner une augmentation significative des DMH. Des conclusions similaires concernant l'effet de l'âge des peuplements ont également été obtenues par Lassaue et al. (2013) qui ont montré que la complexité structurelle (évaluée notamment en termes de densité de BM et DMH) était similaire entre des futaies régulières matures de chênes âgés de 160 à 220 ans (équivalent à un DHP d'environ 60 à 90 cm, considérant un taux de croissance annuel de 2.5 mm) alors que des différences significatives ont été détectées avec les peuplements sur-matures âgés de 300 ans (équivalent à un DHP d'environ 120 cm). Dans les peuplements plus âgés, la mortalité accrue de gros arbres va permettre d'accumuler plus rapidement du bois mort, notamment des pièces de gros diamètre. Ces résultats suggèrent qu'un vieillissement supérieur à 100 ans – équivalent à une extension du diamètre d'exploitabilité de 20 cm (i.e. arbres avec un DHP = 90 cm) – semble nécessaire pour augmenter significativement la disponibilité locale en micro-habitats, ce qui apparaît cohérent avec les seuils de diamètre obtenus à l'échelle de l'arbre.

(ii) Comment les opérations sylvicoles affectent la disponibilité en micro-habitats ?

Il est également possible que le maintien des opérations sylvicoles, notamment dans les îlots de vieillissement (et dans les placettes échantillonnées dans notre étude), renforce l'effet limité de

l'extension du diamètre. A l'échelle de l'arbre, des travaux ont mis en évidence que la gestion n'avait pas d'impact sur la probabilité d'occurrence des DMH – i.e. un arbre avec les mêmes caractéristiques (par ex. en termes d'essence, diamètre) en forêt gérée aura une probabilité identique de porter un DMH, qu'un arbre en forêt non gérée (Winter and Möller 2008; Vuidot et al. 2011). En revanche la gestion semble affecter négativement la disponibilité en micro-habitats à l'échelle du peuplement. En effet, il a été montré que l'abandon de la gestion permettait de reconstituer « rapidement » (i.e. inférieur à 50 ans) les stocks de bois mort (Bouget et al. 2014b; Paillet et al. 2015b) alors que la densité de DMH par hectare a faiblement répondu. Cela peut s'expliquer par l'application d'éclaircies répétitives qui visent à sélectionner les meilleures tiges du point de vue de la production (donc sans micro-habitat). En outre, la présence de coupes sanitaires qui enlèvent systématiquement les arbres dépérissant ou mort va également affecter négativement les DMH puisque ces arbres sont considérés comme des supports particulièrement favorables à leur apparition (Paillet et al. 2017).

Dans le but d'améliorer de façon significative la disponibilité locale en micro-habitats, nous suggérons (i) des rotations sylvicoles beaucoup plus longues, c'est-à-dire un allongement de la rotation supérieur à 50 ans (équivalent à une extension du diamètre d'exploitabilité supérieure à 10 cm) dans les forêts de chênes matures et (ii) des pratiques de gestion plus extensives dans les peuplements à rotation prolongée, notamment une réduction de l'intensité des éclaircies et des coupes sanitaires. En complément une création/restauration active des micro-habitats pourra être envisagée, comme le préconise Bauhus et al. (2009).

A travers cette étude nous avons évalué l'effet « local » de l'allongement de la rotation sylvicole. En mobilisant des outils de simulation nous allons évaluer l'impact d'une extension de la rotation sur la disponibilité « régionale » en micro-habitats (cavités).

2.2 Evaluation de l'effet relatif du diamètre d'exploitabilité et de l'intensité de gestion sur la disponibilité régionale en micro-habitats – application aux cavités

Cette étude avait pour objectif de coupler un simulateur de croissance des peuplements avec un modèle prédictif de l'occurrence des micro-habitats afin de tester l'effet de différents scénarios sylvicoles sur la disponibilité temporelle des cavités au sein du massif de Compiègne.

Afin d'atteindre cette objectif, la procédure suivante a été mise en œuvre: (i) définir plusieurs scénarios de gestion sylvicole à partir de deux paramètres couramment utilisés en gestion : le diamètre d'exploitabilité et l'intensité d'éclaircie ; (ii) simuler l'évolution temporelle des peuplements du massif forestier de Compiègne pour chacun des scénarios définis ; (iii) prédire la densité de cavités (nombre de cavités par unité de surface) en intégrant les données de sortie des

simulations comme prédicteurs dans des modèles statistiques préalablement calibrés à partir de données de terrain (voir Chapitre 1 – section 1.2.2 pour une description des modèles) ; (iv) transformer les densités en occurrence permettant ainsi de dénombrer le nombre de peuplements « avec cavités » – i.e. contenant au moins une cavité par unité de surface et (v) tester et comparer l'effet des différentes modalités des deux paramètres sylvicoles sur la disponibilité (nombre de peuplements avec cavités) au sein du massif de Compiègne. Ces travaux ont été réalisés par R. Dous dans le cadre de son stage de Master 2.

2.2.1 Simulation de l'évolution temporelle de la disponibilité en cavités selon les différents scénarios sylvicoles

➤ *Définition et simulation des scénarios sylvicoles*

Douze scénarios sylvicoles ont été définis en croisant quatre modalités de diamètre d'exploitabilité (DIAM) – i.e. 60, 70, 80 et 90 cm et (ii) trois modalités de la densité relative de tige (RDI) représentant l'intensité d'éclaircie – i.e. 0.35, 0.6 et 0.9. Ces différents scénarios nous ont permis de représenter un gradient d'intensité de gestion: scénario intensif caractérisé par un DIAM et RDI faible à un scénario extensif caractérisé par un DIAM et RDI élevé. La croissance des peuplements a été simulée via la plateforme CAPSIS (module SALEM) pour une période de 500 ans avec un pas de temps de 3 ans, en utilisant les données issue du plan d'aménagement de la forêt de Compiègne (2016) comme situation initiale. Seules les futaies régulières de chêne et hêtre ont été intégrés dans les simulations. Le potentiel de croissance de chaque peuplement a été défini en fonction de l'essence et de la classe de fertilité (huit classes ont été définies à Compiègne) et reste invariable au cours des simulations et entre les différents scénarios. A chaque pas de temps, représentant l'évolution en âge des peuplements, nous avons obtenu une valeur du diamètre moyen des arbres pour chaque peuplement. A chaque passage en coupe, le diamètre moyen et l'âge du peuplement ont été remis à zéro, simulant ainsi un nouvel ensemencement.

➤ *Prédiction de l'occurrence des cavités selon les différents scénarios*

A partir des modèles statistiques prédictifs calibrés sur des données de terrain nous avons prédit la densité de cavités (cavités hautes – CAVH) dans chaque peuplement au cours du temps en fonction des douze scénarios sylvicoles. Les variables de sortie des simulations à chaque pas de temps (i.e. diamètre et âge des peuplements) ont été intégrés comme prédicteurs. Les densités prédites ont ensuite été converties en probabilité d'occurrence puis en données de présence/absence par unité de surface (0.56 ha). Les taux d'erreurs (faux positif, faux négatif) relatif à l'attribution de la présence/absence de cavités par unité de surface ont également été calculés. L'ensemble de la procédure (calibration modèle prédictif, transformation de la densité en occurrence et calcul de l'incertitude) est présenté en détail dans le Chapitre 1 – section 1.2.2. A chaque pas de temps, cela nous a permis de distinguer les peuplements « avec cavités » (i.e. au

moins 1 cavité/0.56 ha, équivalent à 2 cavités/ha) des peuplements « sans cavité », en y associant une incertitude. Au final, en additionnant les peuplements avec cavités à chaque pas de temps, nous avons obtenus une variable synthétique représentant l'évolution temporelle (i.e. sur une durée de 500 ans), du nombre de peuplements avec cavités à l'échelle du massif de Compiègne.

2.2.2 Profil temporel de la disponibilité en cavités à l'échelle du massif de Compiègne

Les premiers résultats de ces travaux de simulation sont représentés par les profils temporels de l'évolution du nombre de peuplements avec cavités obtenus pour chacun des douze scénarios sylvicoles (Figure 24). Nous pouvons remarquer que la disponibilité en cavités fluctue au cours du temps au sein de chaque scénario. Chaque cycle peut être grossièrement caractérisé par une phase de récession (passage en coupe) qui aboutit à un « creux » (i.e. disponibilité minimale en cavités au sein du massif) suivi par une phase d'expansion (croissance des peuplements) qui se termine par un « pic » (i.e. disponibilité maximale en cavités au sein du massif). Les phases de récession (resp. expansion) traduisent une synchronisation du passage en coupe (resp. passage dans la classe de diamètre/âge supérieure) pour un grand nombre de peuplements. Ces variations synchronisées de disponibilité en cavités sont intimement liées à la distribution initiale des classes de diamètre des peuplements, qui semblent être quelque peu déséquilibrées au sein du massif de Compiègne – i.e. surreprésentation de la classe de diamètre « Gros Bois » (Figure 25). L'importance des conditions initiales en termes de distribution du diamètre des arbres sur la disponibilité à long terme des gros arbres et bois mort a déjà été soulignée dans la littérature (par ex. Roberge et al. 2015). Par ailleurs, nous pouvons également noter que l'amplitude de la disponibilité en cavités (différence entre le nombre minimal et maximal de peuplements avec cavités) tend à être plus forte avec l'augmentation du diamètre d'exploitabilité (Figure 24).

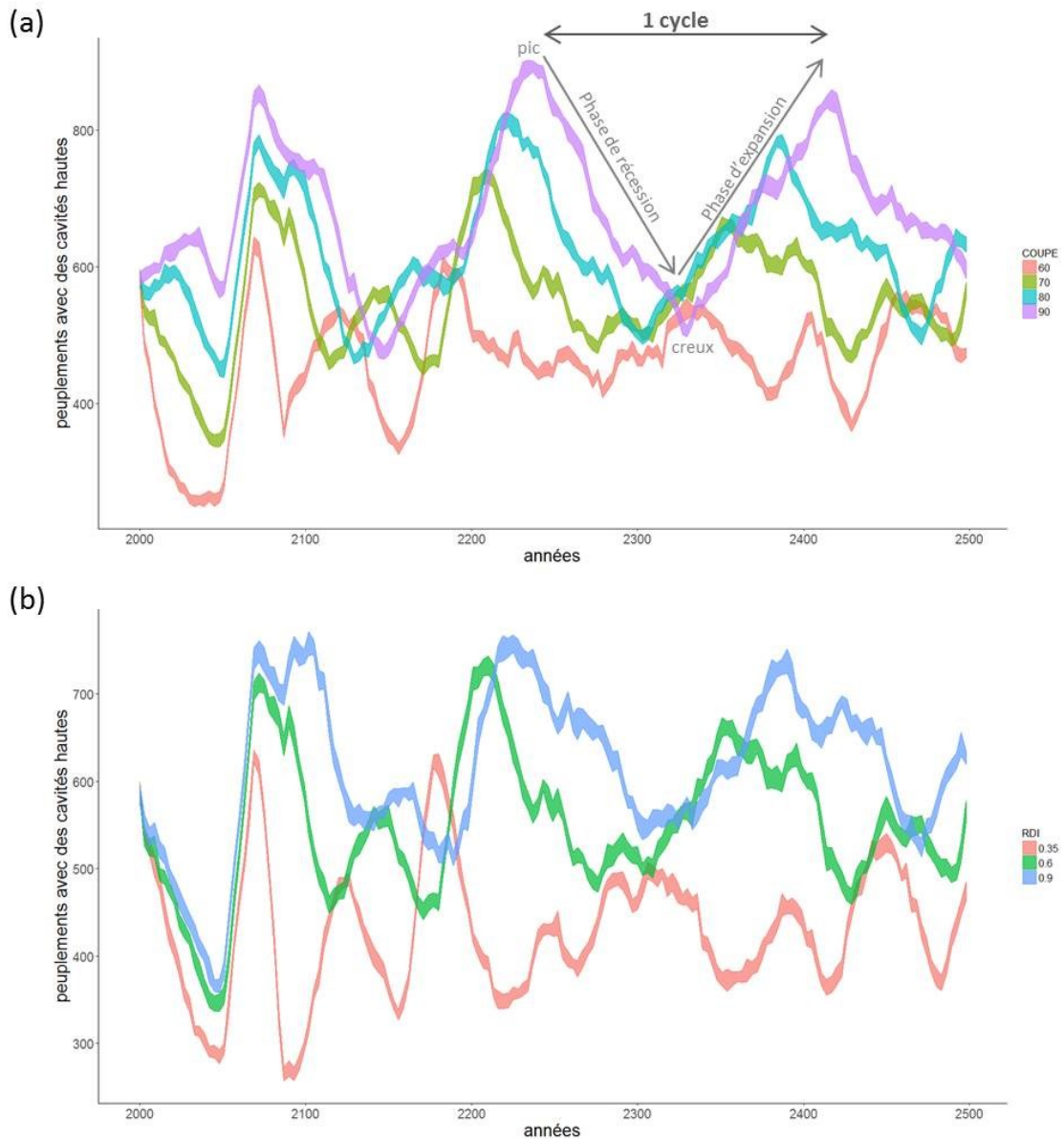


Figure 24. Profil temporel (500 ans) du nombre de peuplements avec cavités à l'échelle du massif en fonction de différents scénarios de gestion

(a) quatre scénarios sylvicoles basés sur un RDI intermédiaire (0.6) mais variable en termes de DIAM (60, 70, 80, 90 cm) ; (b) trois scénarios sylvicoles basés sur un DIAM intermédiaire (70 cm) mais variable en termes de RDI (0.3, 0.6, 0.9)

2.2.3 Effet du diamètre d'exploitabilité et de l'intensité d'éclaircie sur la disponibilité en cavités

A partir des profils temporels, nous avons extrait la moyenne du nombre de peuplements avec cavités obtenues à chaque pas de temps et ce pour chacun des douze scénarios sylvicoles. Nous pouvons remarquer que les deux paramètres sylvicoles (DIAM et RDI) ont eu un effet positif sur le nombre moyen de peuplements à cavités (Figure 26). Sans surprise, la disponibilité en cavités à l'échelle du massif était la plus forte avec le scénario extensif (i.e. DIAM = 90 cm et RDI = 0.9) et inversement, plus faible avec le scénario intensif (i.e. DIAM = 60 cm et RDI = 0.35). Cependant, l'effet de ces deux paramètres apparaît légèrement différent. En effet, nos résultats

montrent un effet positif linéaire du DIAM dans la gamme de valeurs testées – i.e. pour un RDI donné, l'augmentation du DIAM entraînait un accroissement de la disponibilité en cavités avec une amplitude relativement similaire (absence de chevauchement des intervalles de confiance à 95% ; Figure 26a). Par exemple, pour un RDI intermédiaire (0.6), passer d'un diamètre d'exploitabilité de 70 à 80 cm et de 80 à 90 cm va entraîner une augmentation du nombre moyen de peuplements à cavités d'environ 11% et 8%, respectivement. A l'inverse, l'effet du RDI semble être borné par une asymptote supérieure (plateau) traduisant ainsi un effet positif marginalement décroissant – i.e. pour un DIAM donné, l'augmentation du RDI entraînait un accroissement de la disponibilité en cavités avec une amplitude décroissante (Figure 26b). Par exemple, pour un DIAM classiquement recommandé en chênaies/hêtraies (70 cm), passer d'un RDI de 0.35 et 0.6 va entraîner une augmentation du nombre moyen de peuplements à cavités d'environ 23% alors que cette augmentation, qui devient non significative (chevauchement des IC₉₅), sera seulement de 10% pour une modification de 0.6 à 0.9 du RDI.

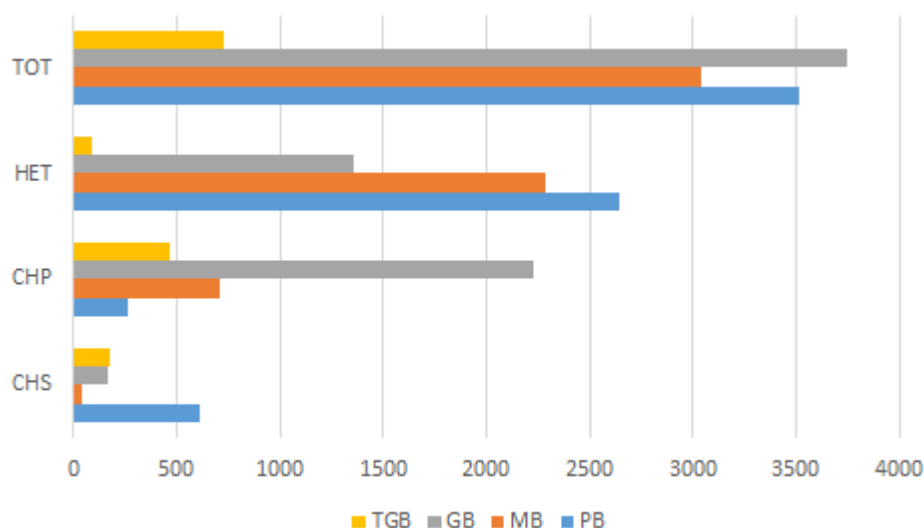


Figure 25. Distribution des classes de diamètre pour les principales essences présentes en forêt de Compiègne

PB (Petit Bois ; $D \leq 25$ cm) ; MB (Moyen Bois ; $25 < D \leq 45$ cm) ; GB (Gros Bois ; $45 < D \leq 65$ cm) ; TGB (Très Gros Bois ; $D > 65$ cm) ; TOT (total) ; HET (Hêtre commun) ; CHP (Chêne pédonculé) ; CHS (Chêne sessile)

2.2.4 Conclusion et perspectives

Les performances prédictives de l'occurrence des cavités en fonction des caractéristiques sylvicoles des peuplements et de variables écologiques obtenues via des modèles statiques calibrés sur des relevés de terrain (Chapitre 1) apparaissent suffisantes pour pouvoir mettre en évidence, à partir de simulations, un effet du diamètre d'exploitabilité et de l'intensité d'éclaircie sur la dynamique temporelle des cavités à l'échelle du massif de Compiègne.

Dans le cadre d'une réflexion sur les préconisations d'une gestion plus extensive, par rapport aux préconisations standard (i.e. $DIAM = 70$ cm et $RDI = 0.6$ dans le cadre de futaies régulières de chênes ou hêtres), l'augmentation du diamètre d'exploitabilité apparaît être plus favorable qu'une diminution de l'intensité de gestion pour augmenter la disponibilité en cavités. En revanche, de par l'effet *a priori* non linéaire du RDI, une intensification de la gestion forestière qui se traduirait par une plus forte intensité d'éclaircie aurait des conséquences fortement négatives sur la disponibilité en cavités, au moins équivalentes celles engendrées par une diminution du diamètre d'exploitabilité – i.e. diminution du nombre de peuplement à cavités pouvant aller jusqu'à 23% lorsqu'on passe d'un RDI de 0.6 à 0.35.

Par ailleurs, il est important de garder en tête que les douze scénarios définis dans cette étude, ont été volontairement contrastés dans le but de mettre en évidence des effets de la sylviculture sur les micro-habitats. De ce fait, ils ne correspondent pas à des scénarios sylvicoles envisageables pour les gestionnaires forestiers, notamment d'un point de vue économique. Il serait souhaitable de tester une gamme plus complète de valeurs de $DIAM$ et RDI permettant (i) de confirmer la forme de la relation entre les paramètres sylvicoles et la disponibilité régionale en cavités, et notamment d'identifier le « point de rupture de pente » pour le RDI et (ii) de fournir des préconisations de gestion plus réalistes. Pour cela, il serait intéressant de compléter le modèle écologique proposé dans cette étude, en y ajoutant un modèle économique permettant d'évaluer les coûts-bénéfices des différents scénarios sylvicoles en termes de rentabilité pour les gestionnaires (Chevalier et al. 2009). Cela permettrait d'identifier le meilleur compromis entre une maximisation de la disponibilité en micro-habitats à long terme à l'échelle du massif et minimisation des pertes économiques annuelles. Ce type d'approche combinant évaluation écologique et économique sur la disponibilité en bois mort a déjà été proposé dans la littérature (par ex. Jonsson et al. 2006, 2010; Ranius et al. 2016a). Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a évalué l'effet sur la dynamique de dendro-microhabitats telles que les cavités, en contexte de forêt tempérée (hêtraies ; chênaies). Par ailleurs, bien qu'un accroissement de la disponibilité moyenne des peuplements à cavités à l'échelle du massif ait été mis en évidence – notamment via l'augmentation du diamètre d'exploitabilité – ce gain pourrait ne pas être suffisant pour assurer la persistance des espèces cavicoles. Des perspectives pour l'évaluation de la réponse des communautés de coléoptères à la dynamique temporelle des cavités à l'échelle du massif sont présentées dans la section suivante.

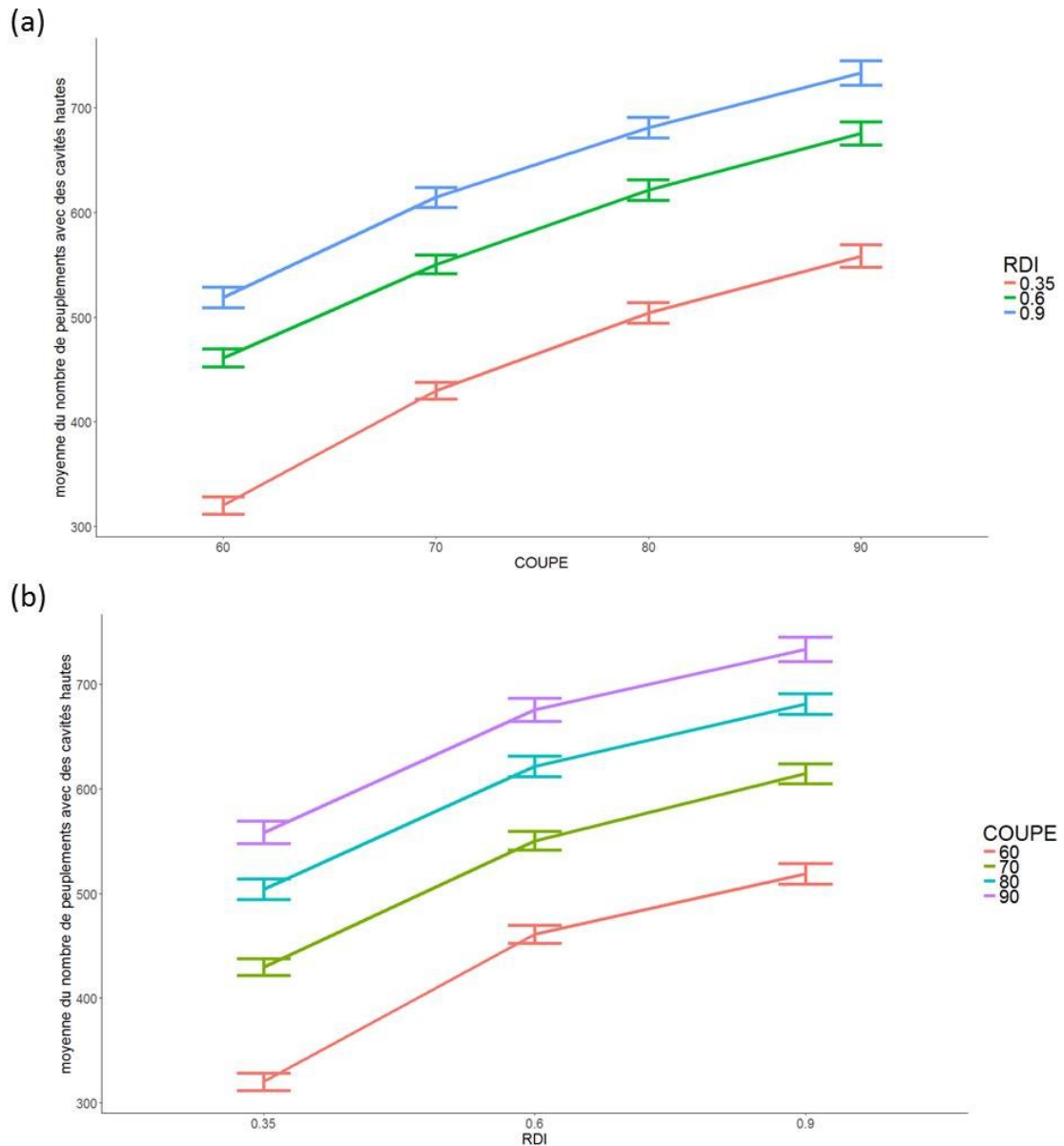


Figure 26. Effet (a) de l'intensité d'éclaircie (RDI) et (b) du diamètre d'exploitabilité (DIAM) sur le nombre moyen de peuplements avec cavités

Les barres d'erreurs correspondent aux intervalles de confiance à 95% (IC₉₅)

3. Comment la gestion forestière peut-elle optimiser la distribution spatio-temporelle des micro-habitats?

Outre l'augmentation de la disponibilité locale en micro-habitats, la gestion forestière doit également optimiser la spatialisation des outils de conservation afin d'assurer une continuité spatio-temporelle des micro-habitats, essentielle à la persistance des espèces lignicoles. Il s'agit d'un objectif explicite de la mise en œuvre de la Trame de Vieux Bois (TTVB) en forêts domaniales. En plus de ces outils « réglementaires », l'arrangement spatial des unités de gestion au sein de la matrice forestière exploitée apparaît être un levier de gestion complémentaire.

3.1 Quelques préconisations relatives à la spatialisation et la pérennité des éléments de la TTVB

3.1.1 Spatialisation de la rétention des arbres au sein des peuplements exploités

Au cours des vingt dernières années, la planification à l'échelle paysagère des sites de conservation a fait l'objet d'une attention particulière – i.e. quel arrangement spatial et quelle surface minimale individuelle/cumulée sont nécessaires pour maximiser la disponibilité en micro-habitats et ainsi assurer la persistance des espèces? (Bouget et al. 2014b). Ces questions sont résumées à travers le fameux débat SLOSS (*Single Large Or Several Small*) – pour une surface donnée, faut-il conserver une seule réserve de grande taille ou plusieurs réserves de petites tailles? (par ex. Wiersma and Urban 2005; Tjørve 2010; Bouget and Parmain 2016). Historiquement appliquée à la sélection de réserves, cette question se pose également pour les outils de rétention plus récemment mis en œuvre dans les forêts exploitées (par ex. Lindenmayer et al. 2015). La question clé est de savoir si la rétention dispersée ou agrégée est plus efficace pour la conservation de la biodiversité. En d'autres termes, faut-il conserver des arbres-habitats repartis sur l'ensemble du peuplement ou les agréger sous la forme d'un bouquet d'arbres voir même de petits îlots ? Indéniablement, la réponse à cette question sera variable entre les espèces en fonction des traits d'histoire de vie, notamment de leurs exigences écologiques vis-à-vis des conditions abiotiques (mésoclimatiques) ainsi que de leur capacité de dispersion.

A court terme, la rétention d'arbres devrait être plus favorable aux espèces adaptées au milieu ouvert (héliophiles) qu'aux espèces d'intérieures de forêts (sciaphiles). Cela a été mis en évidence pour un grand nombre d'espèces, dans différentes méta-analyses (Rosenvald and Lõhmus 2008; Fedrowitz et al. 2014). Bien que les travaux conduits dans cette thèse n'ont pas directement analysés la réponse des espèces à la rétention d'arbres (agrégés vs dispersés) en regard de leurs préférences en termes de conditions de luminosité, nous avons mis en évidence que de nombreux coléoptères saproxyliques (notamment cavicoles et lignicoles) réagissent positivement à l'ouverture de la canopée (Chapitre 2 – Figure 15). Ainsi, la rétention dispersée d'arbres-habitats et/ou bois mort au sein des peuplements exploités, devrait être favorable à un grand nombre de coléoptères saproxyliques. En revanche, pour d'autres taxons, la présence de couvert forestier est importante pour maintenir un taux d'humidité sous la canopée élevée – par ex. coléoptères fongicoles ainsi que d'un grand nombre de bryophytes (Fenton and Frego 2005). La rétention d'un bouquet d'arbres est alors à privilégier, même si cela pourrait s'avérer insuffisant pour maintenir une véritable « ambiance forestière », due à un effet lisière important (Aubry et al. 2009) qui apparaît affecter négativement les bryophytes (Pharo and Zartman 2007).

Outre les conditions abiotiques méso-climatiques, l'optimisation de la surface et de la configuration des structures de rétention va dépendre des capacités de dispersion des espèces. Pour les espèces présentant une forte limite de dispersion (par ex. *Dicranum viride*) la rétention d'un bouquet d'arbres apparaît plus favorable que la conservation d'arbres solitaires. En effet, « l'extension locale » pour cette espèce requiert la présence d'arbres favorables (feuillus de gros diamètre) fortement agrégés (quelques dizaines de mètres), en nombre suffisant. Par exemple, Perhans et al. (2009) ont montré que la rétention d'arbres d'une surface de 0.1 à 0.5 ha était insuffisante pour conserver, au moins à court terme (i.e. 6 ans après la coupe), différentes espèces de bryophytes actuellement menacées en forêt boréale.

3.1.2 Importance de maintenir des structures de conservation permanentes

La rétention de structures temporaires, tels que les îlots de vieillissement (ILV), pose des questions quant à leur rôle en tant qu'outils pour la conservation de la biodiversité à long terme. En effet, ils pourraient constituer un « piège écologique » pour les espèces dans la mesure où il s'agit d'une rétention temporaire. Un piège écologique se définit comme un habitat de faible qualité sélectionné par une espèce au lieu d'un habitat de meilleure qualité (Battin 2004). Les résultats théoriques et empiriques suggèrent que les pièges écologiques surviennent lors de changements environnementaux soudains – par ex. récolte des arbres lors de l'exploitation – pouvant entraîner des effets négatifs importants sur la persistance des populations (par ex. Robertson and Hutto 2007). Ainsi, un peuplement sera considéré de bonne qualité s'il permet de générer en continu une quantité et une diversité de micro-habitats favorables au maintien des populations locales, comme c'est le cas des réserves et des îlots de sénescence dans lesquels l'exploitation est définitivement abandonnée. A contrario, un allongement de la rotation sylvicole suffisamment important pour augmenter significativement la disponibilité en micro-habitats (i.e. potentiellement au-delà de 50 ans, équivalent à une extension du diamètre d'exploitabilité supérieur à 10 cm, d'après les travaux précédemment présentés) qui à termes conduira à la récolte des arbres, pourrait constituer un piège écologique pour les espèces lignicoles. Ainsi, en l'absence de connaissances plus exhaustives sur le rôle des ILV, nous encourageons à privilégier des structures de rétention permanente, tels que les îlots de sénescence (ILS).

La conservation permanente de ces peuplements laissés en libre évolution, apparaît pertinente pour le maintien de la dynamique métapopulationnelle de *Dicranum viride*. En effet, la colonisation de nouveaux micro-habitats par cette espèce à l'échelle du massif pourrait être dépendante d'évènement unique de dispersion des propagules à longue distance (quelques centaines de mètres) et/ou plusieurs évènements successifs de dispersion à courte distance. Dans ce cas, les ILS pourraient permettre d'alimenter un flux de propagules continu et assurer un rôle de relais de dispersion à l'échelle du massif. La rétention permanente d'îlots d'arbres a déjà été

suggérée comme une stratégie de conservation efficace pour d'autres organismes épiphytes, tels que les lichens (Nascimbene et al. 2013).

3.2 Perspectives pour l'évaluation du rôle paysager des îlots de vieux bois (ILS et ILV)

3.2.1 Evaluation empirique du rôle paysager des îlots de vieux bois (ILS et ILV)

3.2.1.1 Evaluer empiriquement l'effet de la connectivité des îlots de sénescence (ILS) sur la biodiversité : application aux chiroptères

Alors qu'on peut s'attendre à un effet important de la spatialisation des outils de conservation à l'échelle d'un massif, pour la persistance des espèces à capacité de dispersion limitée, l'optimisation de la connectivité de la TTVB pourrait jouer un moindre rôle pour des espèces à forte capacité de dispersion – par ex. oiseaux ou chiroptères. A partir d'un jeu de données acquis en forêt de Compiègne dans le cadre de cette thèse (voir détails en Annexe 6), il serait possible d'évaluer l'importance de la connectivité des éléments de la trame (ILS et RB) pour les chiroptères. L'échantillonnage conduit en 2017 fait suite à une série d'inventaires chiroptérologiques réalisés au sein des réserves et îlots de vieux bois entre 2011 et 2015 par le réseau « mammifère » de l'ONF. Au total, l'activité des chiroptères a été enregistrée au sein de 27 îlots de vieux bois et 2 réserves biologiques, représentant 162 points d'écoute – 90 points à l'intérieur et en lisière des îlots et 72 points dans les peuplements adjacents contrastés en termes d'essence (feuillus *vs* résineux), régime (futaie régulière *vs* irrégulières) et âge (jeune *vs* vieux peuplement). En outre, des inventaires de micro-habitats (notamment bois mort et cavités) ont été réalisés en 2016 dans chacun des îlots échantillonnés. Concrètement à partir de ces données, il pourrait être envisagé d'évaluer la réponse de l'activité des espèces à l'intérieur de chaque ILS en fonction (i) de la quantité locale de gîtes (cavités) et de ressources alimentaires (approximé par le bois mort) à l'intérieur de l'îlot et (ii) d'une mesure de connectivité (par ex. indice de centralité). Afin d'adopter une représentation du paysage forestier plus proche de la perception des chiroptères, différents coûts de résistance au déplacement pourraient être attribués aux peuplements situés dans la matrice forestière exploitée, en fonction de leur degré de stratification verticale. Cette stratification pourrait être obtenue à partir de statistiques issues du LiDAR. En effet, il a déjà été montré que ce paramètre pouvait fortement affecter l'activité des chiroptères (Jung et al. 2012; Froidevaux et al. 2016). L'attribution des coûts de résistance pourrait être définies à « dire d'expert » ou calibrer à partir des points d'écoute effectués dans les peuplements adjacents aux ILS. L'importance relative de la connectivité par rapport à la quantité locale de micro-habitats pourra ainsi être évaluée, en particulier pour les espèces glaneuses de sous-bois qui sont fortement dépendantes de la strate arborée pour leur activité de chasse, déplacement, protection contre les prédateurs (Froidevaux et al. 2016). Dans le cas de la mise en évidence d'un effet positif significatif de la connectivité des ILS sur l'activité des chiroptères, des analyses complémentaires

pourront être conduites afin de tester différents emplacements pour l'implantation de nouveaux ILS en fonction du gain de connectivité qu'ils procurent (voir par exemple la méthode mise en œuvre dans Mimet et al. 2016).

3.2.1.2 Evaluer empiriquement le rôle paysager des îlots de vieillissement (ILV)

Afin de tester le rôle paysager des ILV, notamment en tant que relais de dispersion (Figure 23), pour la biodiversité, une approche empirique synchronique pourrait être envisagée. Globalement, l'idée serait de sélectionner des îlots d'arbres sur-matures (i.e. diamètre d'exploitabilité ≥ 80 cm) localisés dans des contextes paysagers contrastés. En effet, il a déjà été mis en évidence que le contexte paysager autour de la rétention d'un patch forestier pouvait affecter la réponse de la biodiversité (Mori et al. 2017). Plus spécifiquement, la sélection des îlots devrait être effectuée de façon à (i) minimiser la variation inter-îlot (en termes d'essence, densité de tiges) et (ii) optimiser la variation surfacique de peuplements matures et/ou peuplements en régénération dans une zone tampon centré sur l'îlot. Ce type de dispositif devrait permettre de traduire spatialement l'évolution temporelle de la dynamique des peuplements dans l'environnement immédiat des ILV. En effet, un îlot d'arbres sur-matures entouré d'une forte proportion de futaies matures pourrait représenter le contexte paysager de l'ILV avant exploitation ; un îlot entouré d'une forte proportion de peuplements en régénération quant à lui traduirait le contexte post-exploitation. Une situation intermédiaire serait représentée par un îlot entouré de jeunes futaies. La comparaison de la diversité locale (i.e. inter-îlots) – par exemple des coléoptères saproxyliques – permettrait d'apporter des éléments de réponse quant à leur « utilisation » par les espèces en fonction des différents contextes paysagers. Par ailleurs, des paysages « témoins » – i.e. sans îlots d'arbre sur-matures – pourraient également être intégrés dans la stratégie d'étude. En comparant la diversité des espèces dans les futaies matures, jeunes futaies et peuplements régénérations entre des paysages avec et sans îlot, nous pourrions mettre en évidence un potentiel effet de débordement (*spillover*) induit par les ILV – i.e. augmentation de la biodiversité dans les peuplements situés en périphérie de l'îlot (voir par ex. Bouget and Parmain 2016 pour une application aux réserves).

Ce type d'approche « spatiale » apparaît relativement facile à mettre en œuvre (bien que potentiellement limitée par l'existence d'îlots d'arbres sur-matures dans les massifs). Néanmoins, elle ne permet pas une évaluation complète du rôle des ILV en raison de l'absence de prise en compte explicite des aspects temporels – par ex. potentiel « crédit de colonisation » des espèces). Afin de répondre à cet objectif, des approches empiriques diachroniques ou des approches basées sur des outils de simulations devraient être privilégiés (voir ci-dessous).

3.2.2 Limite de la substitution « temps-espace » et nécessité des approches diachroniques

De nombreuses études empiriques qui se sont intéressées aux impacts de la gestion sur la disponibilité en micro-habitats et/ou la biodiversité associées sont fondées sur une approche de substitution espace-temps. Par exemple, dans nos travaux concernant l'efficacité des ILV, nous avons utilisé une extension du diamètre d'exploitabilité de 10 cm, comme substitut d'un allongement de la rotation de 50 ans, en se basant sur l'existence sous-jacente d'une relation linéaire entre le diamètre et l'âge des arbres. Il s'agit bien sûr d'une simplification excessive car une rotation prolongée, en plus d'augmenter le diamètre des arbres, pourrait également augmenter la continuité temporelle des micro-habitats. Ainsi, l'allongement du cycle sylvicole devrait créer une fenêtre temporelle plus longue, favorable à la colonisation des micro-habitats par les espèces, en particulier celles présentant une faible capacité de dispersion. Une étude diachronique pourrait fournir une évaluation plus complète du rôle paysager des ILV en comparaison des études synchroniques, notamment via la mise en place d'une approche « avant-après » ou « contrôle-impact ». En effet, ce type d'approche permettrait de comparer des mesures de biodiversité entre des ILV avant l'exploitation du peuplement arrivé à maturité et des ILV dans un contexte post-exploitation à plus ou moins long terme – dans l'idéal jusqu'à la récolte finale de l'ILV. La mise en œuvre d'approches diachroniques dans le cadre de l'évaluation de l'efficacité de la TTVB apparaît d'autant plus essentielle qu'il a été montré que l'utilisation d'une substitution « temps-espace » pouvait fortement sous-estimer les conséquences de la gestion forestière sur la biodiversité (Franca et al. 2016). Plus généralement, la conception de dispositifs de suivi à long terme nous permettrait d'améliorer notre compréhension de la dynamique spatio-temporelle des micro-habitats et de la biodiversité associée – tant à l'échelle de l'arbre que du peuplement (placette) – comme l'ont déjà suggéré certains auteurs (Larrieu et al. 2012, 2014a; Paillet et al. 2017). En France, la mise en œuvre d'études diachroniques dans les forêts gérées pourrait bénéficier de la désignation des îlots de vieux bois (ILS et ILV) qui pourrait constituer un dispositif de suivi permanent.

3.2.3 Apport complémentaire des outils de simulation

L'évaluation de la dynamique des espèces en réponse aux modifications de la disponibilité de leurs micro-habitats peut s'effectuer à de grandes échelles spatiales et temporelles, avec potentiellement un décalage entre les modifications de la distribution des micro-habitats et la réponse de biodiversité – i.e. « dette d'extinction » et « crédit de colonisation ». Dans ce contexte, il n'est pas toujours possible d'évaluer efficacement la réponse de la biodiversité via des études empiriques ou expérimentales. L'utilisation d'outils de simulation apparaît alors pertinente et complémentaire. De façon schématique, les approches par simulation vont permettre de mettre en relation (i) un « modèle paysager » utilisé pour prédire la dynamique (spatio-temporelle) des

micro-habitats induite par des processus naturels et/ou les activités anthropiques – notamment les opérations sylvicoles planifiées dans le cadre de la gestion forestière avec (ii) un « modèle de biodiversité », soit à l'échelle d'une espèce cible (métapopulations), soit à l'échelle des communautés d'espèces (méta-communautés). L'objectif est de prédire la persistance des populations/espèces dans les paysages simulés (Figure 27).

Ce type d'approche a déjà été proposé pour évaluer la réponse quelques espèces « théoriques » associées au bois mort (par ex. Ranius and Kindvall 2006; Ranius and Roberge 2011). A l'échelle de l'espèce, les paramètres de colonisation et survie que nous avons estimés pour *Dicranum viride* (Chapitre 3) pourraient être intégrés dans des simulations basées sur différents scénarios de gestion (i.e. gradient de quantité et de configuration des peuplements contenant une quantité variable d'arbres favorables). Ceci permettrait d'identifier l'importance relative de ces différentes métriques paysagères sur la dynamique des métapopulations et donc d'évaluer la persistance de l'espèce à court, moyen et long terme à l'échelle d'un massif forestier. Par exemple, Ranius and Kindvall (2006) indiquent que dans les forêts gérées intensivement depuis longtemps, la persistance d'espèces saproxyliques était supérieure lorsque de nombreuses petites réserves étaient sélectionnées plutôt qu'une seule grande réserve. Outre l'intérêt scientifique, les résultats obtenus avec ce type d'approche sont tout à fait pertinents pour comparer et optimiser différentes stratégies afin d'assurer efficacement la conservation de l'espèce cible. Cependant, il n'est évidemment pas envisageable d'établir une stratégie de conservation spécifique pour chaque espèce. Dans ce contexte, il est important d'évaluer la réponse de l'ensemble des communautés d'espèces.

A ce jour, peu d'étude ont modélisé la réponse de l'ensemble des communautés d'espèces. Bien que nous n'ayons pas développé un modèle complet de simulation (i.e. combinaison d'un modèle paysager avec un modèle de biodiversité), les études conduites dans cette thèse permettent de fournir des éléments essentiels à la réalisation de ce type d'approche. En effet, nous avons pu fournir un modèle paysager permettant de caractériser la dynamique temporelle des cavités à l'échelle du massif forestier de Compiègne en fonction de différents scénarios de gestion basés sur une extension/réduction du diamètre d'exploitabilité et de l'intensité d'éclaircie (voir section 2.2 de ce chapitre). Une perspective de ces travaux consisterait à y adjoindre un modèle de biodiversité afin d'estimer la résilience des communautés d'espèces cavicoles (coléoptères) à la variation spatio-temporelle de la disponibilité en cavités et donc à l'intensité de la gestion sylvicole au sein du massif de Compiègne (Figure 27). Pour atteindre cet objectif, deux perspectives à court terme sont nécessaires: (i) spatialisation du modèle paysager et (ii) modélisation des méta-communautés de coléoptères cavicoles sous une hypothèse de neutralité, en prenant en compte la dynamique des peuplements avec cavités – i.e. événements d'apparition

et d'extinction de peuplements induit par l'exploitation forestière, plus ou moins rapide selon la durée de la rotation sylvicole. La réalisation de ce type de modèle nécessite des développements méthodologiques qui ont été initiés par F. Laroche et A. Miramont dans le cadre de son stage de master 2.

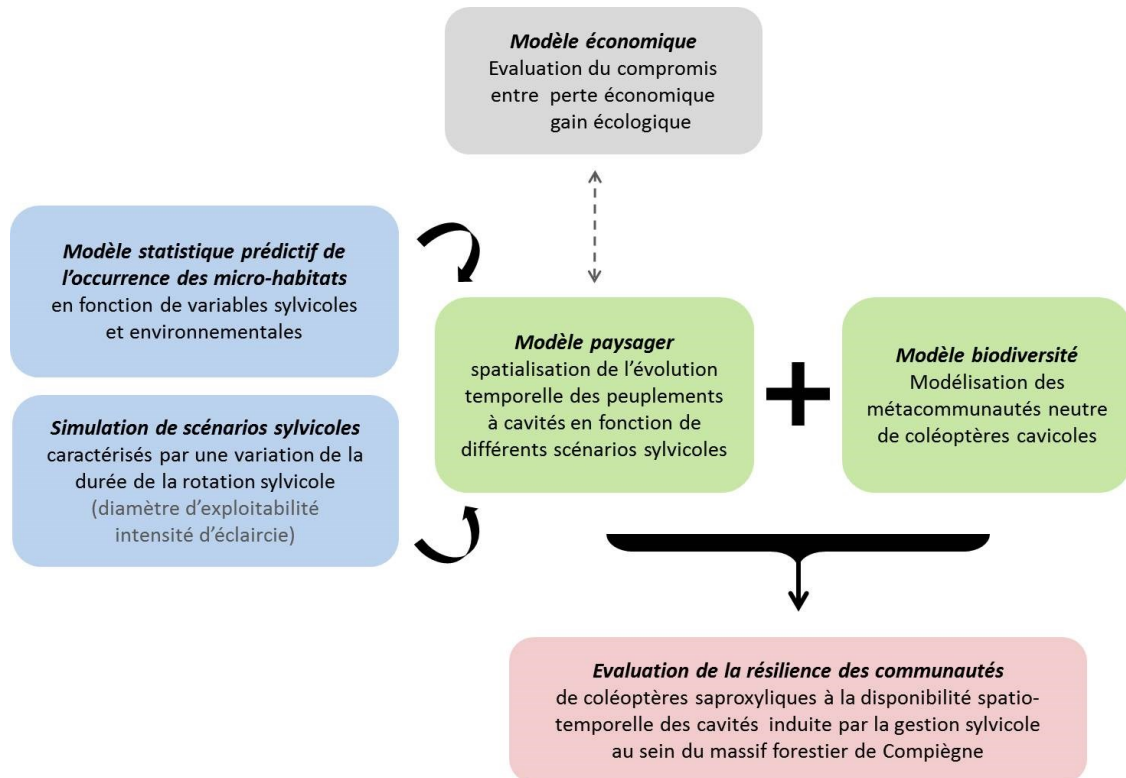


Figure 27. Représentation schématique des étapes pour la conduite d'une approche par simulation permettant d'évaluer la résilience des communautés à la disponibilité des micro-habitats en fonction de différents scénarios sylvicoles

Travaux réalisés dans cette thèse (bleu) ; perspectives à court terme (vert), perspectives à moyen terme (rouge) ; perspectives non planifiées (gris)

3.3 Prise en compte des micro-habitats en dehors de la TTVB: quelques réflexions pour une spatialisation des unités de gestion

3.3.1 Prendre en compte le caractère hétérogène de la matrice forestière exploitée

L'intérêt de prendre en considération la matrice forestière exploitée pour la mise en place de stratégies de conservation de la biodiversité efficace est désormais reconnu (Kouki et al. 2001; Lindenmayer and Franklin 2002). En effet, dans un massif forestier, les RB et ILS sont entourés d'une matrice qui se régénère après la récolte pouvant potentiellement fournir des micro-habitats favorables pour un grand nombre d'espèces lignicoles (Franklin and Lindenmayer 2009). La présence de micro-habitats dans les peuplements exploités est d'autant plus élevée avec la mise en place des stratégies intégratives (i.e. rétention d'arbres-habitats) que nous avons présentées et discutées dans la section précédente. Nous avons montré que tous les peuplements ne présentent pas la même potentialité à générer des micro-habitats. Cela va dépendre de leurs caractéristiques

sylvicoles – par ex. type de régime, essence dominante, classe de diamètre – et/ou de facteurs écologiques – par ex. contraintes stationnelles du peuplement (Chapitre 1). La matrice exploitée peut alors être considérée comme un élément surfacique hétérogène plutôt qu'uniforme (Figure 28). La prise en compte du caractère hétérogène de la matrice, induit par la variation de la disponibilité en micro-habitats entre les différents peuplements, va générer des paysages contrastés en termes de quantité cumulée de micro-habitats pouvant affecter la persistance des espèces lignicoles à l'échelle du massif.

3.3.2 Prendre en compte la configuration spatiale en plus de la quantité de micro-habitats

La quantité d'habitats est reconnue comme un facteur clé pour le maintien de la biodiversité à l'échelle du paysage (Fahrig 2017), notamment pour les coléoptères saproxyliques (par ex. (Seibold et al. 2017) et les bryophytes (par ex. Fritz et al. 2008), les deux groupes taxinomiques étudiés dans le cadre de cette thèse. Ainsi, la gestion forestière devrait en priorité chercher à optimiser la quantité de micro-habitats à l'échelle du massif. Ce type de considération est déjà pris en compte dans les stratégies de gestion actuelle, notamment via les approches intégratives. Outre la quantité, la configuration est également considérée comme un facteur clé pour la persistance des espèces, puisque cela va affecter le déplacement des espèces au sein du paysage et donc l'accès aux habitats (Fletcher et al. 2018). Plus particulièrement, la configuration des habitats est considérée comme une menace supplémentaire pour la biodiversité avec un fort impact lorsque la quantité d'habitat atteint des valeurs faibles ou intermédiaires (Pardini et al. 2010; Villard and Metzger 2014). Au vu des forts enjeux de production de bois dans les forêts aménagées, en particulier en plaine, il est probable que la marge pour augmenter la quantité des micro-habitats soit relativement limitée. Dans ce contexte, évaluer l'effet de la configuration pour une quantité « moyenne » apparaît particulièrement pertinent – i.e. lorsque la quantité en micro-habitats est supérieure au seuil d'extinction (seuil « critique » de la quantité de micro-habitats) mais inférieure au seuil de fragmentation (seuil « saturé » de la quantité de micro-habitats). En restreignant la variation de quantité de micro-habitats, nous avons mis en évidence l'importance de leur agrégation pour les coléoptères saproxyliques à différentes échelles spatiales selon la guildes considérée (Chapitre 2). Ainsi, considérer la configuration des unités de gestion pourrait représenter un levier d'action intéressant pour la conservation de la biodiversité (saproxylique). Cette stratégie apparaît d'autant plus intéressante qu'elle ne génère pas de perte économique directe pour les gestionnaires forestiers contrairement à l'augmentation de la quantité de micro-habitats issue de la mise en réserve ou d'un allongement conséquent de la rotation sylvicole. Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse, ne peuvent constituer un socle suffisant pour établir des préconisations opérationnelles de gestion. En effet, des travaux supplémentaires sont nécessaires pour confirmer les relations obtenues dans d'autres contextes forestiers, et pour

d'autres groupes taxinomiques, ainsi que pour préciser les échelles d'effet de la structure du paysage.

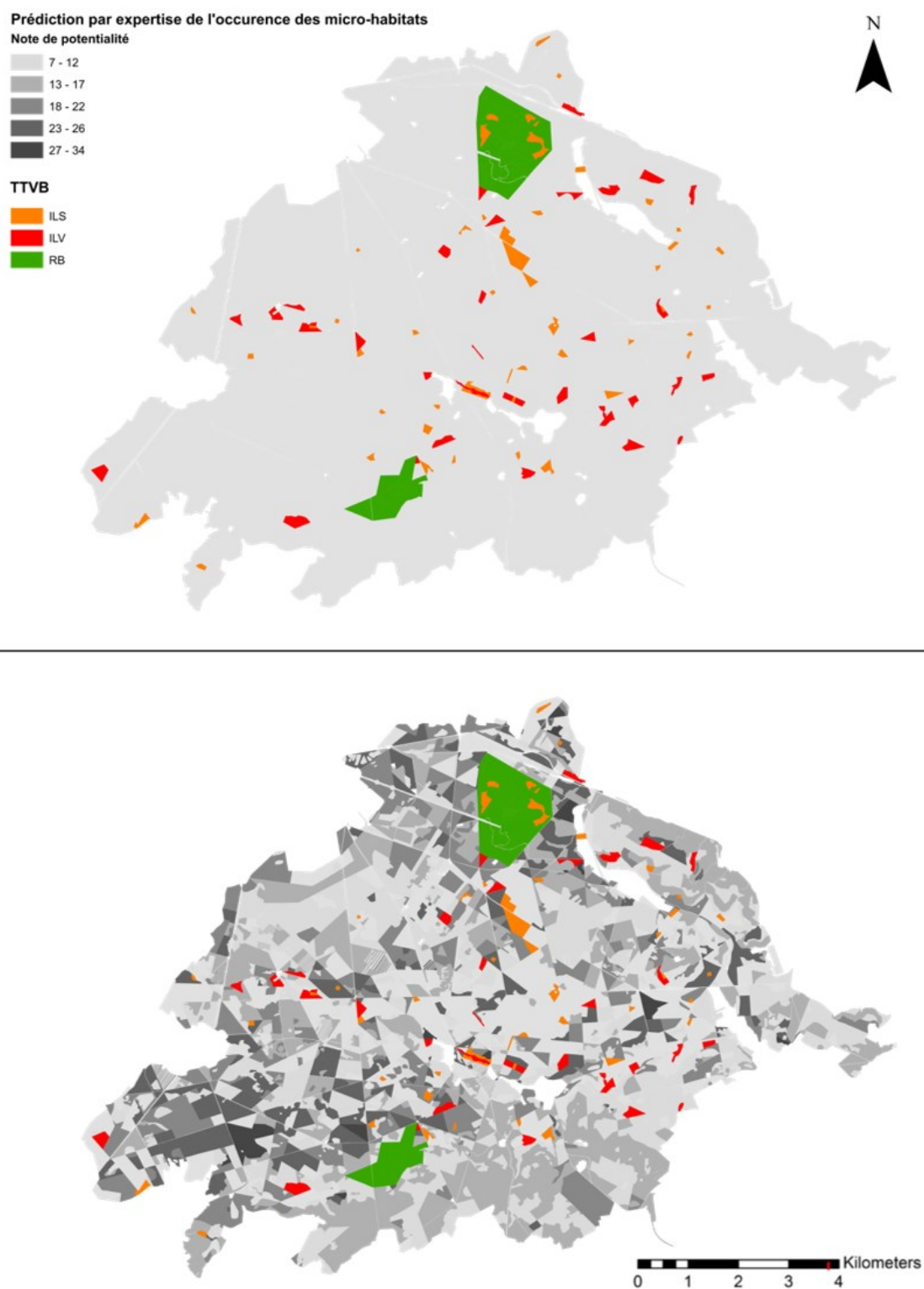


Figure 28. Cartographie de la TTVB mise en place en forêt de Compiègne avec une représentation de la matrice exploitée homogène (haut) et hétérogène (bas)

L'hétérogénéité a été obtenue d'après l'évaluation par expertise de la potentialité des différents types de peuplements à générer des micro-habitats. Note comprise entre 7 et 34 (voir Chapitre 1)

3.3.3 Prendre en compte les multiples échelles de réponse des espèces à la structure du paysage: vers une spatialisation multi-échelles des unités de gestion

Intégrer la quantité et de la configuration des micro-habitats dans la gestion forestière à des fins de conservation de la biodiversité (lignicole) se heurtent à un défi majeur : la prise en compte des échelles spatiales. En effet, les espèces vont percevoir différemment leur environnement en fonction de leurs traits d'histoire de vie, notamment ceux associés à la dispersion (D'Eon et al. 2002; Betts et al. 2014). Or, dans la plupart des cas, l'objectif de la conservation n'est pas de préserver des espèces individuelles, mais de préserver la biodiversité globale, y compris de nombreux taxons qui sont mal connus. En cohérence avec ce constat, l'étude conduite sur les communautés de coléoptères saproxyliques a mis en évidence que différentes guildes représentatives d'un gradient de dispersion théorique, répondaient à la quantité et à la configuration à différentes échelles spatiales (Chapitre 2). Ainsi pour les espèces à faible dispersion comme les coléoptères cavicoles, il semble plus pertinent de concentrer les efforts de conservation dans les sites où l'espèce est déjà présente et d'augmenter la superficie de l'habitat dans la zone environnante, tel que cela a déjà été suggéré par Ranius et al. (2011) en contexte de forêt boréale. Par exemple, un peuplement de chênes matures (à forte potentialité en termes de micro-habitats) situé dans une matrice de résineux pourrait avoir un intérêt limité pour la conservation des coléoptères cavicoles. En revanche, les espèces à plus forte dispersion, comme les espèces (sapro)-xylophages qui peuvent se déplacer plus facilement dans le paysage, pourraient bénéficier d'une plus grande dissémination de peuplements à forte potentialité dans le paysage. Par ailleurs, outre les effets spatiaux, il semble que les gradients environnementaux présents au sein du massif forestier peuvent également être des facteurs importants affectant la composition des communautés de coléoptères saproxyliques. En termes de conservation, le remplacement des communautés d'espèces entre différentes fenêtres paysagères (500 ha) indique que la biodiversité forestière pourrait bénéficier d'une dispersion spatiale des sites de conservation sur l'ensemble de la forêt. Dans l'idéal, il faudrait développer une stratégie de conservation de la biodiversité saproxylique (coléoptères) à de multiples échelles spatiales « imbriquées » afin d'être cohérent avec la perception d'un plus grand nombre d'espèces aux capacités de dispersion contrastées. L'idée étant d'optimiser l'agrégation de l'habitat – en plus de maintenir une quantité suffisante d'habitats – au sein de différents « secteurs » qui n'abriteront pas le même bassin d'espèces en raison des conditions environnementales contrastées.

4. Synthèse des outils de gestion pertinents pour augmenter la disponibilité en micro-habitats en vue de favoriser la biodiversité lignicole

Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont permis de souligner le rôle clé des micro-habitats pour la conservation de la biodiversité lignicole. Partant de ce constat, il est nécessaire que la gestion forestière adopte des stratégies permettant d'une part, d'augmenter la disponibilité locale

en micro-habitats et d'autre part, d'optimiser leur spatialisation à différentes échelles spatiales, afin de limiter le risque d'extinction des espèces à l'échelle du massif forestier.

En comparaison des approches ségrégatives (mise en réserve), l'allongement de la rotation sylvicole de 50 ans (équivalent à une extension du diamètre d'exploitabilité de 10 cm) apparaît peu convaincant pour augmenter la disponibilité locale des micro-habitats. A l'échelle du massif, l'augmentation en cavités reste également relativement limitée (par ex. passer d'un diamètre d'exploitabilité de 80 à 90 cm entraîne une augmentation du nombre moyen de peuplements à cavités d'environ 8% seulement). Cette stratégie apparaît d'autant plus limitée que cet accroissement a été obtenu en considérant un scénario sylvicole extrêmement extensif (i.e. dans les simulations, l'ensemble des peuplements était soumis à une extension du diamètre d'exploitabilité) qui n'est pas envisageable pour les gestionnaires forestiers au vu des enjeux de production. L'allongement de la rotation mis en place dans les forêts domaniales à travers les îlots de vieillissement pourrait, néanmoins, remplir un rôle paysager (relais de dispersion), qu'il conviendrait d'évaluer.

Prendre en compte la spatialisation des micro-habitats à l'échelle du massif forestier est essentiel pour maintenir les processus de colonisation de nouveaux micro-habitats et pour limiter le risque d'extinction des populations. A l'échelle de l'espèce, il est envisageable de définir des stratégies de conservation adaptée. Cependant, cela devient beaucoup plus difficile à l'échelle des communautés. En effet, toutes les espèces ne vont pas répondre à la disponibilité en micro-habitats aux mêmes échelles spatiales, et ce même entre des espèces d'un même taxon (par ex. coléoptères saproxyliques). La prise en compte de la disponibilité spatiale (et temporelle) des micro-habitats au sein du massif constitue donc un véritable défi pour les gestionnaires forestiers. Les approches de simulation des communautés – incluant des différences écologiques entre les espèces (par ex. DMH préférentiel, distance de dispersion) – permettent d'évaluer la résilience des communautés à différents scénarios sylvicoles. Ces outils de simulation, complémentaires aux études empiriques, sont pertinents et prometteurs pour accompagner les gestionnaires dans l'optimisation des stratégies de conservation favorables à un grand nombre d'espèces lignicoles.

CONCLUSION GENERALE

A ce jour, l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité a principalement été évalué à l'échelle des peuplements. Pourtant, les gestionnaires forestiers ont depuis longtemps adopté une vision paysagère dans le cadre de l'aménagement et la planification des opérations sylvicoles. Ce faisant, il paraît important d'une part, d'évaluer comment la biodiversité forestière va répondre à la modification de la continuité spatio-temporelle de l'habitat à l'échelle du massif forestier et d'autre part, d'identifier les principaux leviers de gestion permettant d'assurer la conservation de la biodiversité à travers la mise en œuvre de stratégies efficaces et optimisées.

Une première difficulté pour répondre à ces objectifs réside dans la définition et la caractérisation de l'habitat pour les espèces forestières sapro-lignicoles. En effet, l'hétérogénéité perçue par l'homme, notamment au travers des unités de gestion arbo-centrées, ne correspond probablement pas à la perception des organismes lignicoles. L'unité hiérarchique du micro-habitat paraît pertinente tant d'un point de vue fonctionnel qu'opérationnel à l'échelle locale. A plus large échelle, la cartographie des micro-habitats représente un véritable défi mais n'en reste pas moins essentielle pour appréhender les mécanismes de réponse des espèces à l'altération du paysage forestier. La modélisation statistique que nous avons mise en œuvre représente un premier effort dans cette direction. Malgré une performance prédictive de la probabilité d'occurrence des micro-habitats relativement faible, ce type d'approche nous a tout de même permis (i) de mettre en évidence des échelles de réponse variables pour les coléoptères saproxyliques et (ii) d'obtenir des profils temporels de disponibilité en cavités contrastés en fonction de différents scénarios de gestion. L'émergence rapide des outils de télédétection est une voie prometteuse, à la fois pour obtenir des prédicteurs à fine résolution de la distribution des micro-habitats, mais également pour obtenir directement une cartographie spatialement explicite de ces éléments (au moins pour le bois mort).

L'évaluation multi-échelles de la réponse de la biodiversité à la disponibilité en micro-habitats peut s'envisager à travers différentes approches qui vont chacune présenter des avantages et des limites. Au cours de cette thèse, nous avons mobilisé des approches descriptives, centrées sur les patrons de communautés d'espèces, permettant d'établir un lien corrélatif avec la structure du paysage. Ce type d'approche apparaît utile pour produire des tendances générales concernant la réponse de la biodiversité et ainsi définir des stratégies de gestion favorables à une multitude d'espèces. Cependant, cette généralisation se fait au prix d'une perte d'information sur les processus écologiques et donc d'une moindre compréhension des causes qui sous-tendent les patrons observés de distribution des espèces.

En complément, des approches dynamiques, focalisées sur les processus, paraissent intéressantes pour améliorer la compréhension des mécanismes, notamment liés à la dispersion. En revanche, contrairement aux approches descriptives, les modèles dynamiques (par ex. modèle de métapopulation) sont restreints à l'échelle de l'espèce. De plus, cette approche reste relativement difficile à mettre en œuvre puisque l'accès aux processus de colonisation / extinction requiert un suivi spatialement explicite du micro-habitat – qui à ce jour est limité à des échelles locales (peuplement). Les modèles de métapopulation estimés à partir de données dynamiques, tel que nous l'avons appliqué dans cette thèse, présentent un grand intérêt pour la conservation, étant donné qu'ils peuvent permettre de prédire l'évolution future de l'espèce – par ex. en prédisant son risque d'extinction – ce qui peut se révéler particulièrement utile pour des espèces à fort enjeu de conservation. Coupler ces modèles avec des outils de simulation de scénarios sylvicoles permettrait d'apporter des éléments pertinents pour l'optimisation des stratégies de conservation de la biodiversité sapro-lignicole à l'échelle du massif.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- Abrahamsson M, Jonsell M, Niklasson M, Lindbladh M (2009) Saproxylic beetle assemblages in artificially created high-stumps of spruce (*Picea abies*) and birch (*Betula pendula/pubescens*) - does the surrounding landscape matter? *Insect Conserv Divers* 2:284–294. doi: 10.1111/j.1752-4598.2009.00066.x
- Alexander KNA (2008) Tree biology and saproxylic coleoptera: issues of definitions and conservation language. *Rev Ecol (Terre Vie)*, suppt. 10
- Angelstam PK, Bütler R, Lazdinis M, et al (2003) Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation — dead wood as an example. *Ann Zool Fenn* 40:473–482
- Aubry KB, Halpern CB, Peterson CE (2009) Variable-retention harvests in the Pacific Northwest: A review of short-term findings from the DEMO study. *For Ecol Manage* 258:398–408. doi: 10.1016/j.foreco.2009.03.013
- Baguette M, Mennechez G (2004) Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: A consensual viewpoint. *Oikos* 106:399–403
- Barbé M, Fenton NJ, Bergeron Y (2016) So close and yet so far away: long-distance dispersal events govern bryophyte metacommunity reassembly. *J Ecol* 104:1707–1719. doi: 10.1111/1365-2745.12637
- Bardat J, Hugonnot V (2002) Les communautes a *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Linb. en France metropolitaine. *Cryptogam Bryol* 23 (2):123–147
- Bardat J, Pichonet A (2009) Etude des populations de *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Lindb. des massifs forestiers de Laigue et de Compiègne (Oise)
- Bater CW, Coops NC, Gergel SE, Goodwin NR (2007) Towards the Estimation of Tree Structural Class in Northwest Coastal Forests Using Lidar Remote Sensing. In: *Proc. ISPRS Workshop on Laser Scanning*
- Battin J (2004) When Good Animals Love Bad Habitats : Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations. 18:1482–1491
- Bauhus J, Puettmann K, Messier C (2009) Silviculture for old-growth attributes. *For Ecol Manage* 258:525–537. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.053
- Belinchón R, Harrison PJ, Mair L, et al (2017) Local epiphyte establishment and future metapopulation dynamics in landscapes with different spatiotemporal properties. *Ecology* 98:741–750. doi: 10.1002/ecy.1686
- Bergman K-O, Jansson N, Claesson K, et al (2012) How much and at what scale? Multiscale analyses as decision support for conservation of saproxylic oak beetles. *For Ecol Manage* 265:133–141. doi: 10.1016/j.foreco.2011.10.030
- Betts MG, Fahrig L, Hadley AS, et al (2014) A species-centered approach for uncovering

- generalities in organism responses to habitat loss and fragmentation. *Ecography* 37(6):517–527. doi: 10.1111/ecog.00740
- Blandin P, Lamotte M (1985) Ecologie des systèmes et aménagement: fondements théoriques et principes méthodologiques. In: *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris, pp 139–162
- Blondel J (2003) Guilds or Functional Groups: Does It Matter? *Oikos* 100:223–231
- Bormann FH, Likens GE (1979) Catastrophic disturbance and the steady-state in northern hardwood forests. *Am Sci* 67:660–669. doi: citeulike-article-id:2979047
- Boucher J, Hébert C, Ibarzabal J, Baucé É (2016) High conservation value forests for burn-associated saproxylic beetles: an approach for developing sustainable post-fire salvage logging in boreal forest. *Insect Conserv Divers* 9:402–415. doi: 10.1111/icad.12175
- Bouget C, Brin A, Tellez D, Archaux F (2015) Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia* 177:911–920. doi: 10.1007/s00442-014-3162-9
- Bouget C, Brustel H (2009) Les coléoptères saproxyliques. In: Bouget C, Nageleisen LM (eds) *L'étude des insectes en forêt: méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation*. ONF-OPIE-RNF-CEMAGREF, pp 99–110
- Bouget C, Brustel H, Brin A, Noblecourt T (2008a) Sampling saproxylic beetles with window flight traps: Methodological insights. *Rev Ecol (Terre Vie)*. pp 21–32
- Bouget C, Brustel H, Nageleisen LM (2005) Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois: Synthèse et mise au point sémantique. *Comptes Rendus - Biol* 328:936–948. doi: 10.1016/j.crv.2005.08.003
- Bouget C, Brustel H, Zagatti P (2008b) The French Information system on Saproxylic Beetle Ecology (FRISBEE): An ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Rev d'Ecologie (La Terre la Vie)* 63:33–36
- Bouget C, Larrieu L, Brin A (2014a) Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol Indic* 36:656–664. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.09.031
- Bouget C, Larrieu L, Nusillard B, Parmain G (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers Conserv* 22:2111–2130. doi: 10.1007/s10531-013-0531-3
- Bouget C, Lassauce A, Jonsell M (2012) Effects of fuelwood harvesting on biodiversity — a review focused on the situation in Europe1. *Can J For Res* 42:1446–1455. doi: 10.1139/x2012-085
- Bouget C, Parmain G (2016) Effects of landscape design of forest reserves on Saproxylic beetle diversity. *Conserv Biol* 30:92–102. doi: 10.1111/cobi.12572
- Bouget C, Parmain G, Gilg O, et al (2014b) Does a set-aside conservation strategy help the

- restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Anim Conserv* 17:342–353. doi: 10.1111/acv.12101
- Boulanger Y, Sirois L (2007) Postfire Succession of Saproxylic Arthropods, with Emphasis on Coleoptera, in the North Boreal Forest of Quebec. *Environ Entomol* 36:128–141. doi: 10.1603/0046-225X-36.1.128
- Boutin S, Hebert D (2002) Landscape Ecology and Forest Management: Developing an Effective Partnership. *Ecol Appl* 12:390–397. doi: 10.2307/3060950
- Brennan JM, Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (2002) Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales. In: Liu J, Taylor WW (eds) *Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 68–91
- Brin A, Bouget C, Brustel H, Jactel H (2011) Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *J Insect Conserv* 15:653–669. doi: 10.1007/s10841-010-9364-5
- Brin A, Brustel H, Jactel H (2009) Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Ann For Sci* 66(3): 1-11
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* 58:445–449. doi: 10.2307/1935620
- Brunet J, Isacsson G (2009a) Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *J Insect Conserv* 13:515–528. doi: 10.1007/s10841-008-9200-3
- Brunet J, Isacsson G (2009b) Restoration of beech forest for saproxylic beetles—effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodivers Conserv* 18:2387–2404. doi: 10.1007/s10531-009-9595-5
- Brustel H (2004) Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises : perspectives pour la conservation du patrimoine naturel. Thèse de doctorat. Toulouse, INPT. 301 pp.
- Burel F, Baudry J (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*, Éditions T. Paris. TEC & DOC, Paris, 359 pp.
- Buse J, Entling MH, Ranius T, Assmann T (2016) Response of saproxylic beetles to small-scale habitat connectivity depends on trophic levels. *Landsc Ecol* 31:939–949. doi: 10.1007/s10980-015-0309-y
- Buse J, Ranius T, Assmann T (2008) An endangered longhorn beetle associated with old oaks and its possible role as an ecosystem engineer. *Conserv Biol* 22:329–337. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00880.x
- Buñler H, Müller J (2009) Vacuum cleaning for conservationists: a new method for inventory of

- Osmoderma eremita* (Scop., 1763) (Coleoptera: Scarabaeidae) and other inhabitants of hollow trees in Natura 2000 areas. *J Insect Conserv* 13:355–359. doi: 10.1007/s10841-008-9171-4
- Cadotte MW (2006) Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. *Am Nat* 167:913–924. doi: 10.1086/504850
- Casas Á, García M, Siegel RB, et al (2016) Burned forest characterization at single-tree level with airborne laser scanning for assessing wildlife habitat. *Remote Sens Environ* 175:231–241. doi: 10.1016/j.rse.2015.12.044
- Cateau E, Larrieu L, Vallauri D, et al (2015) Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *C R Biol* 338:58–73. doi: 10.1016/j.crv.2014.10.004
- Charbonnier Y, Gaüzère P, van Halder I, et al (2016) Deciduous trees increase bat diversity at stand and landscape scales in mosaic pine plantations. *Landsc Ecol* 31:291–300. doi: 10.1007/s10980-015-0242-0
- Chase JM, Leibold MA (2003) Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press
- Chevalier H, Gosselin M, Costa S, et al (2009) Calculer les coûts ou bénéfices de pratiques sylvicoles favorables à la biodiversité : comment procéder ? *Forêt-entreprise* 187: 35-39
- Chiari S, Carpaneto GM, Zauli A, et al (2013) Dispersal patterns of a saproxylic beetle, *Osmoderma eremita*, in Mediterranean woodlands. *Insect Conserv Divers* 6:309–318. doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00215.x
- Collinge SK, Forman RTT (1998) A Conceptual Model of Land Conversion Processes : Predictions and Evidence from a Microlandscape Experiment with Grassland Insects. *Oikos* 82:66–84
- Curtis RO (1997) The role of extended rotations. In: Kohm KA, Franklin JF (eds) *Creating a forestry for the twenty-first century: The science of ecosystem management*. Island Press, Washington, D.C., pp 165–170
- D'Eon RGD, Glenn SM, Parfitt I, Fortin M (2002) Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conserv Ecol* 6(2):10
- Dajoz R (1998) *Les insectes et la forêt-rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*, Lavoisier. Paris
- Davies AB, Asner GP (2014) Advances in animal ecology from 3D-LiDAR ecosystem mapping. *Trends Ecol. Evol.* 29:681–691
- Davies KF, Margules CR, Lawrence JF (2000) Which Traits of Species Predict Population Declines in Experimental Forest Fragments ? *Ecology* 81:1450–1461
- Dennis RLH, Hodgson JG, Grenyer R, et al (2004) Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecol Entomol* 29:12–26. doi: 10.1111/j.1365-

- Dennis RLH, Shreeve TG, Van Dyck H (2003) Towards a functional resource-based concept for habitat: A butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102:417–426
- Didham RK, Hammond PM, Lawton JH, et al (1998) Beetle Species Responses to Tropical Forest Fragmentation. *Ecol Monogr* 68:295–323
- Didham RK, Kapos V, Ewers RM (2012) Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121:161–170. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20273.x
- Dierssen K (2001) Distribution, ecological amplitude and phytosociological-characterization of European bryophytes. Cramer in der Gebr. Borntraeger-Verl.-Buchh, Berlin, Stuttgart
- Dormann CF (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Glob Ecol Biogeogr* 16:129–138. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00279.x
- Drew CA, Wiersma Y, Huettmann F (2011) Predictive Species and Habitat Modeling in Landscape Ecology. Springer New York, New York, NY
- Driscoll DA, Banks SC, Barton PS, et al (2013) Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends Ecol Evol* 28:605–613. doi: 10.1016/j.tree.2013.06.010
- Driscoll DA, Kirkpatrick JB, McQuillan PB, Bonham KJ (2009) Classic metapopulations are rare among common beetle species from a naturally fragmented landscape. *J Anim Ecol* 79:294–303. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01609.x
- Driscoll DA, Weir T (2005) Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, remnant condition and shape. *Conserv Biol* 19:182–194
- Dubois GF, Vignon V, Delettre YR, et al (2009) Factors affecting the occurrence of the endangered saproxylic beetle *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Coleoptera: Cetoniidae) in an agricultural landscape. *Landsc Urban Plan* 91:152–159. doi: 10.1016/j.landurbplan.2008.12.009
- Dunn AG, Majer JD (2007) In response to the continuum model for fauna research: A hierarchical, patch-based model of spatial landscape patterns. *Oikos* 116:1413–1418
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65:169–175. doi: 10.2307/3544901
- Edman M, Kruys N, Jonsson BG (2004) Local dispersal sources strongly affect colonization patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. *Ecol Appl* 14:893–901. doi: 10.1890/03-5103
- Edwards DP, Gilroy JJ, Woodcock P, et al (2014) Land-sharing versus land-sparing logging: Reconciling timber extraction with biodiversity conservation. *Glob Chang Biol* 20:183–191. doi: 10.1111/gcb.12353
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annu Rev Ecol Syst* 40:677–697. doi:

- 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Elton C (1927) *Animal Ecology*. The Macmillan Company, New-York.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev Camb Philos Soc* 81:117–42. doi: 10.1017/S1464793105006949
- Fahrig L (1995) When is a landscape perspective important? In: Wiens JA, Moss MR (eds) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 3–10
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/132419
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130
- Fahrig L (2017) Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 48:1–23. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612
- Fan Z, Shifley SR, Spetich MA, et al (2005) Abundance and Size Distribution of Cavity Trees in Second-Growth and Old-Growth Central Hardwood Forests. *North J Appl For* 22:162–169
- Fan Z, Shifley SR, Spetich MA, et al (2003) Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Can J For Res* 33:1481–1494. doi: 10.1139/x03-068
- FAO (2016) *State of the world's forest : Forest and agriculture: land-use challenges and opportunities*. Rome
- Fardila D, Kelly LT, Moore JL, McCarthy MA (2017) A systematic review reveals changes in where and how we have studied habitat loss and fragmentation over 20 years. *Biol Conserv* 212:130–138. doi: 10.1016/j.biocon.2017.04.031
- Fedrowitz K, Koricheva J, Baker SC, et al (2014) Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *J Appl Ecol* 51:1669–1679. doi: 10.1111/1365-2664.12289
- Fenton NJ, Frego KA (2005) Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biol Conserv* 122:417–430. doi: 10.1016/j.biocon.2004.09.003
- Fibich P, Vítová A, Lepš J (2018) Interaction between habitat limitation and dispersal limitation is modulated by species life history and external conditions: A stochastic matrix model approach. *Community Ecol* 19:9–20. doi: 10.1556/168.2018.19.1.2
- Ficetola GF, Manenti R, De Bernardi F, Padoa-Schioppa E (2012) Can patterns of spatial autocorrelation reveal population processes? An analysis with the fire salamander. *Ecography* 35(8):693–703. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06483.x
- Finn JA (2001) Ephemeral resource patches as model systems for diversity-function experiments. *Oikos* 92:363–366. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.920219.x
- Fischer J, Abson DJ, Butsic V, et al (2014) Land sparing versus land sharing: Moving forward.

- Conserv Lett 7:149–157. doi: 10.1111/conl.12084
- Fischer J, Lindenmayer DB, Kaitala V (2006) Beyond Fragmentation : The Continuum Model for Fauna Research and Conservation in Human-Modified Landscapes. *Oikos* 112:473–480
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat and fragmentation: a synthesis. *Glob Ecol Biogeogr* 16:265–280. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00287
- Fischer J, Lindenmayer DB, Fazey I (2004) Appreciating Ecological Complexity: Habitat Contours as a Conceptual Landscape Model. *Conserv Biol* 18:1245–1253. doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00263.x
- Fletcher RJ, Didham RK, Banks-Leite C, et al (2018) Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol Conserv* 226:9–15. doi: 10.1016/j.biocon.2018.07.022
- Forman RTT, Godron M (1981) Patches and Structural Components for a Landscape Ecology. *Bioscience* 31:733–740. doi: 10.2307/1308780
- Fossestol KO, Sverdrup-Thygeson A (2009) Saproxylic beetles in high stumps and residual downed wood on clear-cuts and in forest edges. *Scand J For Res* 24:403–416. doi: 10.1080/02827580903143871
- Franc N, Götmark F, Økland B, et al (2007) Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biol Conserv* 135:86–98. doi: 10.1016/j.biocon.2006.09.021
- Franca F, Louzada J, Korasaki V, et al (2016) Do space-for-time assessments underestimate the impacts of logging on tropical biodiversity? An Amazonian case study using dung beetles. *J Appl Ecol* 53:1098–1105. doi: 10.1111/1365-2664.12657
- Franklin JF, Berg DR, Thornburgh DA, Tappeiner JC (1997) Alternative silviculture approaches to timber harvesting: variable retention systems. In: *Creating Forestry for the 21st Century*. Island Press, pp 111–139
- Franklin JF, Forman RTT (1987) Creating landscape patterns by forest cutting: Ecological consequences and principles. *Landsc Ecol* 1:5–18. doi: 10.1007/BF02275261
- Franklin JF, Lindenmayer DB (2009) Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. *Proc Natl Acad Sci* 106:349–350. doi: 10.1073/pnas.0812016105
- Frego KA (2007) Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *For Ecol Manage* 242:65–75. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.030
- 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* 141:655–668. doi: 10.1016/j.biocon.2007.12.006
- Froidevaux JSP, Zellweger F, Bollmann K, et al (2016) From field surveys to LiDAR: Shining a light on how bats respond to forest structure. *Remote Sens Environ* 175:242–250. doi: 10.1016/j.rse.2015.12.038

- Gaudio N, Gendre X, Saudreau M, et al (2017) Impact of tree canopy on thermal and radiative microclimates in a mixed temperate forest: A new statistical method to analyse hourly temporal dynamics. *Agric For Meteorol* 237–238:71–79. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.02.010
- Gause GF (1934) Experimental Analysis of Vito Volterra's Mathematical Theory of the Struggle for Existence. *Science* (80-) 79:16–17. doi: 10.1126/science.79.2036.16-a
- Gautrot T (2011) La bryoflore associée au bois mort au sol en contexte forestier planitiaire exemple de deux massifs du bassin parisien. Dissertation Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE)
- Gibb H, Hilszczański J, Hjältén J, et al (2008) Responses of parasitoids to saproxylic hosts and habitat: A multi-scale study using experimental logs. *Oecologia* 155:63–74. doi: 10.1007/s00442-007-0887-8
- Gibb H, Hjältén J, Ball JP, et al (2006a) Wing loading and habitat selection in forest beetles: Are red-listed species poorer dispersers or more habitat-specific than common congeners? *Biol Conserv* 132:250–260. doi: 10.1016/j.biocon.2006.04.017
- Gibb H, Hjältén J, P. Ball J, et al (2006b) Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography* 29(2):191–204. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04372.x
- Gilg O (2004) Forêts à caractère naturel: caractéristiques, conservation et suivi. *Réserves Nat Fr Gest des milieux des Espèces, Cah Tech* 74:96
- Gjerde I, Blom HH, Heegaard E, Sætersdal M (2015) Lichen colonization patterns show minor effects of dispersal distance at landscape scale. *Ecography* 38(9):939–948. doi: 10.1111/ecog.01047
- Glime JM (2017) Chapter 4: Adaptive Strategies. In: *Bryophyte Ecology Volume 1: Physiological Ecology*. Houghton, MI
- Goodwin BJ (2003) Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landsc Ecol* 18:687–699. doi: 10.1023/B:LAND.0000004184.03500.a8
- Goodwin NR, Coops NC, Culvenor DS (2006) Assessment of forest structure with airborne LiDAR and the effects of platform altitude. *Remote Sens Environ* 103:140–152. doi: 10.1016/j.rse.2006.03.003
- Gotelli N, Colwell R (2011) Chapter 4: Estimating species richness. In: Magurran AE and McGill BJ (eds) *Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment*. pp 39–54
- Götmark F, Åsegård E, Franc N (2011) How we improved a landscape study of species richness of beetles in woodland key habitats, and how model output can be improved. *For Ecol Manage* 262:2297–2305. doi: 10.1016/j.foreco.2011.08.024

- Goux N (2011) Gestion forestière et Biodiversité, les enjeux de conservation d’une espèce parapluie : *Limoniscus violaceus* (Coleoptera). Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie-Paris VI, Paris. 259 pp.
- Goux N, Brustel H (2012) Emergence trap, a new method to survey *Limoniscus violaceus* (Coleoptera: Elateridae) from hollow trees. *Biodivers Conserv* 21:421–436. doi: 10.1007/s10531-011-0190-1
- Green RE (2005) Farming and the Fate of Wild Nature. *Science* (80-) 307:550–555. doi: 10.1126/science.1106049
- Grinnell J (1917) The Niche-Relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427–433. doi: 10.2307/4072271
- Grove SJ (2002) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annu Rev Ecol Syst* 33:1–23. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507
- Gu W-D, Kuusinen M, Kontinen T, Hanski I (2001) Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography* 24(2):139–150. doi: 10.1034/j.1600-0587.2001.240204.x
- Gu W, Heikila R, Hanski I (2002) Estimating the consequences of habitat fragmentation on extinction risk in dynamic landscapes. *Landsc Ecol* 17:699–710
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8:993–1009
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Modell* 135:147–186. doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9
- Gustafson EJ (1998) Quantifying Landscape Spatial Pattern: What Is the State of the Art? *Ecosystems* 1:143–156. doi: 10.1007/s100219900011
- Gustafsson L, Appelgren L, Nordin A (2005) Biodiversity value of potential forest fertilisation stands, as assessed by red-listed and “signal” bryophytes and lichens. *Silva Fenn* 39:191–200
- Gustafsson L, Baker SC, Bauhus J, et al (2012) Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *Bioscience* 62:633–645. doi: 10.1525/bio.2012.62.7.6
- Gustafsson L, Kouki J, Sverdrup-Thygeson A (2010) Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scand J For Res* 25:295–308. doi: 10.1080/02827581.2010.497495
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, et al (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. *Sci Adv* 1–9. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- Haddad NM, Holt RD, Jr Fletcher RJ, et al (2017) Connecting models, data, and concepts to understand fragmentation’s ecosystem-wide effects. *Ecography* 40(1):1–8. doi: 10.1111/ecog.02974

- Haila Y (2002) A Conceptual Genealogy of Fragmentation Research: From Island Biogeography to Landscape Ecology. *Ecol Appl* 12:321. doi: 10.2307/3060944
- Hale CM, Pastor J, Rusterholz KA (1999) Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota, U.S.A. *Can J For Res* 29:1479–1489. doi: 10.1139/x99-076
- Hansen AJ, Spies TA, Swanson FJ, Ohmann JL (1991) Conserving Biodiversity in Managed Forests. *Bioscience* 41:382–392. doi: 10.2307/1311745
- Hanski I (2005) *The Shrinking World: Ecological Consequences of Habitat Loss*. Vol. 14. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute
- Hanski I (2015) Habitat fragmentation and species richness. *J Biogeogr* 42:989–993
- Hanski I (1999) Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos* 87:209–219
- Hanski I, Gaggiotti OE (2004) *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Elsevier academic press
- Hanski I, Giplin M (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol J Linn Soc* 42:3–16. doi: 10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x
- Hanski I, Gyllenberg M (1993) Two General Metapopulation Models and the Core-Satellite Species Hypothesis. *Am Nat* 142:17–41. doi: 10.1086/285527
- Hansson L (1992) Landscape ecology of boreal forests. *Trends Ecol Evol* 7(9):299–302. doi: 10.1016/0169-5347(92)90227-3
- Hedin J, Ranius T, Nilsson SG, Smith HG (2008) Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodivers Conserv* 17:675–684. doi: 10.1007/s10531-007-9299-7
- Henle K, Davies KF, Kleyer M, et al (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers Conserv* 13:207–251. doi: 10.1023/B:BIOC.0000004319.91643.9e
- Herben T, Söderström L (1992) Which habitat parameters are most important for the persistence of a bryophyte species on patchy, temporary substrates? *Biol Conserv* 59:121–126. doi: 10.1016/0006-3207(92)90570-D
- Hill RA, Broughton RK (2009) Mapping the understorey of deciduous woodland from leaf-on and leaf-off airborne LiDAR data: A case study in lowland Britain. *ISPRS J Photogramm Remote Sens* 64:223–233. doi: 10.1016/j.isprsjprs.2008.12.004
- Hirzel AH, Hausser J, Chessel D, Perrin N (2002) Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83:2027–2036. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2027:ENFAHT]2.0.CO;2
- Holland JD, Bert DG, Fahrig L (2004) Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *Bioscience* 54(3):227-233
- Holland JD, Fahrig L, Cappuccino N (2005) Body size affects the spatial scale of habitat-beetle interactions. *Oikos* 110:101–108. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13638.x

- Huston MA (1999) Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos* 86:393–401. doi: 10.2307/3546645
- Hutsemekers V, Dopagne C, Vanderpoorten A (2008) How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Divers Distrib* 14:483–492. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00454.x
- Hylander K (2009) No increase in colonization rate of boreal bryophytes close to propagule sources. *Ecology* 90:160–169. doi: 10.1890/08-0042.1
- IGN (2013) Résultats d’inventaire forestier - Tome National La France administrative. Les résultats des campagnes d’inventaire 2009 à 2013
- Jackson HB, Baum KA, Cronin JT (2012) From logs to landscapes: Determining the scale of ecological processes affecting the incidence of a saproxylic beetle. *Ecol Entomol* 37:233–243. doi: 10.1111/j.1365-2311.2012.01355.x
- Jackson HB, Fahrig L (2012) What size is a biologically relevant landscape? *Landsc Ecol* 27:929–941. doi: 10.1007/s10980-012-9757-9
- Jackson HB, Fahrig L (2015) Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Glob Ecol Biogeogr* 24:52–63. doi: 10.1111/geb.12233
- Jactel H, Gaillard J (1991) A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boern) (Col., Scolytidae) with an automatically recording flight mill. *J Appl Entomol* 112:138–145. doi: 10.1111/j.1439-0418.1991.tb01039.x
- Janssen P, Fortin D, Hébert C (2009) Beetle diversity in a matrix of old-growth boreal forest: Influence of habitat heterogeneity at multiple scales. *Ecography* 32:423–432. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05671.x
- Janssen P, Fuhr M, Cateau E, et al (2017) Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biol Conserv* 205:1–10. doi: 10.1016/j.biocon.2016.11.021
- Jarret (2004) Chênaie atlantique, Coll. Guide des sylvicultures. Office National des forêts, Paris
- Jennings S (1999) Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72:59–74. doi: 10.1093/forestry/72.1.59
- Johansson T, Hjältén J, Gibb H, et al (2007) Variable response of different functional groups of saproxylic beetles to substrate manipulation and forest management: Implications for conservation strategies. *For Ecol Manage* 242:496–510. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.062
- Johansson V, Ranius T, Snäll T (2012) Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93:235–241. doi: 10.1890/11-0760.1
- Jonsell M, Weslien J, Ehnström B (1998) Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodivers Conserv* 7:749–764. doi: 10.1023/A:1008888319031

- Jonsson BG, Siitonen J (2012a) Natural forest dynamics. In: Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press, pp 275–301
- Jonsson BG, Siitonen J (2012b) Dead wood and sustainable forest management. In: Biodiversity in Dead Wood, Cambridge. Cambridge University Press, pp 302–337
- Jonsson M, Johannesen J, Seitz A (2003) Comparative genetic structure of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *J Insect Conserv* 7:111–124. doi: 10.1023/A:1025552623766
- Jonsson M, Ranius T, Ekvall H, et al (2006) Cost-effectiveness of silvicultural measures to increase substrate availability for red-listed wood-living organisms in Norway spruce forests. *Biol Conserv* 127:443–462. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.004
- Jonsson M, Ranius T, Ekvall H, Bostedt G (2010) Cost-effectiveness of silvicultural measures to increase substrate availability for wood-dwelling species: A comparison among boreal tree species. *Scand J For Res* 25:46–60. doi: 10.1080/02827581003620347
- Jönsson MT, Edman M, Jonsson BG (2008) Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J Ecol* 96:1065–1075. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01411.x
- Jung K, Kaiser S, Böhm S, et al (2012) Moving in three dimensions: Effects of structural complexity on occurrence and activity of insectivorous bats in managed forest stands. *J Appl Ecol* 49:523–531. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02116.x
- Kehler D, Bondrup-Nielsen S (1999) Effect of isolation on the occurrence of a fungivorous forest beetle, *Bolitotherus cornutus*, at different spatial scales in fragmented and continuous forests. *Oikos* 84:35–43
- Kimmerer RW (2005) Patterns of Dispersal and Establishment of Bryophytes Colonizing Natural and Experimental Treefall Mounds in Northern Hardwood Forests. *Bryologist* 108:391–401. doi: 10.1639/0007-2745(2005)108[0391:PODAEO]2.0.CO;2
- Kimmerer RW (1991) Reproductive Ecology of *Tetraphis pellucida*. II. Differential Success of Sexual and Asexual Propagules. *Bryologist* 94:284. doi: 10.2307/3243966
- Kimmerer RW (1994) Ecological Consequences of Sexual versus Asexual Reproduction in *Dicranum flagellare* and *Tetraphis pellucida*. *Bryologist* 97:20. doi: 10.2307/3243344
- Király I, Ódor P (2010) The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous-coniferous forests of Western Hungary. *Biol Conserv* 143:2063–2069. doi: 10.1016/j.biocon.2010.05.014
- Kolasa J, Allen CR, Sendzimir J, Stow CA (2012) Predictions and retrodictions of the hierarchical representation of habitat in heterogeneous environments. *Ecol Modell* 245:199–207. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.03.030
- Komonen A, Müller J (2018) Dispersal ecology of deadwood organisms and connectivity conservation. *Conserv Biol* 32:535–545. doi: 10.1111/cobi.13087

- Kotliar NB, Wiens JA (1990) Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* 59:253. doi: 10.2307/3545542
- Kouki J, Lofman S, Martikainen P, et al (2001) Forest Fragmentation in Fennoscandia : Linking Habitat Requirements of Wood-associated Threatened Species to Landscape and Habitat Changes. *Scand J For Res* 3:27–37
- Kozák D, Mikoláš M, Svitok M, et al (2018) Profile of tree-related microhabitats in European primary beech-dominated forests. *For Ecol Manage* 429:363–374. doi: 10.1016/j.foreco.2018.07.021
- Kuuluvainen T, Tahvonen O, Aakala T (2012) Even-aged and uneven-aged forest management in boreal fennoscandia: A review. *Ambio* 41:720–737
- Kuusinen M, Penttinen A (1999) Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. *Ecography* 22(6):729–735. doi: 10.1111/j.1600-0587.1999.tb00522.x
- Laaksonen M, Peuhu E, Várkonyi G, Siitonen J (2008) Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos* 117:1098–1110. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16620.x
- Laroche F, Paltto H, Ranius T (2018) Abundance-based detectability in a spatially-explicit metapopulation: a case study on a vulnerable beetle species in hollow trees. *Oecologia*. doi: 10.1007/s00442-018-4220-5
- Larrieu L (2014) Les dendro-microhabitats: facteurs clés de leurs occurrence dans les peuplements forestiers, impact de la gestion et relation avec la biodiversité taxonomique. Thèse de doctorat. Toulouse, INPT. 410 pp.
- Larrieu L, Cabanettes A (2012) Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech–fir forests. *Can J For Res* 42:1433–1445. doi: 10.1139/x2012-077
- Larrieu L, Cabanettes A, Brin A, et al (2014a) Tree microhabitats at the stand scale in montane beech–fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *Eur J For Res* 133:355–367. doi: 10.1007/s10342-013-0767-1
- Larrieu L, Cabanettes A, Delarue A (2012) 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* 131:773–786. doi: 10.1007/s10342-011-0551-z
- Larrieu L, Cabanettes A, Gonin P, et al (2014b) Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: A life-cycle approach to biodiversity monitoring. *For Ecol Manage* 334:163–173. doi: 10.1016/j.foreco.2014.09.007
- Larrieu L, Cabanettes A, Goux N, et al (2017) Development over time of the tree-related microhabitat profile: the case of lowland beech–oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *Eur J For Res* 136:37–49. doi: 10.1007/s10342-016-1006-3

- Larrieu L, Paillet Y, Winter S, et al (2018) Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecol Indic* 84:194–207. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.08.051
- Larsson MC, Svensson GP (2011) Monitoring spatiotemporal variation in abundance and dispersal by a pheromone-kairomone system in the threatened saproxylic beetles *Osmoderma eremita* and *Elater ferrugineus*. *J Insect Conserv* 15:891–902. doi: 10.1007/s10841-011-9388-5
- Lassauce A, Anselle P, Lieutier F, Bouget C (2012) Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: A case study in French deciduous forests. *For Ecol Manage* 266:273–285. doi: 10.1016/j.foreco.2011.11.016
- Lassauce A, Larrieu L, Paillet Y, et al (2013) The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: Implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest. *Insect Conserv Divers* 6:396–410. doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00214.x
- Lassauce A, Paillet Y, Jactel H, Bouget C (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol Indic* 11:1027–1039. doi: 10.1016/j.ecolind.2011.02.004
- Legendre P (1993) Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology* 74:1659–1673. doi: 10.2307/1939924
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Lenoir J, Hattab T, Pierre G (2016) Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution. *Ecography* 40(2):253–266. doi: 10.1111/ecog.02788
- Lepš J (1990) Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns? *Spat. Process. Plant Communities* 1–11
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967
- Levins R (1969) Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bull Entomol Soc Am* 15:237–240. doi: 10.1093/besa/15.3.237
- Lichstein JW, Simons TR, Shriner SA, Franzreb KE (2002) Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecol Monogr* 72(3):445–463
- Lindenmayer DB, Fischer J (2013) *Habitat Fragmentation and Landscape Change : An Ecological and Conservation Synthesis*. Island press
- Lindenmayer DB, Franklin JF (2002) *Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscale approach*. Island press
- Lindenmayer DB, Laurance W, Franklin JF, et al (2014) *New policies for old trees: Advriting a*

- global crisis in a keystone ecological structure. *Conserv Lett* 7(1):61–69
- Lindenmayer DB, Wood J, McBurney L, et al (2015) Single large versus several small: The SLOSS debate in the context of bird responses to a variable retention logging experiment. *For Ecol Manage* 339:1–10. doi: 10.1016/j.foreco.2014.11.027
- Löbel S, Mair L, Lönnell N, et al (2018) Biological traits explain bryophyte species distributions and responses to forest fragmentation and climatic variation. *J Ecol* 106:1700–1713. doi: 10.1111/1365-2745.12930
- Löbel S, Rydin H (2009) Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. *Oecologia* 161:569–579. doi: 10.1007/s00442-009-1402-1
- Löbel S, Rydin H (2010) Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Funct Ecol* 24:887–897. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01705.x
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006a) Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *J Ecol* 94:856–868. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01114.x
- Löbel S, Snäll T, Rydin H, Pugnaire F (2006b) Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29(2):169–182
- Lombardi F, Lasserre B, Tognetti R, Marchetti M (2008) Deadwood in Relation to Stand Management and Forest Type in Central Apennines (Molise, Italy). *Ecosystems* 11:882–894. doi: 10.1007/s10021-008-9167-7
- Lönnell N, Hylander K, Jonsson BG, Sundberg S (2012) The fate of the missing spores - patterns of realized dispersal beyond the closest vicinity of a sporulating moss. *PLoS One* 7(7):e41987. doi: 10.1371/journal.pone.0041987
- Lönnell N, Jonsson BG, Hylander K (2014) Production of diaspores at the landscape level regulates local colonization: an experiment with a spore-dispersed moss. *Ecography* 37(6):591–598. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00530.x
- Loreau M (2000) Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecol Lett* 3:73–76. doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00127.x
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, et al (2004) Rethinking Plant Community Theory. *Oikos* 107:433–438
- Luce J-M (1995) *Ecologie des cétoines (Insecta : Coleoptera) microcavernicoles de la forêt de Fontainebleau. Niches écologiques, relations interspécifiques et conditions de conservation des populations. Thèse de doctorat. Museum national d'histoire naturelle (MNHN), Paris. 300 pp.*
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography. Princeton university press, Princeton, NJ*

- Manning AD, Lindenmayer DB, Nix HA (2004) Continua and Umwelt : Novel Perspectives on Viewing. *Oikos* 104:621–628
- Manning AD, Fischer J, Lindenmayer DB (2006) Scattered trees are keystone structures - Implications for conservation. *Biol Conserv* 132:311–321. doi: 10.1016/j.biocon.2006.04.023
- Marchi N, Pirotti F, Lingua E, et al (2018) Airborne and Terrestrial Laser Scanning Data for the Assessment of Standing and Lying Deadwood: Current Situation and New Perspectives. *Remote Sens* 10:1356. doi: 10.3390/rs10091356
- Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, et al (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol Conserv* 94:199–209. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00175-5
- Martinuzzi S, Vierling LA, Gould WA, et al (2009) Mapping snags and understory shrubs for a LiDAR-based assessment of wildlife habitat suitability. *Remote Sens Environ* 113:2533–2546. doi: 10.1016/j.rse.2009.07.002
- McGarigal K, Cushman SA (2005) The gradient concept of landscape structure. In: Wiens JA, Moss MR (eds) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 112–119
- McGee GG, Kimmerer RW (2002) Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Can J For Res* 32:1562–1576. doi: 10.1139/x02-083
- McGeoch MA, Schroeder M, Ekbom B, Larsson S (2007) Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures. *Divers Distrib* 13:418–429. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00350.x
- McGill BJ (2010) Matters of Scale. *Science* 328:575–576. doi: 10.1126/science.1188528
- Menendez R, Thomas CD (2000) Metapopulation structure depends on spatial scale in the host-specific moth *Wheeleria spilodactylus* (Lepidoptera: Pterophoridae). *J Anim Ecol* 69:935–951. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00449.x
- Merganičová K, Merganič J, Svoboda M, et al (2012) Deadwood in Forest Ecosystems. In: Dr Juan A. Blanco (ed) *Forest Ecosystems - More than Just Trees*, InTech. pp 81–108
- Mežaka A, Brūmelis G, Piterāns A (2012) Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodivers Conserv* 21:3221–3241. doi: 10.1007/s10531-012-0361-8
- Michel AK, Winter S, Linde A (2011) The effect of tree dimension on the diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Can J For Res* 41:300–308. doi: 10.1139/X10-207
- Miguet P, Jackson HB, Jackson ND, et al (2016) What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landsc Ecol* 31:1177–1194. doi: 10.1007/s10980-015-0314-

- Mills LS, Soulé ME, Doak DF (1993) The Key-Stone Species Concept in Ecology and Conservation. *Bioscience* 43:219–224. doi: 10.2307/1312122
- Mills SE, Macdonald SE (2004) Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *J Veg Sci* 15:189–198. doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02254.x
- Mimet A, Clauzel C, Foltête JC (2016) Locating wildlife crossings for multispecies connectivity across linear infrastructures. *Landsc Ecol* 31:1955–1973. doi: 10.1007/s10980-016-0373-y
- Mitchell SCS (2005) How useful is the concept of habitat?—a critique. *Oikos* 110:634–638. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13810.x
- Moilanen A, Hanski I (2001) On the Use of Connectivity Measures in Spatial Ecology. *Oikos* 95:147–151
- 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. doi: 10.1016/j.ecolind.2008.11.002
- Mori AS, Tatsumi S, Gustafsson L (2017) Landscape properties affect biodiversity response to retention approaches in forestry. *J Appl Ecol* 54:1627–1637. doi: 10.1111/1365-2664.12888
- Morrison ML, Raphael MG, Applications E, et al (1993) Modeling the Dynamics of Snags. *Ecol Appl* 3:322–330
- Mortelliti A, Amori G, Boitani L (2010) The role of habitat quality in fragmented landscapes: A conceptual overview and prospectus for future research. *Oecologia* 163:535–547. doi: 10.1007/s00442-010-1623-3
- Motta R, Berretti R, Castagneri D, et al (2010) Stand and coarse woody debris dynamics in subalpine Norway spruce forests withdrawn from regular management. *Ann For Sci* 67:803–803. doi: 10.1051/forest/2010040
- Mouquet N, Loreau M (2003) Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *Am Nat* 162:544–557
- Müller J, Jarzabek-Müller A, Bussler H, Gossner MM (2014) Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Anim Conserv* 17:154–162. doi: 10.1111/acv.12075
- Müller J, Bußler H, Kneib T (2008) Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J Insect Conserv* 12:107–124. doi: 10.1007/s10841-006-9065-2
- Müller J, Büttler R (2010) A review of habitat thresholds for dead wood: A baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.* 129:981–992
- Müller J, Goßner M (2007) Single host trees in a closed forest canopy matrix: A highly

- fragmented landscape? *J Appl Entomol* 131:613–620. doi: 10.1111/j.1439-0418.2007.01227.x
- Müller J, Hothorn T, Pretzsch H (2007) Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *For Ecol Manage* 242:297–305. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.046
- Nappi A, Drapeau P, Saint-Germain M, Angers VA (2010) Effect of fire severity on long-term occupancy of burned boreal conifer forests by saproxylic insects and wood-foraging birds. *Int J Wildl Fire* 19:500. doi: 10.1071/WF08109
- Nascimbene J, Thor G, Luigi P (2013) Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – A review. *For Ecol Manage* 298:27–38. doi: 10.1016/j.foreco.2007.04.011
- Nordén B, Appelqvist T (2001) Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodivers Conserv* 10:779–791. doi: 10.1023/A:1016675103935
- Ódor P, Heilmann-Clausen J, Christensen M, et al (2006) Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biol Conserv* 131:58–71. doi: 10.1016/j.biocon.2006.02.004
- Ódor P, Király I, Tinya F, et al (2013) Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *For Ecol Manage* 306:256–265. doi: 10.1016/j.foreco.2014.01.035
- Odum EP (1959) *Fundamentals of ecology*. WB Saunders company
- Økland B, Bakke A, Hagvar S, Kvamme T (1996) What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodivers Conserv* 5:75–100. doi: 10.1007/BF00056293
- Oldeman RAA (1990) *Forests: Elements of Silvology*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York
- Olsson J, Johansson T, Jonsson BG, et al (2012) Landscape and substrate properties affect species richness and community composition of saproxylic beetles. *For Ecol Manage* 286:108–120. doi: 10.1016/j.foreco.2012.08.033
- ONF (2009) *Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques*. Instr Natl INS-09-T-71 11 pp.
- Ovaskainen O (2004) Habitat-Specific Movement Parameters Estimated Using Mark – Recapture Data and a Diffusion Model. *Ecology* 85:242–257. doi: 10.1890/02-0706
- Paillet Y, Archaux F, Boulanger V, et al (2017) Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *For Ecol Manage* 389:176–186. doi: 10.1016/j.foreco.2016.12.014
- Paillet Y, Archaux F, du Puy S, et al (2018) The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxa approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *J Appl Ecol* 55:2147–2159.

- doi: 10.1111/1365-2664.13181
- Paillet Y, Bergès L, Hjältén J, et al (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv Biol* 24:101–112. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x
- Paillet Y, Coutadeur P, Vuidot A, et al (2015a) Strong observer effect on tree microhabitats inventories: A case study in a French lowland forest. *Ecol Indic* 49:14–23. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.08.023
- Paillet Y, Pernot C, Boulanger V, et al (2015b) Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. *For Ecol Manage* 346:51–64. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.037
- Paletto A, De Meo I, Cantiani P, Ferretti F (2014) Effects of forest management on the amount of deadwood in Mediterranean oak ecosystems. *Ann For Sci* 71:791–800. doi: 10.1007/s13595-014-0377-1
- Pardini R, de Bueno AA, Gardner TA, et al (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One* 5(10):e13666. doi: 10.1371/journal.pone.0013666
- Parmain G (2015) Contribution de différents éléments forestiers et non -forestiers de la Trame de Très Vieux Bois à la diversité des coléoptères saproxyliques. Thèse de doctorat. Université d'Orléans, Orléans. 378 pp.
- Parmain G, Bouget C (2017) Large solitary oaks as keystone structures for saproxylic beetles in European agricultural landscapes. *Insect Conserv Divers* 11:100–115. doi: 10.1111/icad.12234
- Parmain G, Dufrêne M, Brin A, Bouget C (2013) Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment: implications for insect monitoring studies in European temperate forests. *Agric For Entomol* 15:135–145. doi: 10.1111/afe.12008
- Pasher J, King DJ (2009) Mapping dead wood distribution in a temperate hardwood forest using high resolution airborne imagery. *For Ecol Manage* 258:1536–1548. doi: 10.1016/j.foreco.2009.07.009
- Pasher J, Mitchell SW, King DJ, et al (2013) Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landsc Ecol* 28:371–383. doi: 10.1007/s10980-013-9852-6
- 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. doi: 10.1016/j.biocon.2003.12.007
- Perhans K, Appelgren L, Jonsson F, et al (2009) Retention patches as potential refugia for bryophytes and lichens in managed forest landscapes. *Biol Conserv* 142:1125–1133. doi: 10.1016/j.biocon.2008.12.033

- Pesonen A, Maltamo M, Eerikäinen K, Packalèn P (2008) Airborne laser scanning-based prediction of coarse woody debris volumes in a conservation area. *For Ecol Manage* 255:3288–3296. doi: 10.1016/j.foreco.2008.02.017
- Pharo EJ, Zartman CE (2007) Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biol Conserv* 135:315–325. doi: 10.1016/j.biocon.2006.10.016
- Pickett STA, White PS (1985) *Patch dynamics: a synthesis*. Academic Press.
- Pickett STA, Thompson JN (1978) Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biol Conserv* 13:27–37. doi: 10.1016/0006-3207(78)90016-2
- Pohjamo M, Laaka-Lindberg S, Ovaskainen O, Korpelainen H (2006) Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evol Ecol* 20:415–430. doi: 10.1007/s10682-006-0011-2
- Polewski P (2017) Reconstruction of standing and fallen single dead trees in forested areas from LiDAR data and aerial imagery. Thèse de doctorat. Technischen Universität München. 169 pp.
- Pollock LJ, Tingley R, Morris WK, et al (2014) Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods Ecol Evol* 5:397–406. doi: 10.1111/2041-210X.12180
- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proc Natl Acad Sci* 105:20770–20775. doi: 10.1073/pnas.0806080105
- Ranius T (2007) Extinction risks in metapopulations of a beetle inhabiting hollow trees predicted from time series. *Ecography* 30(5):716–726. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05134.x
- Ranius T (2000) Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Anim Conserv* 3:37–43. doi: 10.1017/S136794300000072X
- Ranius T (2006) Measuring the dispersal of saproxylic insects: A key characteristic for their conservation. *Popul Ecol* 48:177–188. doi: 10.1007/s10144-006-0262-3
- Ranius T, Fahrig L (2006) Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scand J For Res* 21:201–208. doi: 10.1080/02827580600688269
- Ranius T, Hedin J (2001) The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia* 126:363–370. doi: 10.1007/s004420000529
- Ranius T, Jansson N (2002) A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks. *Biodivers Conserv* 11:1759–1771
- Ranius T, Johansson V, Schroeder M, Caruso A (2015) Relative importance of habitat characteristics at multiple spatial scales for wood-dependent beetles in boreal forest.

- Landsc Ecol 30:1931–1942. doi: 10.1007/s10980-015-0221-5
- Ranius T, Kindvall O (2006) Extinction risk of wood-living model species in forest landscapes as related to forest history and conservation strategy. *Landsc Ecol* 21:687–698. doi: 10.1007/s10980-005-5222-3
- Ranius T, Korosuo A, Roberge JM, et al (2016a) Cost-efficient strategies to preserve dead wood-dependent species in a managed forest landscape. *Biol Conserv* 204:197–204. doi: 10.1016/j.biocon.2016.10.017
- 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* 20:2903–2915. doi: 10.1007/s10531-011-0124-y
- Ranius T, Mestre L, Bouget C, Schroeder M (2016b) Fragmentation effects on dead wood-dependent species associated with disturbed forest habitats: implications for stump harvesting. *Scand J For Res* 32:260–267. doi: 10.1080/02827581.2016.1229021
- Ranius T, Nilsson SG (1997) Habitat of *Osmoderma eremita* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae), a beetle living in hollow trees. *J Insect Conserv* 1:193–204. doi: 10.1023/A:1018416000766
- Ranius T, Roberge J-M (2011) Effects of intensified forestry on the landscape-scale extinction risk of dead wood dependent species. *Biodivers Conserv* 20:2867–2882. doi: 10.1007/s10531-011-0143-8
- Record S, Fitzpatrick MC, Finley AO, et al (2013) Should species distribution models account for spatial autocorrelation? A test of model projections across eight millennia of climate change. *Glob Ecol Biogeogr* 22:760–771. doi: 10.1111/geb.12017
- Regnery B, Paillet Y, Couvet D, Kerbiriou C (2013) Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *For Ecol Manage* 295:118–125. doi: 10.1016/j.foreco.2013.01.009
- Remm J, Lõhmus A (2011) Tree cavities in forests – The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *For Ecol Manage* 262:579–585. doi: 10.1016/j.foreco.2011.04.028
- Roberge JM, Lämås T, Lundmark T, et al (2015) Relative contributions of set-asides and tree retention to the long-term availability of key forest biodiversity structures at the landscape scale. *J Environ Manage* 154:284–292. doi: 10.1016/j.jenvman.2015.02.040
- Roberge JM, Laudon H, Björkman C, et al (2016) Socio-ecological implications of modifying rotation lengths in forestry. *Ambio* 45:109–123. doi: 10.1007/s13280-015-0747-4
- Robertson B, Hutto R (2007) Is Selectively Harvested Forest an Ecological Trap for Olive-Sided Flycatchers? *Condor* 109:109–121
- 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):1-15

- Rubene D, Schroeder M, Ranius T (2015) Diversity patterns of wild bees and wasps in managed boreal forests: Effects of spatial structure, local habitat and surrounding landscape. *Biol Conserv* 184:201–208. doi: 10.1016/j.biocon.2015.01.029
- Sahlin E, Schroeder LM (2010) Importance of habitat patch size for occupancy and density of aspen-associated saproxylic beetles. *Biodivers Conserv* 19:1325–1339. doi: 10.1007/s10531-009-9764-6
- Saint-Germain M, Drapeau P, Buddle CM (2008) Persistence of pyrophilous insects in fire-driven boreal forests: population dynamics in burned and unburned habitats. *Divers Distrib* 14:713–720. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00452.x
- Saint-Germain M, Drapeau P, Hébert C (2004) Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biol Conserv* 118:583–592. doi: 10.1016/j.biocon.2003.10.007
- Saint-Germain M, Drapeau P, Hibbert A (2012) Saproxylic beetle tolerance to habitat fragmentation induced by salvage logging in a boreal mixed-cover burn. *Insect Conserv Divers* 6:381–392. doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00216.x
- Sardin (2008) *Chênaies continentales*, Coll. Guide des sylvicultures. Office National des forêts, Paris
- Saura S, Bodin Ö, Fortin M-J (2014) Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *J Appl Ecol* 51:171–182. doi: 10.1111/1365-2664.12179
- Saura S, Pascual-Hortal L (2007) A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landsc Urban Plan* 83:91–103. doi: 10.1016/j.landurbplan.2007.03.005
- Schauer B, Bong J, Popp C, et al (2018) Dispersal limitation of saproxylic insects in a managed forest? A population genetics approach. *Basic Appl Ecol* 32:26–38. doi: 10.1016/j.baae.2018.01.005
- Schiegg K (2000) Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography* 23(5):579–587. doi: 10.1034/j.1600-0587.2000.230509.x
- Schmitt CK, Slack NG (1990) Host Specificity of Epiphytic Lichens and Bryophytes - a Comparison of the Adirondack Mountains (New-York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North-Carolina). *Bryologist* 93(3):257–274
- Schroeder M, Ranius T, Ekbom B, Larsson S (2007) Spatial Occurrence of a Habitat-Tracking Saproxylic Beetle Inhabiting a Managed Forest Landscape. *Ecol Appl* 17:900–909. doi: 10.2307/40061849
- Seibold S, Bässler C, Brandl R, et al (2017) An experimental test of the habitat-amount hypothesis for saproxylic beetles in a forested region. *Ecology* 98:1–10. doi: 10.1002/ecy.1819

- Seibold S, Bässler C, Brandl R, et al (2016) Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *J Appl Ecol* 53:934–943. doi: 10.1111/1365-2664.12607
- Siitonen J, Jonsson BG (2012) Other associations with dead woody material. In: *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, pp 58–81
- Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, Rauh J (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *For Ecol Manage* 128:211–225. doi: 10.1016/S0378-1127(99)00148-6
- Siitonen J, Stokland JN (2012) Tree size. In: *Biodiversity in dead wood*, Cambridge. Cambridge University Press, pp 183–193
- Silver EJ, D’Amato AW, Fraver S, et al (2013) Structure and development of old-growth, unmanaged second-growth, and extended rotation *Pinus resinosa* forests in Minnesota, USA. *For Ecol Manage* 291:110–118. doi: 10.1016/j.foreco.2012.11.033
- Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: Quality of dead wood matters. *For Ecol Manage* 174:365–381. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00061-0
- Simonson WD, Allen HD, Coomes DA (2014) Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods Ecol. Evol.* 5:719–729
- Sippola A, Siitonen J, Kallio R (1998) Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scand J For Res* 13:204–214. doi: 10.1080/02827589809382978
- Sirami C, Jay-Robert P, Brustel H, et al (2008) Saproxylic beetle assemblages of old holm-oak trees in the mediterranean region: role of a keystone structure in a changing heterogeneous landscape. *Rev Ecol (Terre Vie)*, suppl. 10
- Smith AC, Fahrig L, Francis CM (2011) Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34(1):103–113. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06201.x
- Snäll T, Ehrlén J, Rydin H (2005) Colonization-extinction dynamic of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* 86(1):106–115
- Snäll T, Fogelqvist J, Ribeiro PJ, Lascoux M (2004a) Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analysed by three different methods. *Mol Ecol* 13:2109–2119. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02217.x
- Snäll T, Hagström A, Rudolphi J, Rydin H (2004b) Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27(6):757–766. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.04026.x
- Snäll T, Ribeiro Jr. PJ, Rydin H (2003) Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103:566–578. doi:

- 10.1034/j.1600-0706.2003.12551.x
- Söderström L (2006) Conservation Biology of Bryophytes. *Lindbergia* 31:24–32
- Southwood TRE (1977) Habitat , the Templet for Ecological Strategies ? *J Anim Ecol* 46:336–365
- Speight MCD (1989) Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nat. Environ.* 42:1–79
- Spitale D, Mair P (2015) Predicting the distribution of a rare species of moss: The case of *Buxbaumia viridis* (Bryopsida, Buxbaumiaceae). *Plant Biosyst - An Int J Deal with all Asp Plant Biol* 151:1–11. doi: 10.1080/11263504.2015.1056858
- Stagoll K, Lindenmayer DB, Knight E, et al (2012) Large trees are keystone structures in urban parks. *Conserv Lett* 5:115–122. doi: 10.1111/j.1755-263X.2011.00216.x
- Stebel A, Cykowska B, Zarnowiec J (2011) Current distribution of the European threatened moss *Dicranum viride* (Bryophyta, Dicranaceae) in the Polish Carpathians. *Chorological studies on Polish Carpathians bryophytes*. A. Stebel, R. Ochya. *Sorus*, Poznań (eds). pp 99–110
- Stenbacka F, Hjältén J, Hilszczański J, Dynesius M (2010) Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecol Appl* 20:2310–2321. doi: 10.1890/09-0815.1
- Stocks BJ, Mason JA, Todd JB, et al (2002) Large forest fires in Canada, 1959–1997. *J Geophys Res* 108:8149. doi: 10.1029/2001JD000484
- Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG (2012) *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Sverdrup-Thygeson A, Gustafsson L, Kouki J (2014) Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodivers Conserv* 23:513–535. doi: 10.1007/s10531-014-0628-3
- Sverdrup-Thygeson A, Skarpaas O, Blumentrath S, et al (2017) Habitat connectivity affects specialist species richness more than generalists in veteran trees. *For Ecol Manage* 403:96–102. doi: 10.1016/j.foreco.2017.08.003
- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68:571–573
- Tews J, Brose U, Grimm V, et al (2004) Animal Species Diversity Driven by Habitat Heterogeneity / Diversity : The Importance of Keystone. *J Biogeogr* 31:79–92. doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Thomas CD (1994) Extinction, colonization, and metapopulations: environmental tracking by rare species. *Conserv Biol* 8:373–378. doi: 10.1046/j.1523-1739.1994.08020373.x
- Thornton DH, Branch LC, Sunkist ME (2011) The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: A review of focal patch studies. *Landsc Ecol* 26:7–18. doi: 10.1007/s10980-010-9549-z

- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65–66. doi: 10.1038/371065a0
- Timonen J, Siitonen J, Gustafsson L, et al (2010) Woodland key habitats in northern Europe: concepts, inventory and protection. *Scand J For Res* 25:309–324. doi: 10.1080/02827581.2010.497160
- Tinker DB, Knight DH (2000) Coarse Woody Debris following Fire and Logging in Wyoming Lodgepole Pine Forests. *Ecosystems* 3:472–483. doi: 10.1007/s100210000041
- Tischendorf L, Fahrig L (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7–19. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.900102.x
- Tjørve E (2010) How to resolve the SLOSS debate: Lessons from species-diversity models. *J Theor Biol* 264:604–612. doi: 10.1016/j.jtbi.2010.02.009
- Travis MJJ, Dytham C (1999) Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proc R Soc B Biol Sci* 266:723–728. doi: 10.1098/rspb.1999.0696
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecol Res* 17:229–239
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, et al (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87:661–685
- Turner MG (1989) Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annu Rev Ecol Syst* 20:171–197. doi: 10.1146/annurev.es.20.110189.001131
- Turner MG, Hargrove William W, H. GR, H. RW (1994) Effects of Fire on Landscape Heterogeneity in Yellowstone National Park , Wyoming. *J Veg Sci* 5:731–742
- Ulyshen MD (2016) Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biol Rev* 91:70–85. doi: 10.1111/brv.12158
- Ulyshen MD (2018) Saproxylic Insects - Diversity, Ecology and Conservation. Springer International Publishing, Cham
- Vandekerckhove K, De Keersmaecker L, Menke N, et al (2009) When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *For Ecol Manage* 258:425–435. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.055
- Vergara PM, Meneses LO, Grez AA, et al (2017) Occupancy pattern of a long-horned beetle in a variegated forest landscape: linkages between tree quality and forest cover across spatial scales. *Landsc Ecol* 32:279–293. doi: 10.1007/s10980-016-0443-1
- Vierling KT, Vierling LA, Gould WA, et al (2008) Lidar: Shedding new light on habitat characterization and modeling. *Front. Ecol. Environ.* 6:90–98
- Villard MA, Metzger JP (2014) Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *J Appl Ecol* 51:309–318. doi: 10.1111/1365-2664.12190

- Vodka S, Konvicka M, Cizek L (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: Implications for forest history and management. *J Insect Conserv* 13:553–562. doi: 10.1007/s10841-008-9202-1
- Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol Conserv* 144:441–450. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.030
- Wheatley M, Johnson C (2009) Factors limiting our understanding of ecological scale. *Ecol Complex* 6:150–159. doi: 10.1016/j.ecocom.2008.10.011
- Wiens JA (1989) Spatial Scaling in Ecology. *Funct Ecol* 3:385. doi: 10.2307/2389612
- Wiens JA (1976) Population Responses to Patchy Environments. *Annu Rev Ecol Syst* 7:81–120. doi: 10.1146/annurev.es.07.110176.000501
- Wiens JA (1997) Metapopulation Dynamics and Landscape Ecology. In: *Metapopulation Biology*. Elsevier, pp 43–62
- Wiens JA (1995) Habitat fragmentation: island vs landscape perspectives on bird conservation. *Ibis (Lond 1859)* 137:S97–S104. doi: 10.1111/j.1474-919X.1995.tb08464.x
- Wiens JA, Stenseth NC, Horne B Van, Ims RA (1993) Ecological Mechanisms and Landscape Ecology. *Oikos* 66:369. doi: 10.2307/3544931
- Wiersma YF, Urban DL (2005) Beta Diversity and Nature Reserve System Design in the Yukon, Canada. *Conserv Biol* 19:1262–1272
- Wikars LO (1992) Forest fires and insects. *Entomologisk Tidskrift*, 113: 1–11.
- Wilson DS (1992) Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection. *Ecology* 73:1984–2000. doi: 10.2307/1941449
- Winter S, Höfler J, Michel AK, et al (2015) Association of tree and plot characteristics with microhabitat formation in European beech and Douglas-fir forests. *Eur J For Res* 134:335–347. doi: 10.1007/s10342-014-0855-x
- Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manage* 255:1251–1261. doi: 10.1016/j.foreco.2007.10.029
- With KA (2004) Metapopulation dynamics: perspectives from landscape ecology. In: Hanski I, Gaggiotti OE (eds) *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. p 696
- With KA, Thomas CO (1996) Translating across scales: Simulating species distributions as the aggregate response of individuals to heterogeneity. *Ecol Modell* 93:125–137
- Wu J, Shen W, Sun W, Tueller PT (2002) Empirical patterns of the effects of changing scale on landscape metrics. *Landsc Ecol* 17:761–782. doi: 10.1023/A:1022995922992
- Zartman CE, Nascimento HEM, Cangani KG, et al (2012) Fine-scale changes in connectivity affect the metapopulation dynamics of a bryophyte confined to ephemeral patches. *J Ecol* 100:980–986. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01969.x

Zurell D, Jeltsch F, Dormann CF, Schröder B (2009) Static species distribution models in dynamically changing systems: How good can predictions really be? *Ecography* 32(5):733–744. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05810.x

Annexes

TABLE DES ANNEXES

Annexe 1. Article 1 « The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests ».....	201
Annexe 2. Article 2 « Scale-dependent response of saproxylic beetles to landscape structure depends on habitat stability »	239
Annexe 3. Eléments méthodologiques et résultats complémentaires concernant la prédiction de la distribution spatiale des micro-habitats à l'échelle du massif forestier de Compiègne (Chapitre 1)	277
Annexe 4. Présentation d'un projet de recherche concernant l'impact des coupes de récupération post-incendie sur un coléoptère saproxylique pyrophile (<i>Acmaeops pratensis</i>) en forêt boréale (Québec)	281
Annexe 5. Résultats complémentaires concernant la dynamique des métapopulations d'une bryophyte corticole protégée (Chapitre 3).....	289
Annexe 6. Présentation des données acquises pour évaluer l'importance de la connectivité des éléments de la TTVB sur les chiroptères.....	291

Annexe 1

Annexe 1. Article 1 « The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests »

European Journal of Forest Research
<https://doi.org/10.1007/s10342-018-1103-6>

ORIGINAL PAPER



The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests

Gwendoline Perce1¹ · Guillem Parmain¹ · Fabien Laroche¹ · Christophe Bouget¹

Received: 16 October 2017 / Revised: 14 February 2018 / Accepted: 27 February 2018
 © Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

Acknowledgements

We are grateful to Carl Moliard for field assistance and to Thierry Noblecourt (Scolytidae), Fabien Soldati (Tenebrionidae), Thomas Barnouin (Elateridae, Ptinidae (excl. Ptininae)), Olivier Rose and Bernard Moncoutier (Ciidae, Latridiidae, Cryptophagidae, Leiodidae), Philippe Millarakis (Histeridae), Christian Perez (Pselaphidae, Scydmaenidae), Julien Fleury (Curculionidae) and Benjamin Calmont (Ptininae) for specimen identification. We thank the agents from the National Forest Office involved in our project for their considerable help. We also thank Yoan Paillet for constructive statistical comments and Vicki Moore for refining the English manuscript. This study was funded by the French National Forest Office, the French National Museum of Natural History and French Ministry in charge of Ecology.

Abstract

Intensive management implies harvesting large, old trees, which reduces the old-growth attributes. This negatively affects biodiversity, especially saproxylic beetles. In managed temperate oak forests, rotation extension induced by increasing the diameter threshold of final harvest by about 10 cm compared to conventional practices (i.e DBH around 70 cm) might mitigate this negative effect. Here, we used a gradient of the proportion of overmature trees (DBH ≥ 80 cm) among mature trees (DBH ≥ 70 cm) across plots of high oak French forests to test the potential effect of increasing diameter threshold on (i) structural features and (ii) species composition and diversity of saproxylic beetles communities. We assessed deadwood and microhabitats availability (i.e volume / density and diversity) and canopy openness in 81 1-ha plots across eleven French forests. Results highlighted that a larger proportion of overmature trees, for a given density of mature trees, had limited effects on structural features: only cavities density showed a significant positive response, with no cascading effect on cavicolous beetles. Moreover, the proportion of overmature trees had no significant effect on the composition of saproxylic beetles communities (and ecological variables altogether explained only 17 % of the composition inertia). By contrast, mature tree density enhanced microhabitat density and indirectly increased the abundance of rare species. Thus, shifting DBH from 70 to 80 cm in high oak forest could have no or limited effect on saproxylic beetles conservation. Improved strategies might rather stem from combining (i) longer rotation extension and (ii) less intensive management practices in extended rotation stands.

Keywords

Extended rotation – land sharing – Forestry – Overmature trees – Deadwood – Tree-related – microhabitats (TreMs)

Introduction

There has been growing evidence that the lack of old-growth attributes, e.g. deadwood and large microhabitat-bearing trees, in intensively managed forests negatively affects saproxylic biodiversity. This is particularly true for beetles (Martikainen et al. 2000; Similä et al. 2003; Müller et al. 2007) which represent nearly 20 % of the species in this guild (Stokland et al. 2012). According to the IUCN (Interval Union for Conservation of Nature), about 11 % of them are currently under threat of extinction in Europe and 13 % are considered "Near Threatened" (Nieto and Alexander 2010).

The formation of old-growth attributes is driven by long-term processes (Paillet et al. 2015b; Larrieu et al. 2017) and tree diameter has been recognized as the best predictor for the occurrence of most microhabitats (Larrieu and Cabanettes 2012; Regnery et al. 2013; Winter et al. 2015; Paillet et al. 2017). Intensive forest management tends to favor lower diameter thresholds for harvesting, which implies a rarefaction of old and large overmature trees within stands (Grove 2002; Larrieu et al. 2012) and leads to a simplification in forest structure, composition and dynamics over time (Laaksonen et al. 2008). Silvicultural practices therefore reduces the density and diversity of tree microhabitats (Larrieu et al. 2012, 2014), and induces lower amount and diversity of deadwood (Lombardi et al. 2008; Motta et al. 2010; Bouget et al. 2014a).

Even though economic dimension is still an important aspect of forest management, a greater emphasis has recently been placed on specific and functional biodiversity conservation (Bollmann and Braunisch 2013). From this integrative forest management perspective, extending rotation length in some stands beyond the benchmark of current practice may contribute both to ensure the production of large trees with high economic value and to enhance biodiversity conservation. Indeed, this strategy should improve the spatial and temporal habitat continuity for saproxylic organisms (see Sverdrup-Thygeson et al. 2014 for a review), by promoting the development of old-growth attributes (deadwood and tree microhabitats) and also by providing more time for colonization of all species associated with these forest attributes.

In even-aged forests, harvest traditionally occurs when trees are considered as "mature" — i.e. when their growth rate decreases and the risk of economic depreciation increases due to the emergence of imperfections. In practice, forest managers use the guideline of "diameter-limit cutting", which consists in removing all trees greater than a predetermined diameter threshold (Kenefic and Nyland 2005). From this perspective, a rotation extension means that final harvest in some even-aged stands is delayed beyond the economically optimal rotation length traditionally recommended for wood production, which leads to harvest "overmature" rather than "mature"

trees.

In France, extending rotation length has recently been included in environmental recommendations for public forest management, through the creation of "ageing islands" (ONF 2009). Concretely, forest managers define patches with an area between 1 and 5 ha inside forest stand where they apply an over-calibration of harvested trees. In northern France, the diameter threshold of oak trees for conventional harvest is 70 cm (Sardin 2008). Rotation extension, as envisioned by forest managers, should lead to increasing the diameter threshold by 10 cm, which corresponds to delaying harvest by about twice the duration of a management plan (i.e about 50 years, accounting for an average annual growth of mature oak about 2.5 mm year⁻¹; Jarret 2004, Sardin 2008).

Whether this measure has potential to affect biodiversity has not yet been clarified, partly because it is recent: no "ageing island" has reached a 50 years extension period yet. The aim of our study is thus to gather indirect evidence about the potential effect of increasing by 10 cm of the diameter-limit cut of oak trees in French forests on saproxylic beetle biodiversity. We build upon the idea that "ageing islands" should go through an additional part of the sylvogenetic cycle where the proportion of overmature trees (diameter of 80 cm or more) among mature trees (diameter above 70 cm) would gradually increase from 0 (conventional management) to 1 (new harvesting stage). We thus searched for 1-ha plots in conventionally managed stands from northern France forests with proportions of overmature trees among mature trees spread along a gradient from 0 to 1, which we took as "space-for-time" surrogate for patches subject to such extended rotation. This design allowed us to address the following two questions: (i) Does the gradual increase in the proportion of overmature trees in stands change forest plot structural features in particular deadwood amount and tree-microhabitat density at the plot scale? (ii) Does the increase in overmature trees directly or indirectly — i.e. via structural features changes, affect assemblage composition, species or functional diversity of saproxylic beetle at the plot scale? We hypothesized that a larger proportion of overmature trees would increase microhabitat density and thus enhance saproxylic beetle diversity.

Material and methods

1. Study area and experimental design

The study was conducted in eleven lowland oak forests (spp. *Quercus robur* L and *Q. petraea* (Mattus.) Liebl.) in northern France. These forests were located in Atlantic (Bercé, Candé, Loches, Montgoger, Réno-Valdieu, Saint-Palais) and continental biogeographic regions (Bezange-la-Grande, Lisle, Mont-Dieu, Signy, Traconne) (Fig. 1).

In each of the eleven forests studied, we first selected two to four oak stands considered as mature stands but with a heterogeneous tree diameter distribution at finest scale (i.e. contrasting density and scattered vs clustered distribution of overmature trees within stands). This local heterogeneity allowed us to "mimic" dendrometric characteristics of patches analogous to "ageing islands". In each of these forest stands, we then delineated two to three 1-ha plots in which field measurements have been done to precisely quantify the absolute density of mature ($\text{DBH} \geq 70$ cm, hereafter called "dTrees70") and overmature trees ($\text{DBH} \geq 80$ cm, hereafter called "dTrees80"). Overall, in this study, we sampled 81 plots across 27 forest stands. Within these sampled plots, dTrees70 ranged from 1 to 46. We computed the proportion of overmature trees among mature trees $\text{pTrees80} = \text{dTrees80} / \text{dTrees70}$. Thanks to our selection procedure, the gradient of pTrees80 across plots covered the whole range of possible values from 0 — corresponding to forest stand without any overmature trees (conventional management) to 1 — corresponding to forest stand with overmature trees only (a surrogate for increasing by 10 cm the diameter threshold for final harvest) (see supplementary material, Annexe 1, Appendix 1 for details about distribution and correlation between dTrees70, dTrees80 and pTrees80).

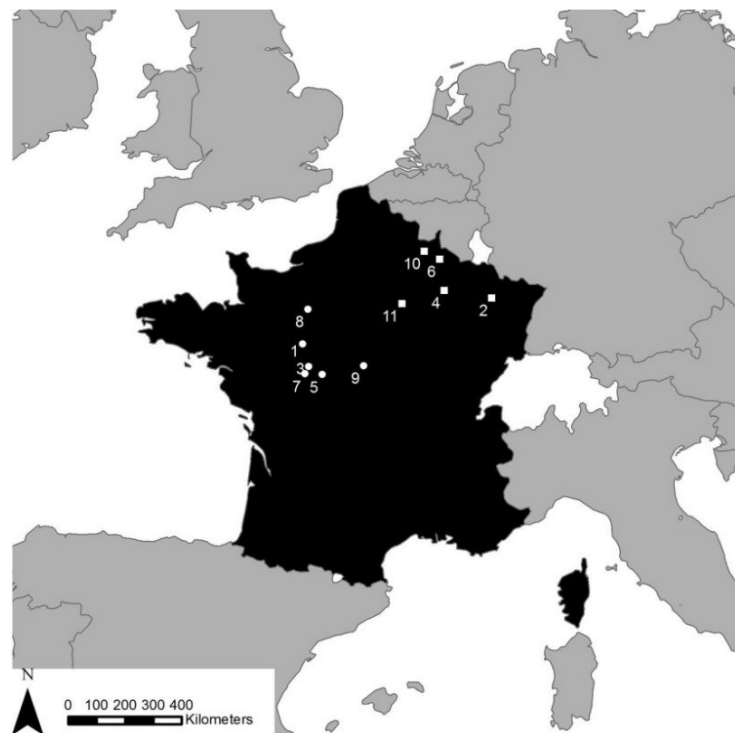


Fig 1. Map of France showing location of the 11 study forests: 6 are considered to be “Atlantic forests” (circle plots) and 5 are considered to be “continental forests” (square plots) (1) Bercé, (2) Bezange-la- Grande, (3) Candé, (4) Lisle, (5) Loches, (6) Mont-Dieu, (7) Montgoger, (8) Réno-Valdieu, (9) Saint-Palais, (10) Signy, (11) Traconne

2. Beetle sampling and identification

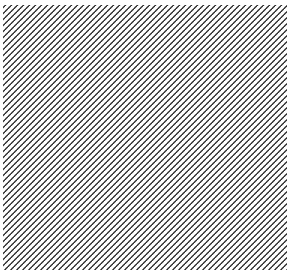
Saproxyllic beetles were sampled by flight-interception trap (Polytrap™, E.I.P, Toulouse, France). Each trap consisted of two perpendicular transparent plastic intercepting panes (40 × 60 cm) above a funnel leading into a container with a preservative non-attractant of 50% propylene glycol and 50% salt water with detergent. One trap was installed in the centre of each plot ($n = 81$) at 1.5 m above the ground. The traps were emptied monthly during the sampling period, from May to August 2012. Because they are very difficult to identify, the following families were excluded from the dataset: Clambidae, Cantharidae, Malachiidae, Dryopidae, Ptilidae and most Staphylinidae. All other saproxyllic beetles (incl. Staphylinidae and Pselaphinae) were identified to the species level.

3. Species traits

We used the FRISBEE database (Bouget et al. 2008) to obtain the French national conservation status of each species (rare or common) and their microhabitat guilds: cavicolous (tree cavity-dwelling), fungicolous (associated with fruiting bodies of saproxyllic fungi) and lignicolous (deadwood-associated). A given species could belong to several habitat guilds. We calculated the species richness (SR) and abundance (AB) metrics for each value of these two qualitative traits (conservation status and habitat guild).

We also used three quantitative traits related to habitat niche position extracted from Gossner et al. (2013) and Janssen et al. (2017): preferred deadwood diameter, preferred deadwood decay stage and preferred openness of forest canopy cover. Trait values corresponded to score for each niche value weighted by frequency of species occurrence and ranged from 1 to 4 (see Gossner et al. 2013 for methodological details). We calculated two multidimensional functional diversity indices of species assemblages based on these quantitative traits: community-weighted means (CWM) and functional dispersion (FDIS). CWM is defined as the mean of the trait values of the species within the community, weighted by the relative abundance of the taxa bearing each value (Garnier et al. 2004). FDIS is an extension of the multivariate dispersion index described by Anderson et al. (2006) and is defined as the mean distance of individual species to the centroid of all species in the community (Laliberté and Legendre 2010). These indices were computed with the *dbFD* function (*FD* R-package; Laliberté et al. 2015). We ended up with sixteen response variables describing saproxyllic beetle community composition: four associated to conservation status, six associated to habitat guilds and six associated to quantitative niche position (Table 1).

Table 1. Description, mean $\pm$ SD and range values (minimum and maximum) of variables describing the forest plot structural features and the response variables describing saproxylic beetle community diversity composition in 1-ha plots

Name of variables		Description of variables	Unit	Scale	mean $\pm$ SD	Range (min-max)
Forest plot structural feature metrics						
Deadwood (DW)	volSFDW	volume of small (D < 30 cm) fresh deadwood	m ³ ha ⁻¹	snags: one central circular 10m-radius subplot logs: three 20m-long Line Intercept Sampling	12.04 $\pm$ 7.99	0.00 - 36.74
	volSDDW	volume of small (D < 30 cm) decayed deadwood	m ³ ha ⁻¹	<i>idem</i>	6.22 $\pm$ 6.39	0.00 - 31.13
	occLFDW	occurrence of large (D $\geq$ 30 cm) fresh deadwood pieces		snags and logs: one central circular 20m-radius subplot	NA	0 - 1
	occLDDW	occurrence of large (D $\geq$ 30 cm) decayed deadwood pieces		<i>idem</i>	NA	0 - 1
	volDW	volume of total deadwood	m ³ ha ⁻¹	SFDW + SDDW + LFDW + LDDW	21.98 $\pm$ 14.47	3.02 - 77.38
	r.divDW	diversity of deadwood types (diameter class $\times$ tree species $\times$ vertical position $\times$ decay stage) controlled for volDW (residuals)	number ha ⁻¹	computed over all pieces of deadwood inventoried	8.15 $\pm$ 2.48	3 - 14
Tree Microhabitats (TreMs)	dCAV	density of cavities	number ha ⁻¹	measured over all mature trees (DBH $\geq$ 70 cm)	0.78 $\pm$ 0.97	0 - 4
	dFUN	density of fruiting bodies of saproxylic fungi	number ha ⁻¹	<i>idem</i>	0.30 $\pm$ 0.53	0 - 2
	dTC.DW	density of tree crown deadwood	number ha ⁻¹	<i>idem</i>	6.56 $\pm$ 3.81	0 - 18
	dTreMs	density of all tree microhabitats	number ha ⁻¹	<i>idem</i>	12.46 $\pm$ 6.83	0 - 32
	r.divTreMs	diversity of tree microhabitats (number of types) controlled for dTreMs (residuals)	number ha ⁻¹	computed over all TreMs types inventoried	3.04 $\pm$ 1.39	0 - 6
Canopy openness	CANOP	fraction of sky visible	ratio %	5m ² -projection plot	0.20 $\pm$ 0.10	0.05 - 0.75
Saproxylic beetle community metrics						
Conservation status	ABrar	abundance of rare species	per 1 ha-plot		2.67 $\pm$ 3.20	0 - 18
	SRrar	richness of rare species	<i>idem</i>		1.93 $\pm$ 1.78	0 - 6
	ABcom	abundance of common species	<i>idem</i>		170.54 $\pm$ 78.16	48 - 440
	SRcom	richness of common species	<i>idem</i>		64.25 $\pm$ 18.34	24 - 119

Habitat guild	ABcav	abundance of cavicolous species	<i>idem</i>		15.90 ± 13.35	1 - 87
	SRcav	richness of cavicolous species	<i>idem</i>		6.95 ± 3.58	1 - 19
	ABfun	abundance of fungicolous species	<i>idem</i>		54.11 ± 25.56	17 - 122
	SRfun	richness of fungicolous species	<i>idem</i>		22.69 ± 6.97	9 - 44
	ABlig	abundance of lignicolous species	<i>idem</i>		152.53 ± 73.88	36 - 418
	SRlig	richness of lignicolous species	<i>idem</i>		54.20 ± 16.27	17 - 103
Niche position	CWMdiam	community-weighted means of deadwood diameter niche	<i>idem</i>		2.08 ± 0.22	1.55 - 2.66
	FDISdiam	functional dispersion of deadwood diameter niche	<i>idem</i>		0.45 ± 0.11	0.23 - 0.70
	CWMdecay	community-weighted means of deadwood decay niche	<i>idem</i>		2.62 ± 0.17	2.25 - 2.99
	FDISdecay	functional dispersion of deadwood decay niche	<i>idem</i>		0.52 ± 0.09	0.27 - 0.78
	CWMcanopy	community-weighted means of deadwood canopy cover niche	<i>idem</i>		1.79 ± 0.13	1.56 - 2.12
	FDIScanopy	functional dispersion of deadwood canopy cover niche	<i>idem</i>		0.30 ± 0.06	0.14 - 0.40

4. Measurements of structural features in forest plots

During leaf-off conditions, we measured the structural properties of deadwood attributes, tree microhabitats and canopy openness in a 1-ha plot around each trap. In order to limit the strong observer effect when searching for tree microhabitats (Paillet et al. 2015a) and estimating canopy openness, the measurements of structural features at all the sampled forest plots were carried out by a single operator. The protocol was adapted from the one proposed by Lassauce et al. (2013), which combines fixed-area and fixed-angle techniques.

We characterized the attributes of each piece of deadwood in terms of diameter, tree species, and decay stage. We assessed the decay stage by combining two factors: a visual assessment of bark degradation (3 classes) and an assessment of inner wood hardness (3 classes) evaluated by the "knife test" as suggested by Merganičová et al. (2012). We then built a simplified classification of decay stage based on two modalities: "Decayed" when bark is at least partly missing and wood could be at least partly penetrated by knife and "Fresh" otherwise.

We measured all the large deadwood pieces (for both snags and logs) with a middle diameter of more than 30 cm in a 20m-radius plot. For small deadwood with a middle diameter of less than

30 cm, we measured snags in the central 10m-radius subplot, while lying logs were measured according to Line Intercept Sampling (LIS) considering three 20 m-long transects from the center of plots. We set a minimum diameter of 7.5 cm for snags (including dead trees) and 2.5 cm for lying logs.

From these records, we calculated the volume ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$) of deadwood, including all the pieces of wood (volDW). We also crossed the two diameter classes (Small vs Large) with the two decay stages (Fresh vs Decayed) to obtain four variables associated with volume of deadwood types: Small-Fresh (volSFDW); Small-Decayed (volSDDW), Large-Fresh (occLFDW) and Large-Decayed (occLDDW). Because "Large" class is scarce throughout studied plots (see supplementary material Fig.A2 for details about data distribution) we considered the occurrence instead of volume. Finally, we computed deadwood diversity (r.divDW) by counting the number of deadwood modalities present in the plot when crossing diameter class, tree species, vertical position, and decay stage.

In each 1-ha plot, we counted the following six microhabitats borne by mature trees ($\text{DBH} \geq 70$ cm): (i) tree cavities including dendrothelms, cavities with mould and woodpecker breeding or feeding holes with an entrance of more than 5 cm in width; (ii) cracks in the trunk and peeling bark; (iii) missing bark $> 600 \text{ cm}^2$ (hard patches of wood with no bark); (iv) fruiting bodies of saproxylic fungi (polypores s.l.); (v) ivy when $> 20\%$ of the trunk was covered; and (vi) crown deadwood and large (about 30 cm in diameter) dead or broken branches when it represented $> 20\%$ of the total crown volume according to visual inspection. Thus, we obtained the total number of microhabitats on 1-ha plots (density of microhabitats; dTreMs). In addition, we also extracted the density of cavities alone (dCAV), polypores alone (dFUN) and tree crown deadwood alone (dTC.DW). We then computed microhabitat diversity (r.divTreMs) as the number of tree microhabitat types (range from 0 to 6).

At last, we also estimated the canopy openness ratio (CANOP) as the total amount of empty space within the 5m^2 -projection of a crown (fraction of sky visible) at observer location (centre of plot). In total, we thus obtained twelve variables describing the structural features on the forest plots: six for deadwood attributes, five for tree microhabitats and one for canopy openness (Table 1).

5. Data analysis

5.1 Saproxylic beetle diversity

We considered two sets of generalized linear models describing, on the one hand, the causal effect of plots dendrometric features (pTrees80, dTrees70), on each of the twelve forest structural

feature variables and, on the other hand, the causal effect of structural feature on each of the sixteen variables describing saproxylic beetle species diversity (green arrows in Fig. 2). Overall, we calibrated 28 models individually using *lme4* R-package (Bates et al. 2017). For the saproxylic beetle diversity models, we excluded relationships between forest structural features and beetle diversity which were not associated to strong ecological assumptions (e.g. the effect of cavity density was tested only on cavicolous species but not on fungicolous or lignicolous species; see supplementary material Annexel, Appendix 3 for more details about missing relationships). To account for our nested sampling design, we used generalized linear mixed models (GLMMs) and considered region, forest and stand as spatially implicit random effects on the intercept. The independent variables were scaled (mean = 0 and standard deviation = 1). For each GLMM, dependent and independent variables, selected distribution, and two measures of goodness-of fit (marginal and conditional R^2) are extensively described in supplementary material, Table A3a.

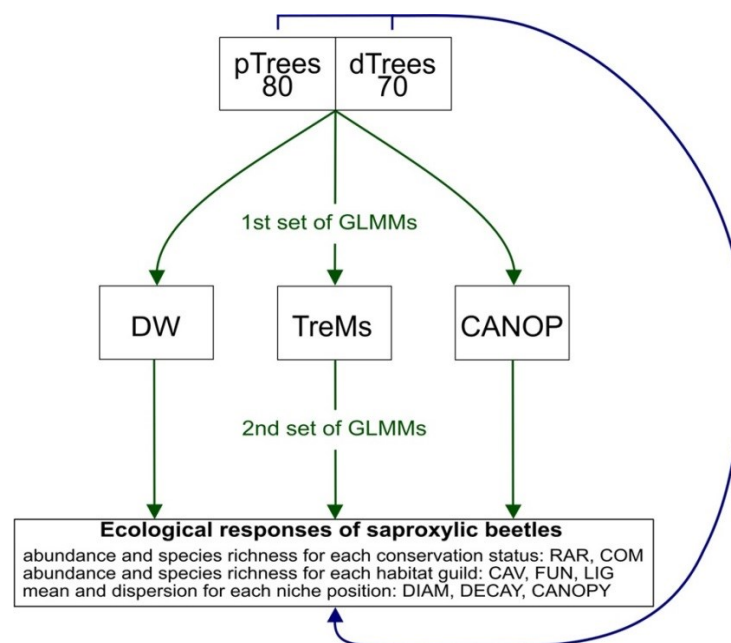


Fig 2. Global structure of causal model (meta-model) used in each ecological trait analysis: conservation status, habitat guild and niche position. Boxes represent dependent and independent variables. Green arrows represent the indirect effect of plots dendrometric features on saproxylic beetle diversity mediated by forest plot structural features (deadwood, tree microhabitats and canopy openness). The first set of regressions corresponds to the directional effect of plots dendrometric feature variables (pTrees80 and dTrees70) on forest structural feature variables and the second set of regressions corresponds to the directional effect of forest structural feature variables on saproxylic beetle response variables. The model with green arrows only is called the PARTIAL P-DIAG. Blue arrows represent the direct effect of plots dendrometric features on saproxylic beetles. The model including both green and blue arrows is called the FULL P-DIAG. Figure was drawn and edited in Inkscape. pTrees80 proportion of overmature oak trees with DBH ≥ 80 cm, dTrees70 density of mature oak trees with DBH ≥ 70 cm, DW deadwood, TreMs tree microhabitats, CANOP canopy openness ratio, COM common, RAR rare, CAV cavicolous, FUN fungicolous, LIG lignicolous—species, DIAM diameter of deadwood, DECAF decay stage of deadwood, CANOPY canopy cover. (Color figure online)

We then used structural equation modeling (SEM; Grace 2006) to combine information from the 28 statistical models into three path diagrams focused on distinct aspects of saproxylic beetle community diversity one for conservation response variables, one for preferred habitat response variables and one for quantitative niche response variables. We performed our SEM analysis within the framework of a generalized multilevel path diagram (Shipley 2009; Lefcheck 2016b). We used the *piecewiseSEM* R-package (Lefcheck 2016a), which handled both GLMMs calibration and SEM analysis in one and the same framework.

The initial path diagrams contained only indirect effects of pTrees80 and dTrees70 on the diversity of target saproxylic beetle community, as mediated by forest plot structural features. They are hereafter referred to as "partial path diagrams" (PARTIAL P-DIAG). For each one, we used the *sem.fit* function to test whether there was any important residual direct effect of pTrees80 / dTrees70 upon target community diversity variables that could not be explained by forest plot structural features (blue arrow in Fig. 2). When the test was significant ($P < 0.05$), we added the direct effects of pTrees80 / dTrees70 on community diversity variables to the path diagram, which thus became a "full path diagram" (FULL P-DIAG). This amounted to including pTrees80 / dTrees70 as covariates in the statistical models used to explain community composition variables. The value and significance of regression coefficients were then estimated from the selected path diagram (either PARTIAL P-DIAG or FULL P-DIAG) with the *piecewiseSEM* "*sem.coef*" function.

We computed the Fisher's C statistic (Shipley 2013) for the final three selected path diagrams to assess whether adding covariates that we *a priori* excluded in the GLMMs (see supplementary material, Fig. A3a) would significantly improve the goodness-of-fit of models (see supplementary material, Annexe1, Appendix 3).

5.2 Assemblage composition of saproxylic beetles

We performed a Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP) to assess the effect of dendrometric features (pTrees80, dTrees70) and structural features of the forest plots on saproxylic beetle assemblage composition. In addition to these ecological variables, we also accounted for the spatial structure of the nested sampling design, declaring region, forest, and stand as conditioning variables. Based on the between-plot Bray-Curtis distance matrix (i.e abundance beetle data), we used the *capscale* function (*Vegan* R-package; Oksanen et al. 2017) to calculate the relative contribution of each variable to constrained inertia, in terms of total and marginal (intrinsic) explained inertia. The significance of ecological variables on species assemblage composition was assessed by a permutation test ($n = 4999$ runs). We conducted a similar analysis based on Jaccard distance matrix (occurrence beetle data) (see supplementary

material, Table A4).

Results

1. Beetle data overview

A total of 14,030 saproxylic beetles representing 389 species were collected. Forty-seven species (12 %) were considered to be rare, 49 species (13 %) were cavicolous, 123 species (32 %) were fungicolous and 295 species (76 %) were lignicolous. The range (i.e minimum and maximum values) as well as mean $\pm$ SD of species community data in 1 ha plots, according to conservation status, habitat guild and niche position, are displayed in Table 1.

2. Direct effect of plots dendrometric features on saproxylic beetle diversity and path diagrams selection

In conservation status and niche position path diagrams, the proportion of overmature trees (pTrees80) and the density of mature trees (dTrees70) did not have any direct effect, either on richness (SR) or abundance (AB) of common and rare species, nor on mean (CWM) and dispersion (FDIS) of community niche position concerning diameter, decay stage and forest canopy cover (Fig. 3a,c). Therefore, we selected PARTIAL P-DIAG for these two analyses, which displayed high goodness-of-fit ($C = 20.58$, $P = 0.42$ and $C = 47.07$, $P = 0.35$ respectively). Regarding habitat guild path diagram (Fig. 3b), we found a significant positive direct effect of dTrees70 on fungicolous species abundance (ABfun; $\beta = 0.17$, $P = 0.01$). Thus, FULL P-DIAG was selected. However, it did not show a good fit ($C = 56.69$, $P < 0.01$), indicating that there are contributions of some covariates which should be added in corresponding GLMMs for which we have no *a priori* biological explanation. For more detailed results, see supplementary material, Annexe 1, Appendix 3.

3. Indirect effect of plots dendrometric features on saproxylic beetle diversity mediated by forest structural features

We highlighted a significant positive effect of pTrees80 — for a given value of dTrees70 — only on cavity density (dCAV; $\beta = 0.35$, $P = 0.04$). The effect of increasing cavity density on the richness and abundance of cavicolous species was positive but only marginally significant (see supplementary material, Fig. A3b). By contrast, regardless of pTrees80, dTrees70 has a positive effect on tree microhabitat density (dTreMs; $\beta = 0.41$, $P < 0.01$) particularly on the density of tree crown deadwood (dTC.DW; $\beta = 0.40$, $P < 0.01$). This increase in microhabitat density has resulted in a positive but weak response of rare species abundance (ABrar; $\beta = 0.04$, $P = 0.01$).

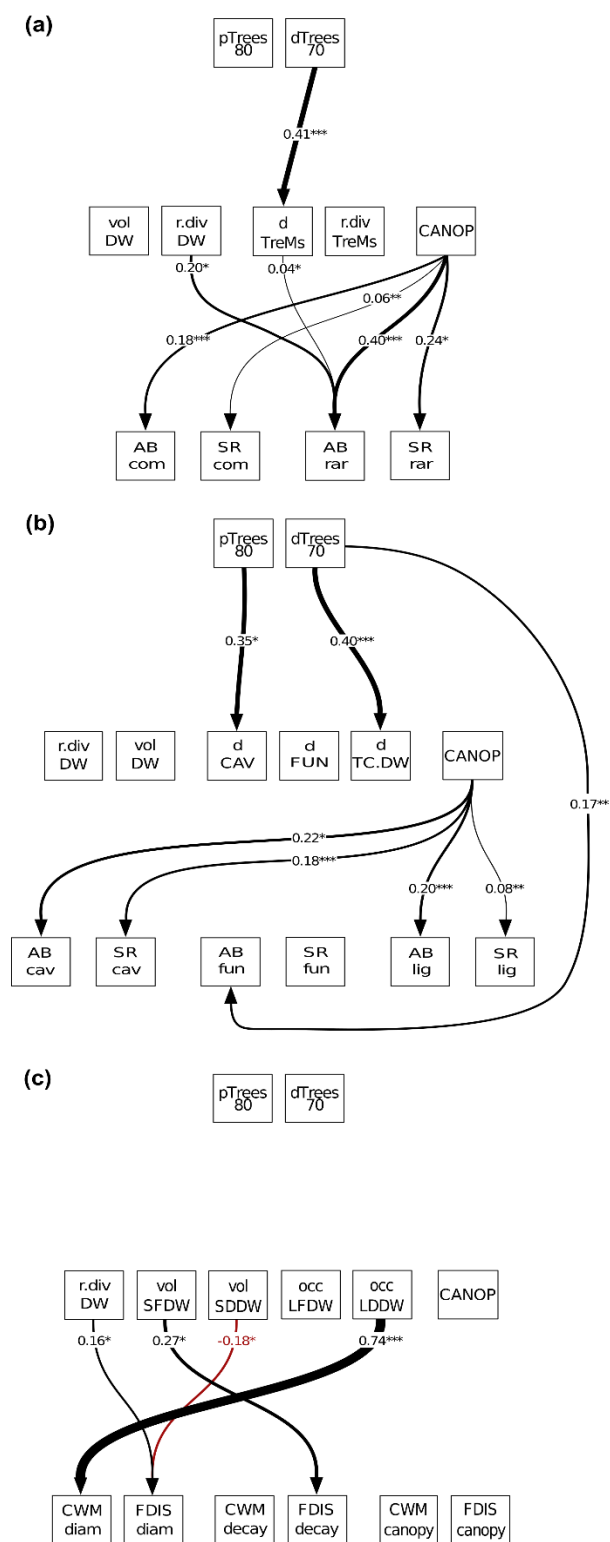


Fig 3. Path diagrams representing significant direct and indirect effects of plots dendrometric features (pTrees80, dTrees70) on saproxylic beetle diversity for each of the three analyses based on ecological traits: **(a)** conservation status, **(b)** habitat guild, and **(c)** niche position. Regression coefficients (reported as numbers associated with arrows) were estimated from PARTIAL P-DIAG for conservation status and niche position; from FULL P-DIAG for habitat guild traits analysis. A black arrow represents positive significant effect and red arrow a negative significant effect. Arrows width is proportional to the magnitude of the effect. All independent variables were scaled (mean = 0 and standard deviation = 1). Figure was drawn and edited in Inkscape. pTrees80: proportion of overmature oak trees with DBH ≥ 80 cm, dTrees70: density of mature oak trees with DBH ≥ 70 cm, CANOP: canopy openness ratio, r.divDW: diversity of deadwood (residuals), volDW: volume of deadwood, volSFDW: volume of small fresh deadwood, volSDDW: volume of small decayed deadwood, occLFDW: occurrence of large fresh deadwood, occLDDW: occurrence of large decayed deadwood, r.divTreMs: diversity of all tree microhabitats (residuals), dTreMs: density of all tree microhabitats, dCAV: density of cavities, dFUN: density of fruiting bodies of saproxylic fungi, dTC.DW: density of tree crown deadwood, ABrar: rare species abundance, SRrar: rare species richness, ABcom: common species abundance, SRcom: common species richness, ABcav: cavicolous species abundance, SRcav: cavicolous species richness, ABfun: fungicolous species abundance, SRfun: fungicolous species richness, ABlig: lignicolous species abundance, SRlig: lignicolous species richness, CWMdiam: community-weighted means of deadwood diameter niche, FDISdiam: functional dispersion of deadwood diameter niche, CWMdecay: community-weighted means of deadwood decay niche, FDISdecay: functional dispersion of deadwood decay niche, CWMcanopy: community-weighted means of canopy cover niche, FDIScanopy: functional dispersion of canopy cover niche. P-values: * $0.01 < P < 0.05$; ** $0.001 < P < 0.01$; *** $P < 0.001$ (Color figure online).

4. Response of saproxylic beetle diversity to forest plot structural features independently of plots dendrometric features

Canopy openness had a positive and significant effect on both abundance and specific richness of rare (ABrar; $\beta = 0.40$, $P < 0.01$ and SRrar; $\beta = 0.24$, $P = 0.02$) and common species (ABcom; $\beta =$

0.18, $P < 0.01$ and SRcom; $\beta = 0.06$ $P < 0.01$), with weaker magnitude in the latter case (Fig. 3a). In addition, it also had a strong positive effect on the richness and abundance of all habitat guilds, except fungicolous beetles (Fig. 3b). At last, we found marginal negative effect of canopy openness on the dispersion of the habitat preference of individuals regarding canopy cover (FDIScanopy; see supplementary material, Fig. A3b). Regarding tree microhabitats, none of species guild (i.e. cavicolous, fungicolous, lignicolous species) showed a significant response to the density of their respective microhabitat (cavities, polypore and tree crown deadwood; Fig. 3b).

Finally, we found few significant effects of deadwood on saproxylic beetle diversity independently of pTrees80 or dTrees70. More particularly, abundance of rare species responded positively to deadwood diversity (ABrar; $\beta = 0.20$, $P = 0.04$, Fig. 3a) whereas no significant effect was detected on the lignicolous species guild (Fig. 3b). Functional diversity significantly responded to deadwood supplies (Fig. 3c): large decayed deadwood occurrence positively affected the mean of species preference in terms of diameter (CWMdiam; $\beta = 0.74$, $P < 0.01$). To a lesser extent, we also found that the dispersion of this preferred habitat niche responded positively to deadwood diversity and negatively to the volume of small decayed deadwood (FDISdiam; $\beta = 0.16$, $P = 0.04$ and $\beta = -0.18$, $P = 0.02$, respectively). At last, the volume of small fresh deadwood had a positive effect on the dispersion of species preference in terms of decay stage (FDISdecay; $\beta = 0.27$, $P = 0.04$).

5. Response of saproxylic beetle species assemblages composition to spatial and ecological variables

From the CAP results (Table 2), spatial variables (region, forest, and stand) as well as ecological variables (dendrometric and structural features of the forest plots) explained only a small proportion of total inertia (12 and 17 %, respectively). Moreover, all ecological variables, conditioned by spatial variables, provided a similar marginal contribution to the variance in saproxylic beetle assemblage composition (around 5 to 9 %). Joint contribution of ecological variables was around 8 %. Among the ecological variables, only dTrees70 and diversity of deadwood had a significant effect on species assemblage (9.1 % of constrained inertia corresponding to 1.6 % of total inertia; $P = 0.03$ and 0.02 , respectively). Note that a marginally significant effect of canopy openness (CANOP) was also detected (8 % of constrained inertia; $P = 0.05$) which became significant when analysis was achieved on occurrence data (see supplementary material, Table A4).

Table 2. Marginal contribution of spatial (region, forest, stand) and ecological predictors including plots dendrometric features (pTrees80, dTrees70) and forest structural features, as well as joint contribution of ecological variables on the changes in saproxylic beetle assemblage composition weighted by relative abundance of species (Canonical Analysis of Principal Coordinates based on between-plot Bray-Curtis distance matrix)

		% total inertia	% CI
Residuals		70.37	
Spatial variables	Region Forest Stand	12.26	
Ecological variables		17.35	
<i>Dendrometric features</i>	Proportion of overmature trees (pTrees80)		6.18
	Density of mature trees (dTrees70)		9.12 *
<i>Forest structural features</i>	Canopy openness ratio		8.42 -
	Diversity of deadwood		9.07 *
	Volume of deadwood		5.76 ns
	Volume of small fresh deadwood		5.91 ns
	Volume of small decayed deadwood		4.56 ns
	Occurrence of large fresh deadwood		5.47 ns
	Occurrence of large decayed deadwood		6.75 ns
	Diversity of tree microhabitats		6.45 ns
	Density of tree microhabitats		6.99 ns
	Density of cavities		5.53 ns
	Density of fruiting bodies of saproxylic fungi		6.00 ns
	Density of tree crown deadwood		5.99 ns
<i>Joint contribution</i>			7.81

% CI: relative contribution to constrained inertia. P-values: $.0.05 < P < 0.1$; $*0.01 < P < 0.05$; ns: not significant

Discussion

The aim of this study was to assess the effects of increasing the proportion of overmature trees among mature trees in managed oak forests on (1) forest plot structural features and (2) assemblage composition and diversity of saproxylic beetles. Regarding this second aspect, we disentangled direct effects of plots dendrometric features and indirect mediated by potential changes in forest structural features. This analysis generates insights on potential effects of increasing diameter threshold for tree harvesting.

1. Increasing the proportion of overmature trees in mature high oak forest has a limited effect on forest plot structural features and saproxylic beetle diversity

Our results highlighted that increasing the proportion of overmature trees, for a given density of mature trees at the plot scale, had slight effects on forest plot structural features since only cavity

density showed a significant positive response. We hypothesize that the lack of significant changes for most microhabitats stems from the fact that the 70-80 cm DBH range (1) comes too early in the sylvigenetic cycle and (2) is too short for microhabitat ontogenesis to occur. Indeed, the emergence and development of many tree microhabitats is a slow and gradual process driven by mechanical heat-, lightning- or wind-induced damage (Gibbons et al. 2010). Older, larger trees are more likely to have been exposed to these events and therefore to bear a higher density of microhabitats. The gradual shift of tree DBH from 70 to 80 cm paradoxically seems sufficient to increase cavity density, whose slow ontogenesis is however well known (Speight 1989; Fan et al. 2003; Harper et al. 2005). For example, in Swedish oak pastures, Ranius et al. (2009) predicted a cavity occurrence probability of 50% on 250-year-old oak trees — reaching approximately 100 cm in DBH with a medium growth rate (1.8 mm year^{-1}). However, these authors also noted that cavities are generated at an earlier age in fast-growing trees, probably because of thicker branches occurring earlier whose shedding accelerates the emergence of cavities. Therefore, faster ontogenesis in French oak high forests due to higher growth rates (ca 2.5 mm year^{-1}) can potentially explain why we found increasing cavities density in our study. Nonetheless, this increase in cavities in forest plots did not result in significantly response of cavicolous beetles. A potential explanation is that the number of available cavities varied only from 0 to 4 cavities per ha which are smaller values over a narrower range than documented in old-growth forests (e.g. 25-55 cavity trees ha^{-1} in hardwood stands ; Fan et al. 2005). The weak variation in cavity density between our sampled plots can probably generate only weak effects on cavicolous beetles, which would require a larger study design to appear as significant (note that we detected marginal positive effects, both on the abundance and species richness, see supplementary material Fig. A3b).

By contrast, the increase in mature tree density enhanced microhabitat density which indirectly increased the abundance of rare species. Even if is not directly transferable, this result is conform with Larrieu and Cabanettes (2012) who underscored that one of the most significant diameter thresholds for increase microhabitat occurrence probability was a DBH about 70 cm for beech trees.

We did not find any effects of the proportion of overmature trees ($\text{DBH} \geq 80 \text{ cm}$) in 1-ha plot either on deadwood density or diversity. These results are consistent with Lassauce et al. (2013) who studied changes in stand structural complexity in French managed oak forests along an age gradient of successional stages from 160 to 300 years. Overall, they found no difference in deadwood density between mature stands aged from 160 to 220 years (equivalent to a DBH of ca 60 to 90 cm at a mean annual growth rate of 2.5 mm) whereas a significant difference was detected between mature and 300-year-old overmature stands (equivalent to a DBH of ca 120 cm).

2. Response of saproxylic beetles to forest plot structural features independently to increased overmature tree proportion

Forest plot structural features that were not influenced by the proportion of overmature trees had a significant effect on beetle communities in our study. Canopy openness was the strongest driver of the abundance and the species richness of saproxylic beetles (Fig. 3), except for fungicolous species (but even for the latter guild, marginal effects were detected; see supplementary material Fig. A3b). This effect of canopy is consistent with several previous studies (Ranius and Jansson 2000; Müller and al 2010; Widerberg et al. 2012). Deadwood features also lead to a significant change in functional species diversity but were not affected by the increase proportion of overmature trees. This suggests that gradually shifting tree DBH from 70 to 80 cm is not enough to significantly change these old-growth features. However, we emphasize that ecological variables measured in this study (proportion of overmature trees, density of mature trees and forest structural features) explained a small part of the variance among saproxylic beetle communities, both in composition analysis (i.e only 17 % of explained inertia; Table 2) and diversity analysis (marginal- R^2 of GLMMs < 0.25 — except for common and lignicolous species models; Table A3). This suggests that we may have missed important variables at the plot scale, such as microclimate, soil (fertility) conditions or even structural forest features (e.g. polypores on snags and large logs; Vuidot et al. 2011; Larrieu et al. 2012; Paillet et al. 2017). In addition, we measured dendrometric and structural features in a 1-ha plot which might not be the optimal spatial scale to test the response of beetle diversity. At last, our random effects may only partially capture ecological variables characterized at stand or forest scale, like admixture of tree species or management history.

3. The need for more diachronic studies to assess ecological effects of extended rotation

In order to evaluate the efficiency of a 10 cm DBH / 50 years extended rotation for saproxylic (beetles) species conservation, we built an "experimental" design to simulate the array of plots dendrometric features that may occur throughout the extension period. We hypothesized that the effects of increasing diameter threshold for harvesting boils down to reaching high values of the proportion of overmature trees. Thus, we used a spatial gradient of stand maturity (quantified by the proportion of overmature trees among mature trees) set up at forest 1-ha plot scale. This is of course an oversimplification because extended rotation, besides increase tree diameters, could also increase temporal continuity of habitats. Thus, the additional part of the sylvogenetic cycle should create a larger time period for saproxylic beetles to colonize habitat, which is crucial for poorly-dispersing species (Jonsell and Nordlander 2002; Dubois et al. 2009; Buse 2012). Assessing the implications of these effects calls for diachronic studies. However, the lack of long-

term monitoring schemes of forest plot structural features and associated wildlife hampers this kind of protocol. In France, a relevant design for diachronic study could benefit from "ageing islands" which were recently included in environmental recommendations for public forest management since 2009. Nevertheless, to date, none of these stands has reached the end of the extending rotation length (i.e. about 10 cm of DBH increase, or equivalently a delay of about 50 years before harvest). In this context, synchronic studies, comparing several forest stands characterized by different age, are more tractable. This type of study has already been carried out in France by Lassauce et al. (2013) in the Tronçais forest which has an exceptionally broad range of stand ages, including 300-year-old high oak stands. Yet, those old stages of high forest are scarce in France.

4. Efficiency of extended rotation for saproxylic biodiversity conservation: what are the prospects for further improvements?

In the light of our results, delayed diameter-limit cutting of 10 cm (i.e extending by about 50 years the rotation cycle) in high oak mature forest neither enhances saproxylic species diversity nor significantly affects species assemblage composition (both in terms of abundance and occurrence data). Considering that final harvesting in oak temperate forests traditionally occurs between 180 and 220 years (Lassauce et al. 2013), a 50-year rotation extension corresponds to only 22-27% of the forestry cycle duration. This is considerably less than the theoretical period suggested by Franklin et al. (1997) from an ecological perspective — i.e. 50-300 % in relation to standard harvesting age. Thus, the 50-year extended rotation of mature oak stands underlying the creation of "ageing islands" in France might be poorly efficient for saproxylic beetle conservation. Nevertheless, the weak effects we found, in particular the positive effect of pTrees80 on cavities density which in turn had a marginal positive effect on the abundance and richness of cavicolous species (see supplementary material, Fig. A3b) may suggest that an increase of diameter-limit cut above 10 cm could significantly foster beetle diversity. Although our study was not designed to identify the most appropriate diameter threshold, we propose that a DBH around 90 cm could be a relevant threshold, as suggested by Larrieu and Cabanettes (2012) for beech in montane beech-fir forests.

Extending rotation belongs to "land sharing" strategies, which aims at combining economic, ecological and social issues in managed forest areas (Edwards et al. 2014). This practice, which ultimately leads to harvesting all trees, remains much scarce in European. Indeed, forest management is currently much more focused on practices dedicated to the retention of old-growth attributes (Gustafsson et al. 2012; Fedrowitz et al. 2014), like Green Tree Retention patches (GTR, Gustafsson et al. 2010), where single trees or tree groups are left on felling areas and permanently excluded from the harvest. Furthermore, in recent years, a growing body of research

has emerged regarding the effects of "land sparing" strategies (see Paillet et al. 2010 for a review). It has been shown that management abandonment and, especially, the time since last harvest have positive effects on structural forest stand characteristics, both on deadwood (Hale et al. 1999; Lombardi et al. 2008; Silver et al. 2013) and tree microhabitats (Paillet et al. 2015b, 2017; Larrieu et al. 2017). More particularly, the amount of deadwood seems to increase quickly — i.e. after 30 years since last harvest (Bouget et al. 2014b). These results highlight the strong negative effect of management operations throughout the entire silvicultural cycle — i.e. repetitive thinning and sanitary cuts which systematically remove sick, dying and dead trees. Thus, in comparison with our results, long-term unmanaged forest stands may be more favorable for saproxylic biodiversity than rotation extension of few decades, as has already been suggested in previous studies (Silver et al. 2013; Bouget et al. 2014b; Roberge et al. 2015; Larrieu et al. 2017).

However, the efficiency of setting aside forest areas varies depending on the taxa group (Paillet et al. 2010), and particularly on the amount of substrate that is needed for the persistence of the target conservation species (Jonsson et al. 2006). Moreover, the cost-efficiency ratio depends on the time scale considered, growth rates and forest age; old stands especially are generally expensive to protect due to lost income from blocked harvesting (Ranius et al. 2016). More studies are necessary to directly assess and compare the long-term efficiency of land sharing (rotation extension) and land sparing (setting aside forest areas) strategies for biodiversity conservation (e.g. Ranius et al. 2016) by also including socio-economic criteria. This is a necessary steps towards implementing integrative and sustainable forest management plans (e.g. Bravo and Diaz-Balteiro 2004; Jonsson et al. 2010; Nghiem 2014; Roberge et al. 2016). In addition, these comparative studies should harbor a multi-taxonomic conservation perspective. Indeed, despite the fact that overmature and old-growth stands are known to host rich assemblages of epiphytic lichens (Kuusinen and Siitonen 1998), fungi (Penttilä et al. 2004), birds (Jokimäki and Solonen 2011) and bats (Humes et al. 1999), the benefits of diameter / age rotations extension have yet to be properly evaluated in various forest systems for these different taxonomic groups.

In order to significantly improve old growth forest structures (deadwood and most tree microhabitat availability), we suggest (1) much longer rotations, extended for more than 10 cm DBH / 50 years in mature oak forests, and (2) more extensive management practices in extended rotation stands. Moreover, as a complementary measure, it could be considered to restore and develop the "old-growthness" of forest by actively creating deadwood and microhabitats which could improve the habitat availability and structural complexity at stand and landscape scale (Bauhus et al. 2009). For example, creating large pieces of deadwood could be very hopeful to improve functional diversity of saproxylic beetles as suggested by the results of this study. Implementing these complementary measures simultaneously would be an intermediate

management regime — i.e. a compromise between currently recommended intensive forest management and the complete setting-aside of stands, which should result in a promising conservation strategy for saproxylic biodiversity.

References

- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol Lett* 9:683–693. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x
- Bates D, Maechler M, Bolker B, et al (2017) Package "lme4" - Linear Mixed-Effects Models using "Eigen" and S4. R-package version 1.1-15. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>
- Bauhus J, Puettmann K, Messier C (2009) Silviculture for old-growth attributes. *For Ecol Manage* 258:525–537. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.053
- Bollmann K, Braunisch V (2013) To integrate or to segregate: balancing commodity production and biodiversity conservation in European forests. In: Kraus D, Krumm F (eds) Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute, pp 18–31
- 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 (La Terre la Vie)* 63:33–36.
- Bouget C, Larrieu L, Brin A (2014a) Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol Indic* 36:656–664. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.09.031
- Bouget C, Parmain G, Gilg O, et al (2014b) Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Anim Conserv* 17:342–353. doi: 10.1111/acv.12101
- Bravo F, Diaz-Balteiro L (2004) Evaluation of new silvicultural alternatives for Scots pine stands in northern Spain. *Ann For Sci* 61:163–169. doi: 10.1051/forest
- Buse J (2012) "Ghosts of the past": Flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J Insect Conserv* 16:93–102. doi: 10.1007/s10841-011-9396-5
- Dubois GF, Vignon V, Delettre YR, et al (2009) Factors affecting the occurrence of the endangered saproxylic beetle *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) (Coleoptera: Cetoniidae) in an agricultural landscape. *Landsc Urban Plan* 91:152–159. doi: 10.1016/j.landurbplan.2008.12.009
- Edwards DP, Gilroy JJ, Woodcock P, et al (2014) Land-sharing versus land-sparing logging: Reconciling timber extraction with biodiversity conservation. *Glob Chang Biol* 20:183–191. doi: 10.1111/gcb.12353

- Fan Z, Shifley SR, Spetich MA, et al (2003) Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Can J For Res* 33:1481–1494. doi: 10.1139/x03-068
- Fan Z, Shifley SR, Spetich MA, et al (2005) Abundance and Size Distribution of Cavity Trees in Second-Growth and Old-Growth Central Hardwood Forests. *North J Appl For* 22:162–169.
- Fedrowitz K, Koricheva J, Baker SC, et al (2014) Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *J Appl Ecol* 51:1669–1679. doi: 10.1111/1365-2664.12289
- Franklin JF, Berg DR, Thornburgh DA, Tappeiner JC (1997) Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: Kohm KA, Franklin JF (eds) *Creating a forestry for the twenty-first century: The science of ecosystem management*. Island Press, Washington, D.C, pp 111–139
- Garnier E, Cortez J, Billes G, et al (2004) Pant functional markers capture ecosystem properties during secondary successsion. *Ecology* 85:2630–2637. doi: 10.1890/03-0799
- Gibbons P, McElhinny C, Lindenmayer DB (2010) What strategies are effective for perpetuating structures provided by old trees in harvested forests? A case study on trees with hollows in south-eastern Australia. *For Ecol Manage* 260:975–982. doi: 10.1016/j.foreco.2010.06.016
- Gossner MM, Lachat T, Brunet J, et al (2013) Current Near-to-Nature Forest Management Effects on Functional Trait Composition of Saproxylc Beetles in Beech Forests. *Conserv Biol* 27:605–614. doi: 10.1111/cobi.12023
- Grace JB (2006) *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Grove SJ (2002) Saproxylc insect ecology and the sustainable management of forests. *Annu Rev Ecol Syst* 33:1–23. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507
- Gustafsson L, Baker SC, Bauhus J, et al (2012) Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *Bioscience* 62:633–645. doi:10.1525/bio.2012.62.7.6
- Gustafsson L, Kouki J, Sverdrup-Thygeson A (2010) Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scand J For Res* 25:295–308. doi: 10.1080/02827581.2010.497495
- Hale CM, Pastor J, Rusterholz KA (1999) Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota, U.S.A. *Can J For Res* 29:1479–1489. doi: 10.1139/x99-076
- Harper MJ, McCarthy MA, Van Der Ree R (2005) The abundance of hollow-bearing trees in urban dry sclerophyll forest and the effect of wind on hollow development. *Biol Conserv* 122:181–192. doi: 10.1016/j.biocon.2004.07.003
- Humes ML, Hayes JP, Collopy MW (1999) Bat Activity in Thinned , Unthinned , and Old-Growth Forests in Western Oregon. *J Wildl Manage* 63:553–561.

- Janssen P, Fuhr M, Cateau E, et al (2017) Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biol Conserv* 205:1–10. doi: 10.1016/j.biocon.2016.11.021
- Jarret P., 2004. Chênaie atlantique, Coll. Guide des sylvicultures. Office National des forêts, Paris, 335 pp. ISBN: 2-84207-294-4
- Jokimäki J, Solonen T (2011) Habitat associations of bird species associated with old forests in managed boreal forests characterized by forest inventory data. *Ornis Fenn* 88:57–70.
- Jonsell M, Nordlander G (2002) Insects in polypore fungi as indicator species: A comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *For Ecol Manage* 157:101–118. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00662-9
- Jonsson M, Ranius T, Ekvall H, et al (2006) Cost-effectiveness of silvicultural measures to increase substrate availability for red-listed wood-living organisms in Norway spruce forests. *Biol Conserv* 127:443–462. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.004
- Jonsson M, Ranius T, Ekvall H, Bostedt G (2010) Cost-effectiveness of silvicultural measures to increase substrate availability for wood-dwelling species: A comparison among boreal tree species. *Scand J For Res* 25:46–60. doi: Doi 10.1080/02827581003620347
- Kenefic LS, Nyland RD (2005) Diameter-limit cutting and silviculture in Northern Hardwoods: a primer for landowners, practitioners, and policymakers. University of Maine Faculty Monographs. Book 110.
- Kuusinen M, Siitonen J (1998) Epiphytic Lichen Diversity in Old-Growth and Managed *Picea abies* Stands in Southern Finland. *J Veg Sci* 9:283–292.
- Laaksonen M, Peuhu E, Várkonyi G, Siitonen J (2008) Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos* 117:1098–1110. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16620.x
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305. doi: 10.1890/08-2244.1
- Laliberté E, Legendre P, Bill Shipley (2015) Package "FD" - Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. R-package version 1.0-12. <http://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>
- Larrieu L, Cabanettes A (2012) Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech–fir forests. *Can J For Res* 42:1433–1445. doi: 10.1139/x2012-077
- Larrieu L, Cabanettes A, Brin A, et al (2014) Tree microhabitats at the stand scale in montane beech–fir forests: Practical information for taxa conservation in forestry. *Eur J For Res* 133:355–367. doi: 10.1007/s10342-013-0767-1

- Larrieu L, Cabanettes A, Delarue A (2012) 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* 131:773–786. doi: 10.1007/s10342-011-0551-z
- Larrieu L, Cabanettes A, Goux N, et al (2017) Development over time of the tree-related microhabitat profile: the case of lowland beech–oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *Eur J For Res* 136:37–49. doi: 10.1007/s10342-016-1006-3
- Lassauce A, Larrieu L, Paillet Y, et al (2013) The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: Implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest. *Insect Conserv Divers* 6:396–410. doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00214.x
- Lefcheck J (2016a) Package "piecewiseSEM" - Piecewise Structural Equation Modeling. R-package version 1.2.1. <https://cran.r-project.org/web/packages/piecewiseSEM/piecewiseSEM.pdf>
- Lefcheck J (2016b) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol Evol* 7:573–579. doi: 10.1111/2041-210X.12512
- Lombardi F, Lasserre B, Tognetti R, Marchetti M (2008) Deadwood in Relation to Stand Management and Forest Type in Central Apennines (Molise, Italy). *Ecosystems* 11:882–894. doi: 10.1007/s10021-008-9167-7
- Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, et al (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol Conserv* 94:199–209. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00175-5
- Merganičová K, Merganič J, Svoboda M, et al (2012) Deadwood in Forest Ecosystems. In: Dr Juan A. Blanco (ed) *Forest Ecosystems - More than Just Trees*, InTech. pp 81–108
- Motta R, Berretti R, Castagneri D, et al (2010) Stand and coarse woody debris dynamics in subalpine Norway spruce forests withdrawn from regular management. *Ann For Sci* 67:803–803. doi: 10.1051/forest/2010040
- Müller J, Hothorn T, Pretzsch H (2007) Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *For Ecol Manage* 242:297–305. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.046
- Müller J, Noss RF, Bussler H, Brandl R (2010) Learning from a "benign neglect strategy" in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biol Conserv* 143:2559–2569. doi: 10.1016/j.biocon.2010.06.024
- Nghiem N (2014) Optimal rotation age for carbon sequestration and biodiversity conservation in Vietnam. *For Policy Econ* 38:56–64. doi: 10.1016/j.forpol.2013.04.001
- Nieto A, Alexander KNA (2010) *European Red List of Saproxylic Beetles*. Publications Office of the European Union, Luxembourg. 44 pp.

- Office National des Forêts (ONF) (2009) Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques. Instruction nationale INS-09-T-71 11 pp.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2017) Package "Vegan" - Community Ecology Package. R-package version 2.4-6. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Paillet Y, Archaux F, Boulanger V, et al (2017) Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *For Ecol Manage* 389:176–186. doi: 10.1016/j.foreco.2016.12.014
- Paillet Y, Bergès L, Hjältén J, et al (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv Biol* 24:101–112. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x
- Paillet Y, Coutadeur P, Vuidot A, et al (2015a) Strong observer effect on tree microhabitats inventories: A case study in a French lowland forest. *Ecol Indic* 49:14–23. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.08.023
- Paillet Y, Pernot C, Boulanger V, et al (2015b) Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. *For Ecol Manage* 346:51–64. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.037
- 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. doi: 10.1016/j.biocon.2003.12.007
- Ranius T, 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. doi: 10.1016/S0006-3207(00)00007-0
- Ranius T, Korosuo A, Roberge JM, et al (2016) Cost-efficient strategies to preserve dead wood-dependent species in a managed forest landscape. *Biol Conserv* 204:197–204. doi: 10.1016/j.biocon.2016.10.017
- Ranius T, Niklasson M, Berg N (2009) Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *For Ecol Manage* 257:303–310. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.007
- Regnery B, Paillet Y, Couvet D, Kerbiriou C (2013) Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *For Ecol Manage* 295:118–125. doi: 10.1016/j.foreco.2013.01.009
- Roberge JM, Lämås T, Lundmark T, et al (2015) Relative contributions of set-asides and tree retention to the long-term availability of key forest biodiversity structures at the landscape scale. *J Environ Manage* 154:284–292. doi: 10.1016/j.jenvman.2015.02.040
- Roberge JM, Laudon H, Björkman C, et al (2016) Socio-ecological implications of modifying rotation lengths in forestry. *Ambio* 45:109–123. doi: 10.1007/s13280-015-0747-4

- Sardin T (2008) *Chênaies continentales*, Coll. Guide des sylvicultures. Office National des forêts, Paris, 455 pp. ISBN: 978-2-84207-321-3
- Shipley B (2009) Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90:363–368. doi: 10.1890/08-1034.1
- Shipley B (2013) The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology* 94:560–564. doi: 10.1890/12-0976.1
- Silver EJ, D'Amato AW, Fraver S, et al (2013) Structure and development of old-growth, unmanaged second-growth, and extended rotation *Pinus resinosa* forests in Minnesota, USA. *For Ecol Manage* 291:110–118. doi: 10.1016/j.foreco.2012.11.033
- Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: Quality of dead wood matters. *For Ecol Manage* 174:365–381. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00061-0
- Speight MCD (1989) Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nat. Environ.* 42:1–79.
- Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG (2012) *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press
- Sverdrup-Thygeson A, Gustafsson L, Kouki J (2014) Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: Current status and perspectives. *Biodivers Conserv* 23:513–535. doi: 10.1007/s10531-014-0628-3
- Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol Conserv* 144:441–450. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.030
- Widerberg MK, Ranius T, Drobyshev I, et al (2012) Increased openness around retained oaks increases species richness of saproxylic beetles. *Biodivers Conserv* 21:3035–3059. doi: 10.1007/s10531-012-0353-8
- Winter S, Höfler J, Michel AK, et al (2015) Association of tree and plot characteristics with microhabitat formation in European beech and Douglas-fir forests. *Eur J For Res* 134:335–347. doi: 10.1007/s10342-014-0855-x

Supplementary material

Title

The larger, the better? Effects of delayed diameter-limit cutting on old-growth attributes and saproxylic beetle diversity in temperate oak forests

Journal

European Journal of Forest Research

Authors

Gwendoline Percel^{1, 2*}, Fabien Laroche¹, Christophe Bouget¹

Author's institutional affiliations

¹ National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (IRSTEA), “Forest Ecosystems” Research Unit, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

² National Forest Office (ONF), “Research, Development and Innovation” (RDI) department, boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

*Correspondence: Gwendoline Percel, Irstea, UR EFNO, team Biodiversity, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France. Email: gwendoline.percel@irstea.fr - Phone: +33(0)238956541

Appendix 1. Description of mature and over-mature oak trees variables across study plots

Appendix 2. Distribution of the four variables of deadwood volume declined by diameter (Large vs Small) and decay stages (Fresh vs Decayed)

Appendix 3. Details of saproxylic beetles diversity analysis by structural equation model

Appendix 4. Alternatives results of saproxylic beetle assemblage composition (Canonical Analysis of Principal Coordinate) based on occurrence saproxylic beetle data

Appendix 1

Description of mature and over-mature oak trees variables across study plots

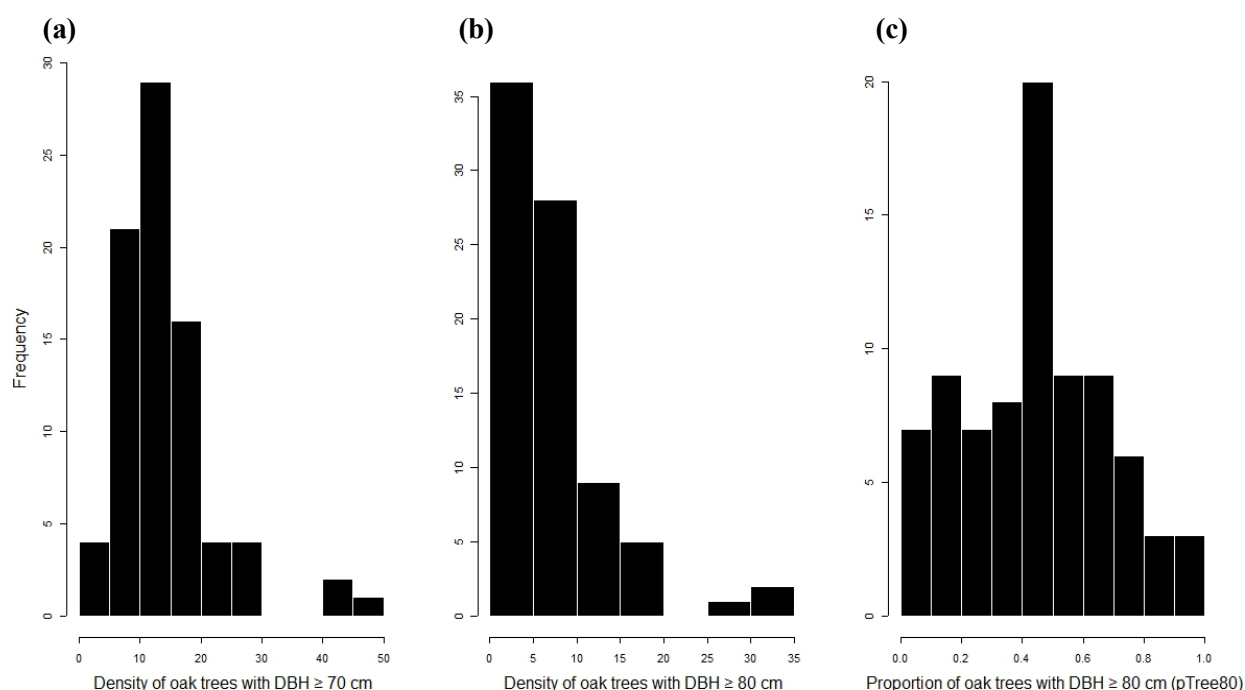


Fig. A1a Distribution among our 81 sampling 1-ha plots of (panel a) mature oak trees with DBH above 70 cm ($dTrees70$), (panel b) overmature oak trees with DBH above 80 cm ($pTrees80$), and (panel c) ratio between both quantities ($pTrees80$, $DBH \geq 80\text{cm}$ over $dTrees70$, $DBH \geq 70\text{cm}$). Values range from 1 to 46 trees in panel (a), from 0 to 33 trees per ha in panel (b), and from 0 to 1 in panel (c)

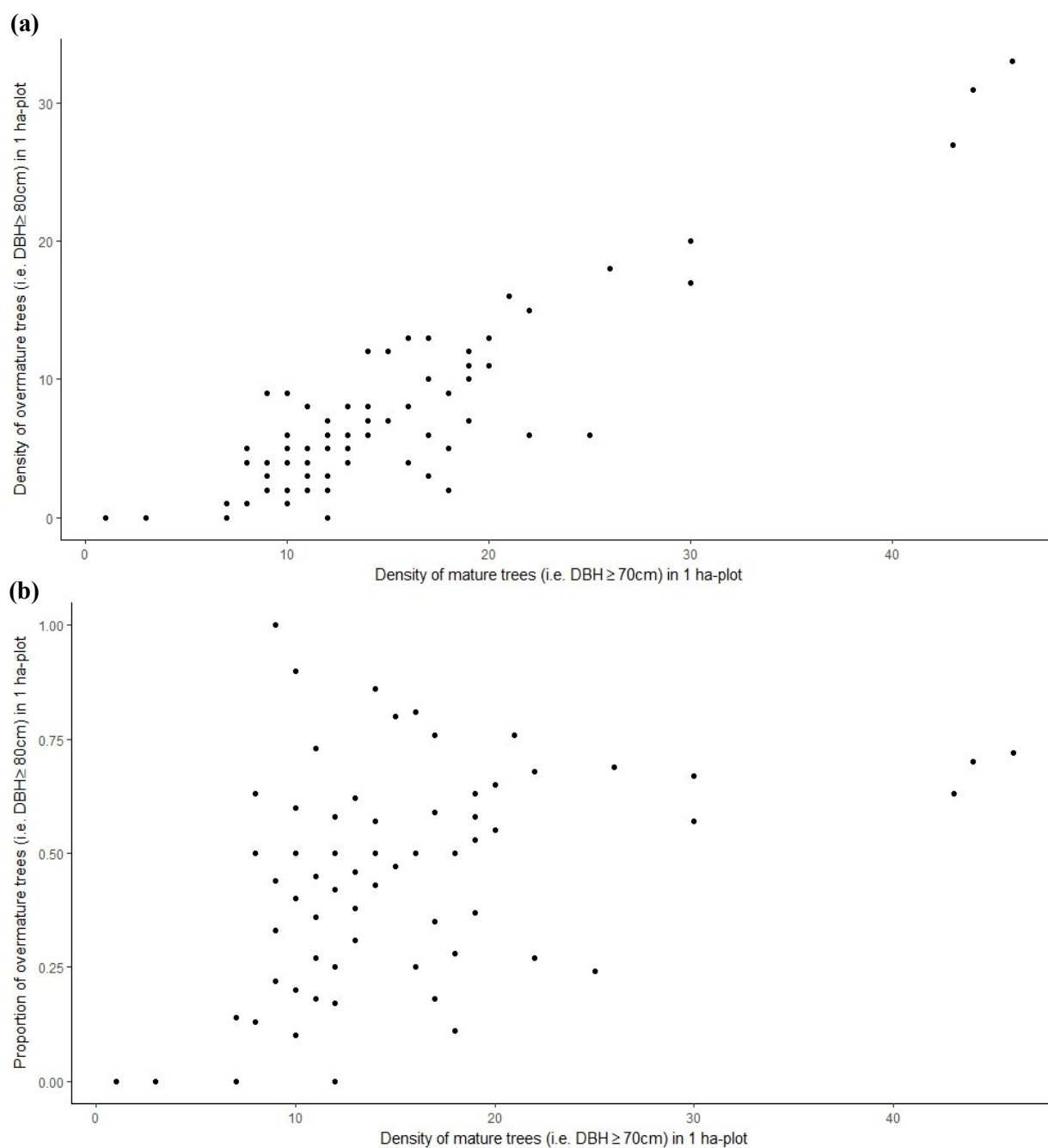


Fig. A1b Correlation among our 81 sampling 1-ha plots between (panel a) the density of mature ($dTrees70$) and overmature ($dTrees80$) oak trees and (panel b) between the density of mature ($dTrees70$) and the proportion of overmature ($pTrees80$) oak trees. Pearson correlation coefficient is 0.89 in panel (a) and 0.38 in panel (b)

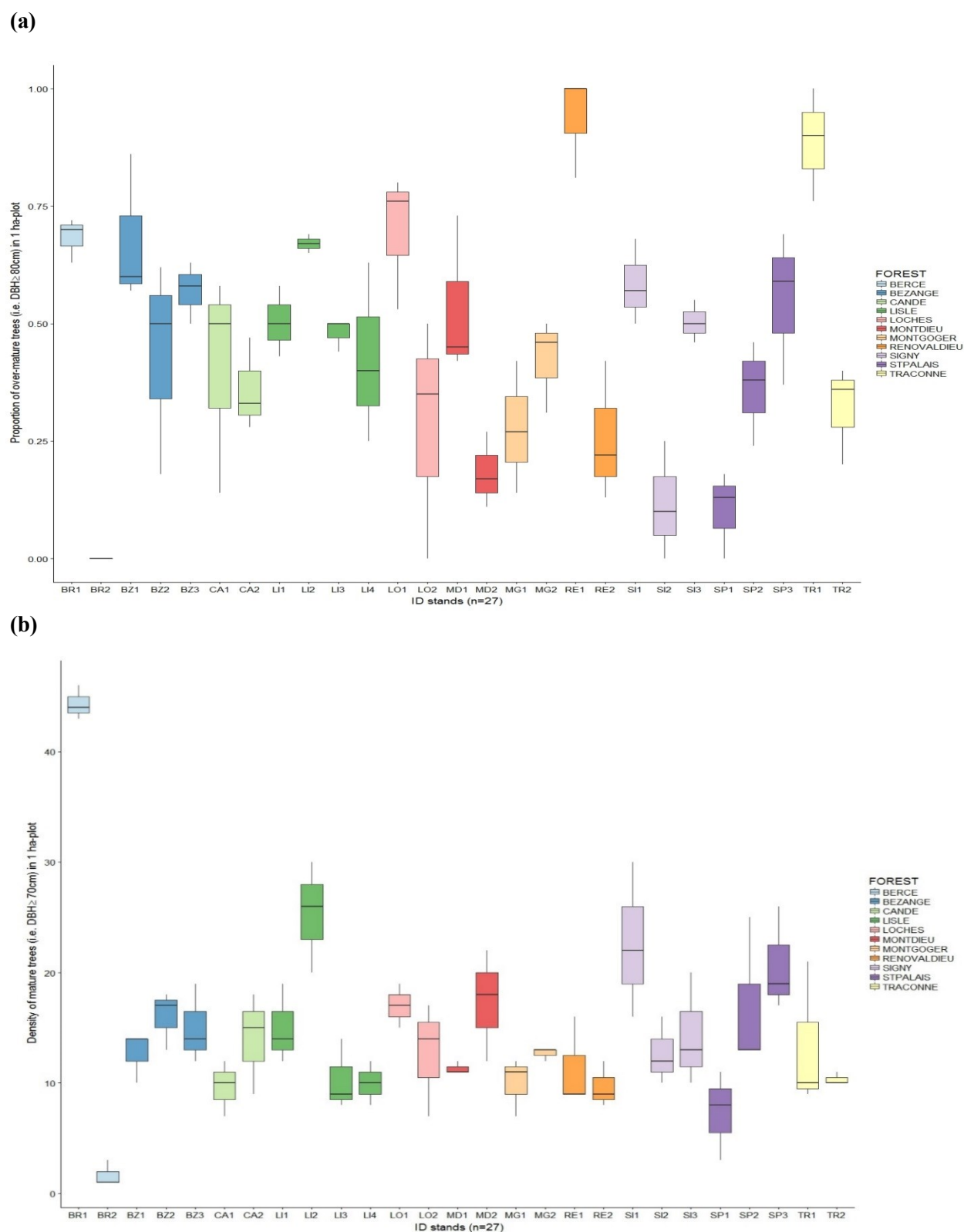


Fig. A1c Boxplot of (panel a) mature oak trees density ($dTrees70$) and (panel b) overmature oak trees proportion ($dTrees80$) in 1-ha plot, for each of the 27 sampling stands across the 11 forest studied

Appendix 2

Distribution of the four variables of deadwood volume declined by diameter (Large vs Small) and decay stages (Fresh vs Decayed)

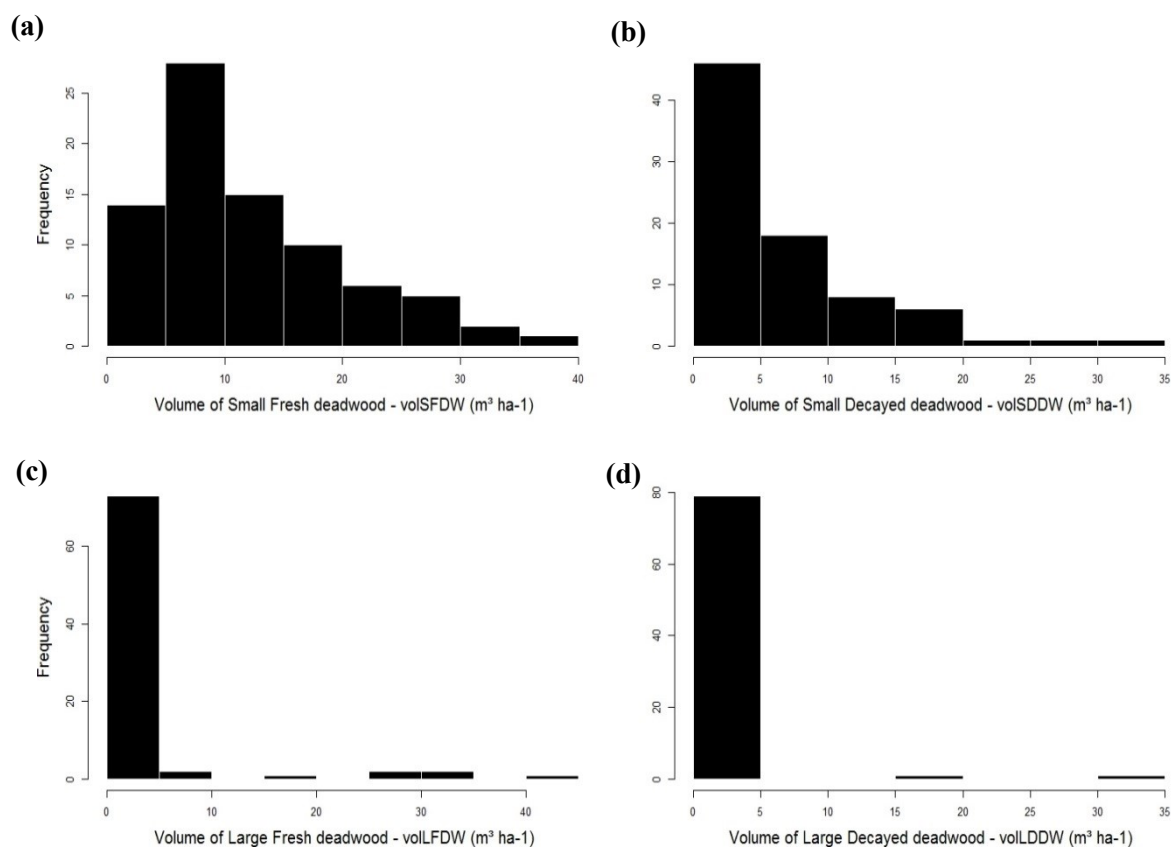


Fig. A2 Distribution among our 81 sampling 1-ha plots of the four deadwood volume variables declined by diameter and decay stage. Panel (a) Small-Fresh (volSFDW): values range from 0 to 36.74 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$. Panel (b) Small-Decayed (volSDDW): values range from 0 to 31.13 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$. Panel (c) Large-Fresh (volLFDW): values range from 0 to 40.84 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$. Panel (d) Large-Decayed (volLDDW): values range from 0 to 32.4 $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$.

Appendix 3

Details of saproxylic beetles diversity analysis by structural equation model

In each beetle diversity analysis (i.e. conservation status, microhabitat guilds and niche position in terms of preferred deadwood and forest canopy cover), we performed "piecewise SEM" (pSEM) which use the framework of generalized multilevel path diagram. This is flexible alternative to traditional variance-covariance based SEM because individual models can incorporate nested random structures and non-normal distributions (Shipley 2009; Lefcheck 2016b). In total, 28 models were calibrated in our study which can be divided into two sets of GLMMs. A first set of 12 GLMMs (i.e. first hierarchical level in path diagram; Figure 2) was used to describe the causal effect of plots dendrometric features on each forest plot structural features. A second set of 16 GLMMs (i.e. second hierarchical level in path diagram; Figure 2) was used to describe the causal effect of forest plot structural features variables on saproxylic beetles species diversity. For the latter set, we check multicollinearity among explanatory variables. Strong correlations were detected among deadwood variables (divDW and volDW; Pearson's $r > 0.6$) and among tree microhabitats variables (divTreMs and dTreMs; Pearson's $r = 0.6$). Consequently, we constructed a linear model of deadwood diversity (resp. tree microhabitat) using deadwood volume (resp. tree microhabitat density) as a predictor. We then used the residuals of this model as deadwood (resp. tree microhabitat) diversity variable in our analysis. In words, this amounts to controlling for volume of deadwood (resp. density of microhabitats) when measuring their diversity. Pearson's correlation coefficient and their significance are given in Table A3b.

For each GLMM, we selected gaussian, poisson or negative binomial distribution (lmer, glmer functions in lme4 R-package; Bates et al. 2017) according to the dependent and independent variables considered. Transformation of dependent variables was applied when necessary. For lmer, we checked graphically model assumptions with plot residuals against fitted values and quantile plot. For glmer with poisson distribution, overdispersion was inspected using "overdisp" function (sjstats R-package; Lüdtke 2017) and we changed to negative binomial distribution when it was found to be significant. For all GLMMs reported in path diagrams, response variables, selected distribution, predictor variables and two measures of goodness-of fit (marginal and conditional R^2) were described in Table A3a.

In each path diagram, we specified correlated errors between (i) all pairs of forest plot structural feature variables and (ii) all pairs of saproxylic beetle diversity variables because we were not interested in testing correlations within these two groups of variables but rather causal effects among these two groups.

Furthermore, because SEM is a confirmatory rather than an explanatory approach (Shipley 2009), some causal relationships between features forest plot and saproxylic beetle diversity were not included in path diagram, since we had no strong ecological assumptions. Regarding habitat guild analysis, we did not claim relationships between density of polypores and abundance — species richness of lignicolous and cavicolous beetles. Also, we did not claim relationships between density of cavities and abundance — species richness of lignicolous and fungicolous beetles. Finally, we did not claim relationships between density of tree crown deadwood and abundance — species richness of cavicolous and fungicolous beetles (Fig. A3b). Regarding niche position analysis, we did not claim relationships between all deadwood variables included in the path diagram (i.e. diversity and density applied by diameter and decay stage of deadwood) and CWM — FDIS associated to forest canopy cover preference (Fig. A3c). Regarding conservation status analysis, we have considered that all forest plot structural features variables have a potential effect on all saproxylic beetle diversity variables (Fig. A3a). Thus, all relationships have been claimed corresponding to saturated path diagram. Results of independence tests of these missing paths ("*sem.fit*" function - piecewiseSEM R-package; Lefcheck 2016a) confirmed the hypothesized independence between deadwood variables and CWM and FDIS associated to forest canopy cover preference. In contrast, for habitat guilds we found a significant positive effect of cavity density on fungicolous abundance and lignicolous species richness ($P < 0.01$). These significant missing paths could explained a low goodness-of-fit of habitat guilds analysis ($C = 52.57$, $P < 0.01$). By contrast, conservation status and quantitative niche position analysis which did not show significant missing paths, displayed a high goodness-of-fit ($C = 8.55$, $P = 0.74$ and $C = 27.97$, $P = 0.67$ respectively).

References

- Bates D, Maechler M, Bolker B, et al (2017) Package "lme4" - Linear Mixed-Effects Models using "Eigen" and S4. R-package version 1.1-15.
- Lefcheck J (2016a) Package "piecewiseSEM" - Piecewise Structural Equation Modeling. R-package version 1.2.1.
- Lefcheck J (2016b) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol Evol* 7:573–579. doi: 10.1111/2041-210X.12512
- Lüdtke D (2017) Package "sjstats" - Collection of Convenient Functions for Common Statistical Computations.
- Shipley B (2009) Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90:363–368. doi: 10.1890/08-1034.1

Table A3a Description of 28 generalized linear mixed models (GLMMs) used in each analysis (ID analysis): conservation status (CS), habitat guild (HG) and niche position (NP). All the variable names are defined at the bottom of the table. All models included three spatially nested random effects on the intercept: region ($n=2$), forest ($n=11$) and stand ($n=27$). For each model, we indicated dependent variable by specifying whether a transformation was applied, probability distribution and independent variables used. We also presented two measures of goodness-of-fit for each model: marginal (pseudo) R^2 which describes the proportion of variance explained by fixed factor(s) alone and conditional (pseudo) R^2 which describes the proportion of variance explained by both fixed and random factors

ID analysis	Dependent variables	Transformation of dependent variables	Probability distribution	Independent variables	(pseudo) R^2 marginal	(pseudo) R^2 conditional
CS, HG, NP	CANOP	$\log(CANOP / 1 - CANOP)$	gaussian	pTrees80 dTrees70	0.02	0.58
CS, HG, NP	r.divDW	No	gaussian	pTrees80 dTrees70	0.04	0.33
CS, HG	volDW	$\log(volDW + 1)$	gaussian	pTrees80 dTrees70	<0.01	0.01
NP	volSFDW	$\log(volSFDW + 1)$	gaussian	pTrees80 dTrees70	0.02	0.20
NP	volSDDW	$\log(volSDDW + 1)$	gaussian	pTrees80 dTrees70	<0.01	0.15
NP	occlFDW	No	binomial	pTrees80 dTrees70	0.01	0.05
NP	occlDDW	No	binomial	pTrees80 dTrees70	0.04	0.16
CS	r.divTreMs	No	gaussian	pTrees80 dTrees70	0.01	0.37
CS	dTreMs	No	poisson	pTrees80 dTrees70	0.42	0.82
HG	dCAV	No	poisson	pTrees80 dTrees70	0.15	0.30
HG	dFUN	No	poisson	pTrees80 dTrees70	0.06	0.14
HG	dTC.DW	No	poisson	pTrees80 dTrees70	0.32	0.66
CS	ABrar	No	poisson	CANOP r.divDW	0.16	0.71
CS	SRrar	No	poisson	CANOP r.divDW	0.08	0.33
CS	ABcom	No	neg. bin.	CANOP r.divDW	0.44	0.94
CS	SRcom	No	poisson	CANOP r.divDW	0.20	0.60
HG	ABcav	No	neg. bin.	pTrees80 dTrees70	0.22	0.80
HG	SRcav	No	poisson	pTrees80 dTrees70	0.19	0.28
HG	ABfun	No	neg. bin.	pTrees80 dTrees70	0.18	0.89
HG	SRfun	No	poisson	pTrees80 dTrees70	0.09	0.17
HG	ABlig	No	neg. bin.	pTrees80 dTrees70	0.47	0.93
HG	SRlig	No	poisson	pTrees80 dTrees70	0.16	0.56
NP	CWMdiam	No	gaussian	CANOP r.divDW	0.07	0.82
NP	FDISdiam	No	gaussian	volSFDW volSDDW	0.03	0.83
NP	CWMdecay	No	gaussian	CANOP r.divDW	0.02	0.68
NP	FDISdecay	No	gaussian	volSFDW volSDDW	0.09	0.36
NP	CWMcanopy	No	gaussian	volSFDW	0.01	0.83
NP	FDIScanopy	No	gaussian	CANOP	0.06	0.40

RARS: conservation status, MH: discrete habitat guilds, DDC: diameter-decay-canopy niche position, pTrees80: proportion of overmature oak trees with DBH ≥ 80 cm, dTrees70: density of mature oak trees with DBH ≥ 70 cm, CANOP: canopy openness ratio, divDW: diversity of deadwood (residuals), volDW: volume of deadwood, volSFDW: volume of small fresh deadwood, volSDDW: volume of small decayed deadwood, occlFDW: occurrence of large fresh deadwood, occlDDW: occurrence of large decayed deadwood, divTreMs: diversity of all tree microhabitats (residuals), dTreMs: density of all tree microhabitats, dCAV: density of cavities, dFUN: density of fruiting bodies of saproxylic fungi, dTC.DW: density of tree crown deadwood, ABrar: rare species abundance, SRrar: rare species richness, ABcom: common species abundance, SRcom: common species richness, ABcav: cavicolous species abundance, SRcav: cavicolous species richness, ABfun: fungicolous species abundance, SRfun: fungicolous species richness, ABdiam: lignicolous species abundance, SRdiam: lignicolous species richness, CWMdiam: community-weighted means of deadwood diameter niche, FDISdiam: functional dispersion of deadwood diameter niche, CWMdecay: community-weighted means of deadwood decay niche, FDISdecay: functional dispersion of deadwood decay niche, CWMcanopy: community-weighted means of canopy cover niche, FDIScanopy: functional dispersion of canopy cover niche

Table A3b Pearson's correlations among (a) all forest plot structural feature variables and (b) saproxylic beetle diversity variables. All the variable names are defined at the bottom of the table A3a. Correlation coefficient values in bold are significant. Empty cells indicate that correlations has not been calculated because pairwise of variables have never been present in the same path diagram

(a)

	CANOP	divDW	volDW	volSFDW	volSDDW	occLFDW	occLDDW	divTreMs	dTreMs	dCAV	dFUN	dTC.DW
CANOP	1	*	*	ns	ns	**	*	ns	ns	ns	ns	ns
divDW	-0.28	1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
volDW	0.23	0.04	1					ns	ns	ns	ns	ns
volSFDW	-0.19	0.12		1	ns	**	ns					
volSDDW	-0.09	0.20		0.05	1	ns	ns					
occLFDW	0.33	<0.01		0.36	0.01	1	ns					
occLDDW	0.22	0.01		0.16	0.17	0.15	1					
divTreMs	0.21	0.03	0.06					1	ns			
dTreMs	-0.02	<-0.01	0.12					0.05	1			
dCAV	-0.15	-0.09	0.09							1	*	ns
dFUN	0.03	-0.03	-0.04							0.27	1	ns
dTC.DW	-0.13	0.04	0.02							0.12	0.08	1

(b)

	ABrar	ABcom	SRrar	SRcom	ABcav	ABfun	ABlig	RScav	RSfun	RSlig	CWMdiam	CWMdecay	CWMcanopy	FDISdiam	FDISdecay	FDIScanopy
ABrar	1	**	***	***												
ABcom	0.31	1	***	***												
SRrar	0.75	0.45	1	***												
SRcom	0.40	0.77	0.51	1												
ABcav					1	ns	ns	***	ns	ns						
ABfun					0.05	1	ns	ns	***	**						
ABlig					0.07	0.16	1	ns	ns	***						
RScav					0.82	0.06	0.20	1	ns	ns						
RSfun					0.10	0.86	0.18	0.08	1	***						
RSlig					0.05	0.35	0.74	0.17	0.43	1						
CWMdiam											1	***	***	***	***	**
CWMdecay											0.54	1	ns	ns	***	**
CWMcanopy											0.37	0.13	1	***	ns	***
FDISdiam											-0.58	-0.05	-0.48	1	ns	*
FDISdecay											0.47	0.38	0.04	0.11	1	*
FDIScanopy											0.33	0.30	0.58	-0.23	0.22	1

P-value * 0.01<P<0.05; ** 0.001<P<0.01; *** P<0.001; ns: no significant

Fig. A3a Missing paths for each beetles diversity analysis: (a) conservation status, (b) habitat guilds and (c) niche position. All the variable names are defined at the bottom of the table A3a. Each arrows corresponds to a missing path in our SEM analysis. Grey arrows correspond to missing paths with non significant effects. Black arrows represent missing paths with significant effects (p -value is indicated using * for $p < 0.05$ and ** for $p < 0.01$) and width is then proportional to the magnitude. Regression coefficients (reported as numbers associated to arrows), scaled by means and standard deviations, were estimated from FULL P-DIAG for habitat guilds analysis (see material and methods section). Figure was drawn and edited in Inkscape

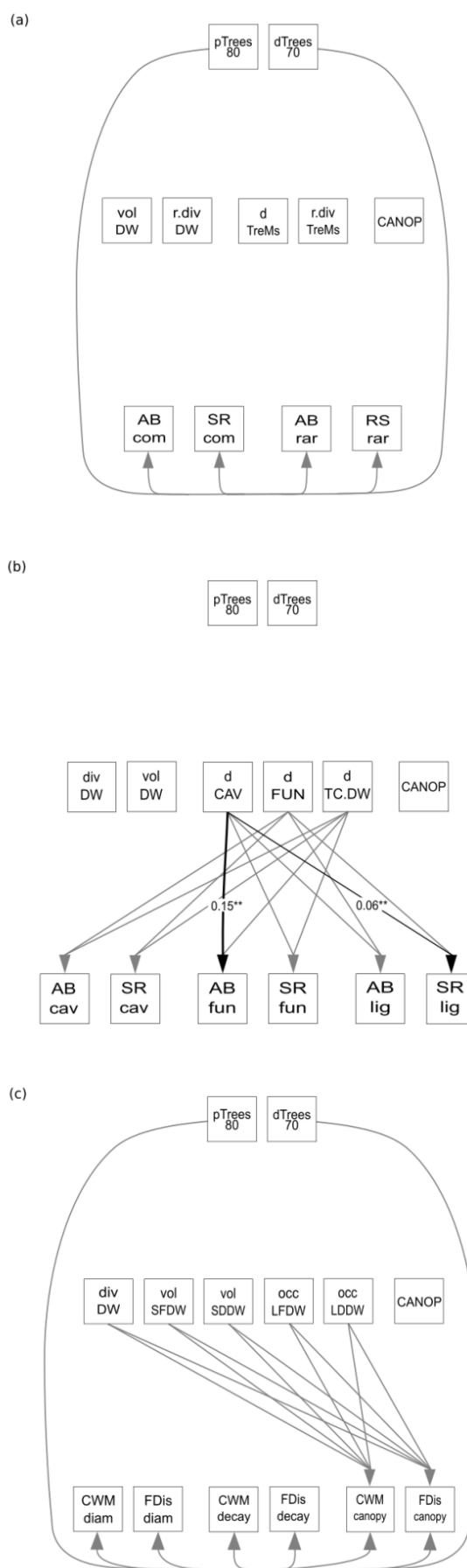
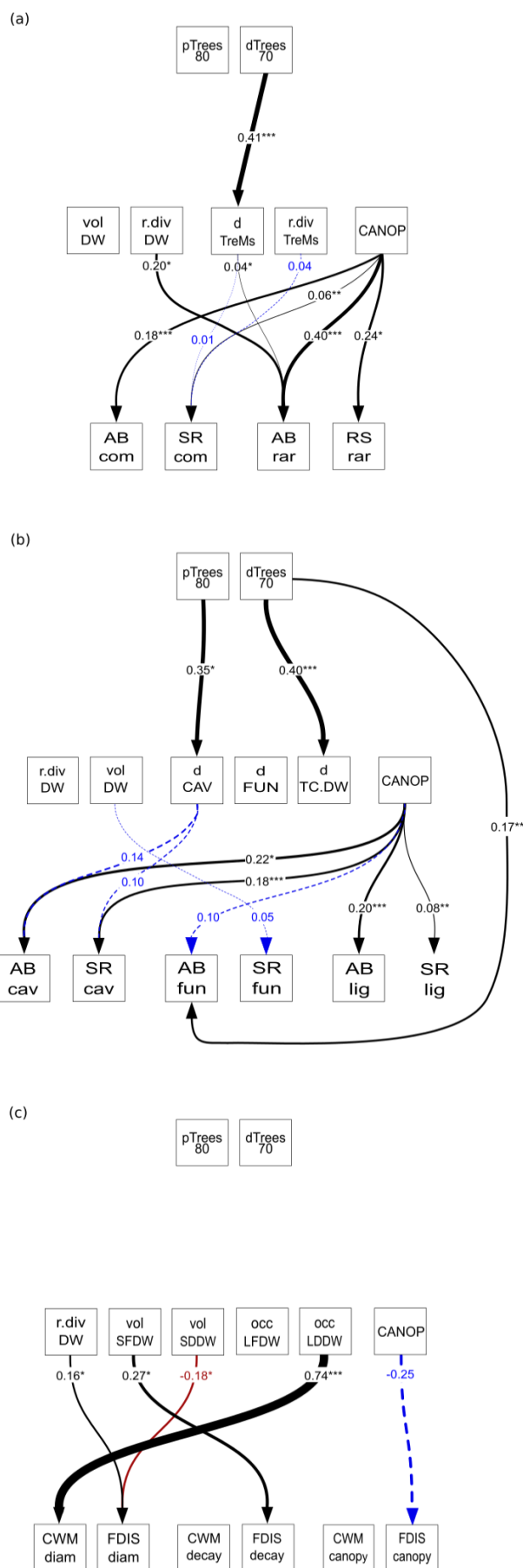


Fig. A3b Path diagram representing significant and marginal direct/indirect effects of plots dendrometric features (pTrees80 and dTrees70) on saproxylic beetle diversity for each of three analyses based on ecological traits: (a) conservation status, (b) habitat guilds, and (c) niche position. All the variable names are defined at the bottom of the table A3a. Regression coefficients (reported as numbers associated to arrows), scaled by means and standard deviations, were estimated from PARTIAL P-DIAG for conservation status and niche position; from FULL P-DIAG for habitat guild traits analysis (see material and methods section). A solid black arrow represents positive significant effect, a solid red arrow a negative significant effect and a dotted blue arrow a marginal effect. Arrows width is proportional to the magnitude of the effect. Figure was drawn and edited in Inkscape



Appendix 4

Alternatives results of saproxylic beetle assemblage composition (Canonical Analysis of Principal Coordinate) based on occurrence saproxylic beetle data

Table A4 Marginal contribution of spatial (region, forest, stand) and ecological variables including plots dendrometric features (pTrees80, dTrees70) and forest structural features, as well as joint contribution of ecological variables on the changes in saproxylic beetle assemblage composition (Canonical Analysis of Principal Coordinates based on between-plot Jaccard distance matrix)

		% total inertia	% CI
Residuals		72.29	
Spatial variables	Region Forest Stand	9.89	
Ecological variables		17.82	
<i>Dendrometric features</i>	Proportion of overmature trees (pTrees80)	6.31	
	Density of mature trees (dTrees70)	9.18	**
<i>Structural forest features</i>	Canopy openness	8.24	*
	Diversity of deadwood	8.59	*
	Volume of deadwood	5.99	ns
	Volume of small fresh deadwood	6.23	ns
	Volume of small decayed deadwood	4.77	ns
	Occurrence of large fresh deadwood	5.63	ns
	Occurrence of large decayed deadwood	6.68	ns
	Diversity of TreMs	6.37	ns
	Density of TreMs	7.02	ns
	Density of cavities	5.73	ns
	Density of saproxylic fungi	6.98	ns
	Density of tree crown deadwood	6.24	ns
<i>Joint effect (residual)</i>		7.02	

% CI: relative contribution to constrained inertia. P-values: * $0.05 < P < 0.1$; ** $0.01 < P < 0.05$; ns: not significant

Annexe 2

Annexe 2. Article 2 « Scale-dependent response of saproxylic beetles to landscape structure depends on habitat stability »

Journal

Landscape Ecology (under review)

Authors

Gwendoline Percel^{1,2*}, Fabien Laroche¹, Christophe Bouget¹

Author's institutional affiliations

¹ National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (IRSTEA), “Forest Ecosystems” Research Unit, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

² National Forest Office (ONF), “Research, Development and Innovation” (RDI) department, boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

*Correspondence: Gwendoline Percel, Irstea, UR EFNO, team Biodiversity, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France. Email: gwendoline.percel@irstea.fr - Phone: +33(0)238956541

Acknowledgments

We are grateful to Carl Moliard and Benoit Nusillard for their considerable field assistance. Our grateful thanks are also extended to Thierry Noblecourt, Fabien Soldati, Thomas Barnouin and Guilhem Parmain, as well as Oliver Rose (Ciidae), Yves Gomy (Histeridae) and Benoit Nusillard (Latriidae, Curculionidae), for their valuable contribution to insect identification. We are also grateful to the agents from the National Forest Office involved in this project, particularly Vincent Boulanger, Michel Leblanc and Marguerite Delaval for their assistance in the project logistics and the provision of forest management data, as well as Nicolas Caillé and Nicolas Hilt for insect trap collection. We thank Laurent Larrieu for his helpful advice in field sampling of tree microhabitats and Vicki Moore for checking the English language. This work was funded by the National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (IRSTEA) and the National Forest Office (ONF).

Abstract

Context

Species conservation at the landscape scale is strongly dependent on species ability to track the spatio-temporal dynamics of their habitat. In forests, the changing mosaic of old-growth attributes generated by management planning may cause within-forest habitat fragmentation for associated species.

Objectives

Saproxylic beetle dispersal guilds, defined according to their habitat stability, are expected to respond to landscape structure at different spatial scales. We aimed at evaluating the multi-scale effects of habitat amount and aggregation on such dispersal guilds.

Methods

After mapping the predicted density of three major saproxylic habitats (tree cavities, perennial polypores, deadwood) in a French deciduous forest, we sampled and analyzed beetle dispersal guilds as related to landscape structure at three nested spatial scales (500-ha, 26-ha, 1-ha).

Results

The multi-scale effects of habitat amount and aggregation on α -diversity depended on species dispersal abilities. In line with the habitat-stability conceptual framework, poorly-dispersing species associated with stable habitats (e.g. cavities) responded to the landscape structure at small spatial scales, whereas intermediate-dispersing saproxylophagous beetles responded at a larger scale, and highly-dispersing xylophagous species, associated with ephemeral substrates, did not respond at any scale. At the 500-ha landscape scale, habitat aggregation, independently of habitat amount, significantly increased plot occupancy rate while decreasing β -diversity only for saproxylophagous beetles.

Conclusions

We found that the positive effects of increasing habitat aggregation on dispersal guilds are strongly scale-dependent. This supports the idea that conservation area locations and spatial patterns should be adjusted to the dispersal abilities of the target species.

Keywords

Fragmentation; Habitat amount; Habitat aggregation; Species dispersal; Forest management

Introduction

Anthropogenic fragmentation, induced by the expansion of human activities, is currently considered a major cause of biodiversity loss (Haddad et al. 2015) and has fostered a constantly growing research effort in conservation biology for the last few decades (Tscharntke et al. 2012; Fardila et al. 2017). One of the central issues under study is how to disentangle the relative importance of habitat amount and configuration, which both underpin the fragmentation process (Fahrig 2003; Prugh et al. 2008). While habitat loss is widely recognized to have a strong negative effect on species diversity (Fahrig 1997; Jackson and Fahrig 2016), the effect of habitat configuration — i.e. fragmentation *per se* is a more controversial issue (Fahrig 2017). Recently, some authors have suggested that decreasing habitat aggregation poses an additional threat to biodiversity, particularly below a “critical threshold” of habitat amount (Swift and Hannon 2010) corresponding to low (Hanski 2015) or moderate values of habitat in landscape (Villard and Metzger 2014).

In primeval forest ecosystems, deadwood (DW) and tree-related microhabitats (TreMs) are continuously created through natural disturbances, ensuring a spatial and temporal continuity of habitats for associated saproxylic species (Larrieu et al. 2014b). In temperate managed forests, the distribution of these old-growth attributes is modified due to intensive forest exploitation. At the local scale, silvicultural operations (i.e. repetitive thinning, sanitary and final cutting with total or partial harvesting of mature trees) lead to a simplification of forest stand dynamics, structure and composition (Laaksonen et al. 2008), thus reducing DW and TreM density and diversity (Lombardi et al. 2008; Larrieu et al. 2012, 2014a; Bouget et al. 2014). At the landscape scale, managed forest areas can be viewed as a mosaic of blocks (stands), relatively uniform in size and shape, and characterized by more or less intensive forestry practices and different dominant tree species and diameter classes. Each stand could, however, provide habitats, though varying widely in terms of quantity and diversity, for saproxylic species. As a result, it seems difficult to distinguish habitat patches *versus* non-habitat matrix (Boutin and Hebert 2002). Nevertheless, the spatial arrangement of the stand patchwork prescribed by forest management planning generates spatial and temporal heterogeneity of old-growth attributes, which can be a source of within-forest habitat fragmentation for many saproxylic species. However, the effect of landscape structure on saproxylic organisms — including beetles — is still poorly understood, particularly at large scales (see review in Sverdrup-Thygeson et al. 2014), partly because field surveys of old-growth attributes (DW, TreMs) are costly and time-consuming and are therefore rare (Müller and Bütler 2010).

Dispersal ability is considered to be one of the most important mechanisms explaining response to landscape structure at species (Hanski 1999) and species community level (Cadotte 2006).

Indeed, highly dispersive organisms should be able to move freely across the landscape to colonize new habitats and reduce the risk of extinction due to gene flow. However, little information is currently available concerning saproxylic beetle dispersal, mainly due to methodological challenges combined with the high cost to obtain an estimate at the species level (review in Feldhaar and Schauer 2018; Komonen and Müller 2018). Indirect cues about dispersal may contribute to overcoming this empirical limitation. Studies focusing on understanding saproxylic species response mechanisms to fragmentation have frequently used body size (e.g. Brin et al. 2016, Janssen et al. 2017) or wing size (e.g. Gibb et al. 2006a; Bouget et al. 2015) as a proxy for flight performance, and therefore as a measure of the species sensitivity to fragmentation. However, these morphological traits could be correlated with many other life-history traits and could lead to ambiguous and confounding responses; this has already been pointed out for body size (Davies et al. 2000; Ewers and Didham 2006). Another, more theoretically substantiated, indirect approach consists in using species habitat features (stability and predictability) in order to ordinate dispersal abilities. Indeed, the habitat-stability conceptual model (Southwood 1977; Travis and Dytham 1999) suggests that species associated with spatially and temporally ephemeral habitats, including early-successional habitats, are expected to harbor better long-distance dispersal abilities than species living on more common and/or persistence substrates. This conceptual framework appears particularly relevant for saproxylic species, which live on ephemeral range of ephemeral, decaying microhabitats. For example, hollow trees are generally considered to be stable habitats, with a persistence of up to a century in some contexts (Ranius et al. 2009), while the fruiting bodies of wood-decaying fungi are more short-lived habitats with a life time estimated at only a few decades for perennial species such as *Fomes* sp. (Stokland et al. 2012). Therefore, maintaining populations at landscape scale will depend mainly on the ability of organisms to track the spatio-temporal dynamics of their habitat — i.e. metapopulation habitat-tracking (Thomas 1994). Based on these expectations, Nordén and Appelqvist (2001) suggested a species dispersal gradient — from perennial stayer to tracking-colonist species (from respectively low to high dispersal ability) — in order to identify indicator species for forest continuity.

Variations in dispersal ability underlying a different landscape perception (D'Eon et al. 2002; Betts et al. 2014) should lead to contrasting species responses to landscape structure at different spatial scales (Miguet et al. 2016). Previous studies have already found that saproxylic beetles responded to landscape structure at various spatial scales; however, these studies have usually been limited to a few species and have focused on taxonomical (e.g. 12 species of Cerambycidae; Holland et al. 2004) or ecological groups based on host tree preferences (e.g. 16 oak-dependent saproxylic species; Bergman et al. 2012) making it difficult to infer a relationship with species dispersal ability. As a consequence, current understanding of saproxylic beetle response

mechanisms to landscape structure at multiple spatial scales according to their dispersal abilities is still limited (Sverdrup-Thygeson et al. 2014).

The objective of this study was to evaluate how landscape structure (habitat amount and aggregation) at different spatial scales within a managed temperate forest in France affects four species guilds (cavicolous, fungicolous, saproxylophagous and xylophagous) representative of a dispersal gradient induced by the degree of stability of their respective habitats (i.e. cavities, perennial polypores, decaying deadwood and fresh deadwood). Using a hierarchical study design nesting three spatial scales (1-ha plot, 26-ha buffer, 500-ha landscape window), we addressed the following three questions: (i) Is the α -diversity (plot scale) of saproxylic beetles affected by the landscape structure in terms of amount and/or aggregation of habitats? (ii) Do differences in the relative dispersal abilities among the four ecological groups of saproxylic beetles induce a response to landscape structure at various spatial scales? (iii) In addition to α -diversity, does habitat aggregation — measured independently of amount — have an effect on β -diversity (i.e. diversity metrics between plots within a given landscape window) and/or on γ -diversity (diversity metrics in the window)?

We hypothesized that species associated with stable habitats such as cavities would respond to the landscape structure at small spatial scales due to their expected low dispersal abilities, whereas species associated with more ephemeral habitats, such as fresh deadwood, would respond to larger spatial scales due to their greater dispersal ability. In addition, we assumed that habitat aggregation within a landscape window would have a negative effect on β -diversity but a positive effect on γ -diversity due to a dominant process of species nestedness — i.e. in windows with well-aggregated habitats, both weakly and highly dispersive species would manage to persist in the landscape.

Materials and methods

1. General description of the studied forest

The study was carried out in the French lowland temperate forest of Compiègne, 14,382 ha in area dominated by deciduous tree species (91%), particularly *Fagus sylvatica* (41%), *Quercus robur* (20%), and *Q. petraea* (7%) often mixed with *Caprinus betula*. Most of the forest is managed under an even-aged silvicultural regime, with “mature” (i.e. $50 < \text{DBH} < 70$ cm) and “overmature” (i.e. $\text{DBH} > 70$ cm) stands representing respectively 30% and 5% of its area. The spatial heterogeneity of saproxylic habitat has been increased by conservation legacies (strict reserves and hunting reserves) and recent catastrophic events (storms, drought-induced decline), making the Compiègne forest a relevant study area for the effects of landscape structure on beetle diversity.

2. Spatial distribution of saproxylic beetles habitats at forest scale

The objective was to obtain a distribution map of the microhabitats used by saproxylic beetles (hereafter called “habitats”) over the entire forest, at the highest spatial resolution possible. For this purpose, we computed a statistical model (GLM) calibrated on field surveys (687 plots of 0.28 ha) according to eight forest stand predictors (five silvicultural and three ecological factors) to predict the availability of three main habitats: (i) cavities, (ii) fruiting bodies of saproxylic fungi (perennial polypores), and (iii) deadwood — each including several elementary microhabitats. We restricted the mapping to dominant deciduous stands in the Compiègne forest. We did not model coniferous stands where habitat amount was considered null. This procedure provided a raster distribution map of predicted density for each saproxylic habitat over the entire forest (see online supplementary material Annexe 2, Appendix 1 for an extensive description of saproxylic habitats, selected models, and distribution maps).

3. Computation of connectivity indices and landscape selection procedure

Over the entire forest area, we used the “sliding windows” method with a gap of 150 m in order to compute two indices of landscape structure: a habitat amount index (AMOUNT) and an aggregation index (AGGREG). Since it was not possible to apply this procedure for each saproxylic habitats, we have preliminary carried out a grouping based on the strong collinearity between some habitats (see details on cluster analysis in online supplementary material, Annexe 2, Appendix 2). Two habitat clustering (hereafter called “habitat networks”) was identified: (i) cavities and (ii) deadwood plus polypores. AMOUNT was calculated by summing the carrying capacity value (a) of each pixel included in the window (Eq. 1).

$$(\text{Eq. 1}) \text{ AMOUNT} = \sum_{i=1}^n a_i$$

The carrying capacity (a) was obtained by summing the occurrence probability (range values from 0 to 1) for each habitat included in the network. For cavities, for example, we cumulated the occurrence probability of trunk-base rot-hole, trunk rot-hole and woodpecker breeding cavities (see online supplementary material, Annexe 2, Appendix 2 for details). Carrying capacity therefore corresponds to the average number of habitats expected in each pixel and reflects each pixel’s potentiality to provide saproxylic habitats (i.e. measurement of the quality of each pixel).

AGGREG was calculated based on the connectivity probability index (PC, Saura and Pascual-Hortal 2007) derived from graph theory. This index makes it possible to calculate the connections between two habitat patches (pixel i and j) within a landscape and a certain habitat amount, taking into account the carrying capacity of all the pairs of habitat pixels ($a_i \times a_j$) weighted by dispersal probability (p_{ij}) (Eq. 2).

$$(Eq. 2) \text{ AGGREG} = \frac{\sum_{i=1}^n a_i \times \sum_{j \neq i} a_j \times p_{ij}(D)}{AMOUNT^2}$$

This probability is equivalent to the probability that two individuals randomly drawn from the study area will come into contact. The dispersal kernel is expressed via an inverse function (D), which takes into account both the Euclidean distance between the pairs of pixels (d_{ij}) and a dispersal parameter (α) used to calibrate the decrease of the curve (Eq. 3).

$$(Eq. 3) \ D = \frac{1}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\alpha}\right)}$$

Following the conceptual model proposed by Villard and Metzger (2014), we selected landscape windows of 500 ha (2.25×2.25 km) contrasted in terms of habitat aggregation but similar in habitat amount, which was fixed at an intermediate level within the existing range in the Compiègne forest (see online supplementary material, Annexe 2, Appendix 2 for a detailed description of the selected windows). Overall, sixteen landscape windows were selected — eight for the cavity network and eight for the deadwood-polypore network. In addition, we ensured that the selected windows within each habitat network were distributed over the entire forest. Since analyses were conducted independently, window overlap between habitat networks was allowed (Fig. 1).

4. Saproxylic beetle sampling design

Inside the 3×3 km (300 ha) central area of the 16 selected 500-ha landscape windows, six 1-ha sampling plots were set up in oak or beech mature high forest stands (i.e. dominant trees with DBH > 60 cm). On each plot, two unbaited transparent flight-interception traps (Polytrap™, E.I.P, Toulouse, France) were installed, one with and one without the central part colored in black (Bouget et al. 2008a). The traps were set approximately 1.5 m above the ground and 20-40 m from each other. Four monthly samples were collected from April to August 2016, and all the samples from each plot were pooled before analysis. Forty-eight sampling plots were set up in each habitat network; however, since some plots were used for both networks due to window overlap, only 160 traps on a total of 80 plots were actually installed.

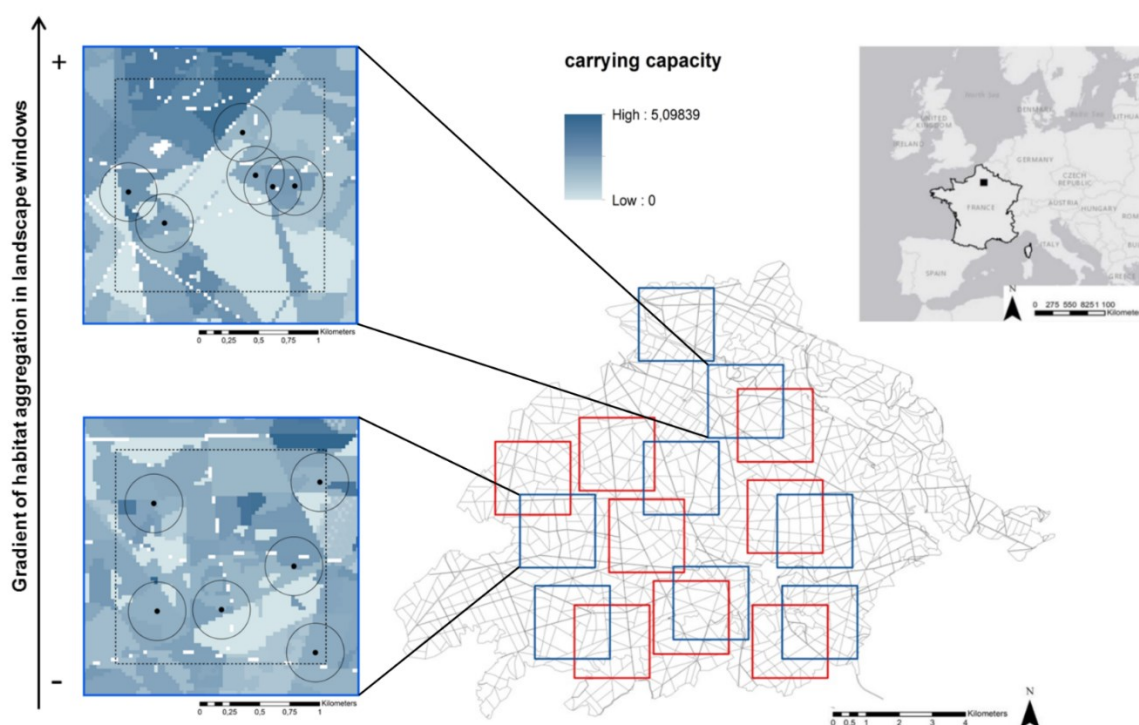


Fig. 1 Location of the Compiègne forest in France and description of the nested study design. Each saproxylic habitat networks — cavities and deadwood-polypores — are composed of eight 500-ha landscape windows representing a habitat aggregation gradient independently of amount. Each window including six 1-ha sampling plots with a 26-ha buffer centered on sampling plots

5. Identifying saproxylic beetle and defining ecological groups

Except for a few hard-to-identify families (Staphylinidae, Malachiidae, Ptilidae ...) which were excluded from the data set, most saproxylic beetles were identified to the species or genus level. Following the indicators of Ecological Continuity suggested by Nordén and Appelqvist (2001), four “dispersal” guilds were determined at this stage by crossing two ecological traits — “microhabitat preference” and “trophic regime”, available from the FRISBEE database (Bouget et al. 2008b). We defined (i) cavicolous species dwelling in stable and slowly maturing tree cavities, as “perennial stayer species” (P), (ii) fungicolous species associated with fruiting bodies of wood-decaying and (iii) saproxylyphagous species associated with decayed deadwood, both considered as “shuttle species” (S), and finally, (iv) xylophagous species associated with ephemeral fresh deadwood, as “tracking colonist species” (C).

6. Assessment of saproxylic habitat amount and aggregation at three spatial scales

Landscape structure, represented by habitat amount and aggregation (see description above), was characterized at three spatial scales (i) 500-ha window, (ii) 26-ha buffer and (iii) 1-ha plot (Fig.1, Table 1) for each of the three habitats associated with beetle dispersal guilds — i.e. cavities for

cavicolous species, polypores for fungicolous species and deadwood for saproxylophagous and xylophagous species.

At the 500-ha landscape window scale, we fixed habitat amount and only computed aggregation (Eq. 2, Eq. 3) with a dispersal parameter of $\alpha = 5$. This means that dispersal probability is halved when the distance between pairs of pixels is equal to 150 m (5×30 -m pixel). At the 26-ha buffer scale, defined as an intermediate spatial scale (between landscape and local scale), both habitat amount and aggregation was computed. Habitat amount index was calculated by summing the value of each pixel included in the buffer square of 510 m $\times$ 510 m centered on a sampled plot. Here, the aggregation index was calculated only between the central pixel i and all the other pixels j in the window (Eq. 4).

$$(Eq. 4) \text{ AGGREG} = \frac{a_i \times \sum_{j \neq i} a_j \times p_{ij}(D)}{AMOUNT^2}$$

In order to compute the aggregation index in the same area as the amount index, we used a dispersal parameter of $\alpha = 8$. Thus, the pixels with a distance of less than 240 m (8×30 -m pixel) of the central pixel, within a zone equivalent to a square buffer of 480 m $\times$ 480 m, contributed significantly to the index value, while those located beyond this distance only contributed marginally, and quickly became negligible. At the local 1-ha plot scale, saproxylic habitats were field recorded in a 1-ha plot following the same protocol used to assess the spatial distribution of saproxylic beetle habitats at the forest scale (see second subsection of Material and Methods). Thus, actual habitat density was obtained directly from these inventories. Because habitats were not spatialized during fieldwork, the habitat aggregation index could not be calculated at this scale.

Table 1 Values (mean $\pm$ SD) of the two landscape metrics — habitat amount (AMOUNT) and habitat aggregation (AGGREG) at three spatial scales — 500-ha window (WIN), 26-ha buffer (BUF), 1-ha plot (PL) for each of the three saproxylic habitats – cavities (CAV), perennial polypores (POLY) and deadwood (DW)

Spatial scales		Saproxylic habitats		
		CAV	POLY	DW
AGGREG.WIN	min ; max	1.48e ⁻¹ ; 1.62e ⁻¹	1.44e ⁻¹ ; 1.56e ⁻¹	1.44e ⁻¹ ; 1.56e ⁻¹
	mean $\pm$ SD	1.53e ⁻¹ $\pm$ 3.82e ⁻³	1.49e ⁻¹ $\pm$ 3.93e ⁻³	1.49e ⁻¹ $\pm$ 3.76e ⁻³
AGGREG.BUF	min ; max	4.76e ⁻⁵ ; 7.84e ⁻⁵	8.29e ⁻⁵ ; 1.25e ⁻⁴	2.97e ⁻⁵ ; 4.03e ⁻⁵
	mean $\pm$ SD	6.57e ⁻⁵ $\pm$ 6.68e ⁻⁶	1.08e ⁻⁴ $\pm$ 9.26e ⁻⁶	3.62e ⁻⁵ $\pm$ 2.13e ⁻⁶
AMOUNT.BUF	min ; max	5.89e ⁺¹ ; 4.09e ⁺²	7.62e ⁺¹ ; 1.67e ⁺²	2.19e ⁺² ; 4.92e ⁺²
	mean $\pm$ SD	2.66e ⁺² $\pm$ 8.67e ⁺¹	1.16e ⁺² $\pm$ 1.96e ⁺¹	3.59e ⁺² $\pm$ 5.72e ⁺¹
AMOUNT.PL	min ; max	0 ; 53	0 ; 25	0 ; 16
	mean $\pm$ SD	8.60 $\pm$ 9.58	3.73 $\pm$ 5.69	5.15 $\pm$ 3.83

7. Statistical analyses of diversity at plot and window scale

First, we ran generalized linear mixed models (GLMMs; *lme4* R-package; Bates et al. 2017) to test the response of saproxylic beetle diversity within plots to resource spatial distribution. The dependent variables were the abundance of individuals (AB) and the species richness (SR) for each species habitat guild (i.e. cavicolous, fungicolous, saproxylophagous, and xylophagous). The independent variables were AMOUNT and AGGREG of substrates for each habitat guild (i.e. cavities, polypores and deadwood) assessed at three spatial scales: 1-ha plot, 26-ha buffer and 500-ha landscape window (Table 1). All the dependent variables were standardized to a mean of 0 and a standard deviation of 1. Species richness was fitted with a Poisson distribution and abundance with a negative binomial distribution to control for over-dispersion. In the models, we have considered windows as spatially implicit random effects on the intercept. We analyzed the contribution of the dependent variables through model averaging (“*dredge*” function in the *MuMIn* R-package; Barton 2018). We calculated the relative importance of each independent variable by summing the weights of all plausible models where the target variable was included (“*importance*” function in the *MuMIn* R-package; Barton 2018).

Second, for each of four saproxylic beetle guilds, we evaluated the effect of habitat aggregation at the window scale on plot dissimilarity within the window (β -diversity). A dissimilarity index was computed for each window (based on the Sorensen index) with the “*beta.multi*” function of the *betapart* R-package (Baselga et al. 2013). As a complementary analysis, we also evaluated

the effect of habitat aggregation at the window scale on the average plot occupancy rate — i.e. the proportion of plots in the window occupied by species (high values meant that all species tended to occupy all the plots in the window, while low values meant that species tended to occur in a small number of plots in the window).

Third, we evaluated whether habitat aggregation at the window scale affected the species number within each window (pooled from the six sampled plots). For these analyses, the significance of habitat aggregation at the 500-ha window scale on the response variables was tested with Spearman correlation tests. All statistical analyses were performed with the R software (version 3.4.1)

Results

1. Beetle data overview

Overall, 308 saproxylic beetle species associated to deciduous tree species were trapped, corresponding to 13,007 individuals. The numbers of species and individuals trapped in cavity network (i.e. eight landscape windows representing an aggregation gradient of cavity habitats) were similar to those trapped in the deadwood-polypores network, with 272 species (8225 individuals) and 265 species (7527 individuals), respectively. In the cavity network, we analyzed the response of the 13 cavicolous beetle species only (159 individuals), whereas in the deadwood-polypore network, we included the 44 fungicolous beetle species (1105 individuals), the 58 saproxylophagous beetle species (2044 individuals) and the 66 xylophagous beetle species (2095 individuals).

2. Multi-scale effects of landscape structure on α -diversity

The four saproxylic beetle species guilds (i.e. cavicolous, fungicolous, saproxylophagous and xylophagous) did not respond to the same metrics of landscape structure (amount and aggregation of habitats) at the same spatial scales (Table 2). Cavicolous beetle abundance showed a significant positive response to the amount of cavities only at small spatial scales (1-ha plot and 26-ha buffer). Similarly, fungicolous species abundance increased with the amount of polypores only at the 26-ha buffer scale. By contrast, saproxylophagous beetle species richness (SR) responded positively and significantly to an increase in deadwood aggregation — independently of habitat amount — at the 500-ha landscape window scale, and no significant effect was demonstrated at smaller spatial scales. Finally, regarding xylophagous beetles, no significant effect of deadwood amount or aggregation at any spatial scale was found, either in terms of abundance or species richness. It should be noted that none of the species guilds responded significantly to habitat aggregation at the 26-ha buffer scale.

Table 2 Multi-model averaged estimates of standardized coefficients (standard errors) and p-values of fixed effects on diversity metrics (abundance and species richness) according to habitat guild and trophic regime. Only models with $\Delta AIC < 2$ compared to the best model were included in the estimation of coefficients. Relative importance is the sum of the Akaike weights over all of the models in which the term appears

Beetle communities	Fixed effects	500-ha window			26-ha buffer			1-ha plot		
		std.coef ± SE	imp	std.coef ± SE	std.coef ± SE	imp	std.coef ± SE	std.coef ± SE	imp	std.coef ± SE
Cavicolous	INTERCEPT			AGGREG.WIN.CAV	AGGREG.BUF.CAV	AMOUNT.BUF.CAV	AMOUNT.PL.CAV			
	AB	1.00 ± 0.18 ***			-0.16 ± 0.18	0.29	0.36 ± 0.15 *	0.28 ± 0.13 *	1.00	
	SR	0.37 ± 0.15 *		0.08 ± 0.14	-0.11 ± 0.13	0.18		0.15 ± 0.13	0.26	
Fungicolous	INTERCEPT			AGGREG.WIN.POLY	AGGREG.BUF.POLY	AMOUNT.BUF.POLY	AMOUNT.PL.POLY			
	AB	3.13 ± 0.07 ***		0.06 ± 0.07		0.21 ± 0.07 **		-0.05 ± 0.07	0.22	
	SR	2.05 ± 0.09 ***			0.05 ± 0.07	0.23	0.05 ± 0.06		0.23	
Saproxylophagous	INTERCEPT			AGGREG.WIN.DW	AGGREG.BUF.DW	AMOUNT.BUF.DW	AMOUNT.PL.DW			
	AB	3.72 ± 0.08 ***		0.12 ± 0.08		-0.12 ± 0.09	0.42	0.07 ± 0.08	0.11	
	SR	2.50 ± 0.04 ***		0.10 ± 0.04 *	1.00	0.04 ± 0.05	0.22	0.05 ± 0.04	0.28	
Xylophagous										
	AB	3.55 ± 0.25 ***			0.05 ± 0.07	0.29				
	SR	2.40 ± 0.07 ***				0.04 ± 0.05	0.31			

Habitat Aggregation (AGGREG), Amount (AMOUNT), Windows (WIN), Buffer (BUF), Plot (PL), Perennial stayer species (P), Shuttle species (S), Tracking-colonist species (C), Abundance (AB), Species richness (SR). P-value * $0.01 < P < 0.05$; ** $0.001 < P < 0.01$; *** $P < 0.001$

3. Effect of habitat aggregation at the landscape scale on between-plot within-window diversity metrics

For saproxylophagous beetles, between-plot β -diversity analysis within a given window (i.e. multi-site dissimilarity of species communities within a window) revealed a significant negative correlation (Spearman rank correlation coefficient $R_{SXY} = -0.74$; $P < 0.05$) with habitat aggregation measured within each landscape window. No significant effect was detected for the other three guilds ($R_{CAV} = -0.10$, $R_{FUN} = 0.26$, $R_{XYL} = 0.40$; $P > 0.05$; Fig.2). Multi-site β -diversity appeared to be higher for cavicolous beetles, despite an important variation ($\text{mean}_{CAV} = 0.80$, $\text{sd}_{CAV} = 0.14$), than for fungicolous, saproxylophagous and xylophagous beetles ($\text{mean}_{FUN} = 0.69$, $\text{sd}_{FUN} = 0.05$; $\text{mean}_{SXY} = 0.66$, $\text{sd}_{SXY} = 0.04$; $\text{mean}_{XYL} = 0.70$, $\text{sd}_{XYL} = 0.05$, respectively; Fig.2).

The analysis of the average plot occupancy rate for each guild also only showed a significant effect of habitat aggregation for saproxylophagous beetles — i.e. the average number of occupied plots within windows was higher for this guild as deadwood aggregation increased. Contrary to β -diversity, the average plot occupancy rate was lower for cavicolous beetles than for the other three guilds, independently of habitat aggregation (Fig.3).

4. Effect of landscape habitat aggregation on γ -diversity at the window scale

Due to the low number of observations ($n = 8$ windows) in our study, a statistical analysis with sufficient power to effectively demonstrate significant effects of habitat aggregation on γ -diversity (species richness) at the window scale was not possible. For the record, however, we did not observe any clear positive trend for the four species guilds (Spearman $R_{CAV} = -0.14$, $R_{FUN} = 0.02$, $R_{SXY} = 0.22$, $R_{XYL} = 0.52$; $P > 0.05$) (Fig.4).

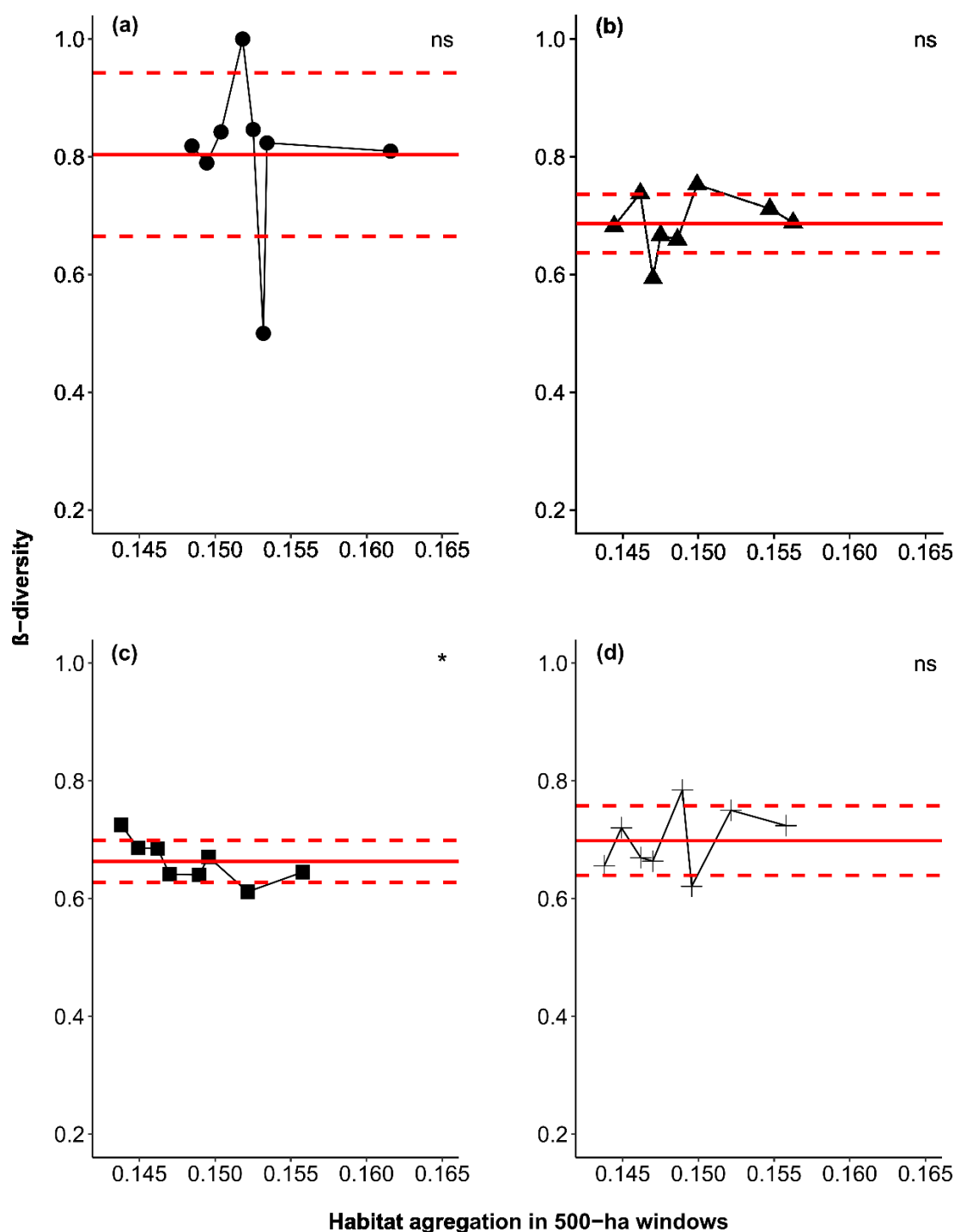


Fig. 2 Effects of habitat aggregation at landscape scale on the β -diversity between plots within windows ($n=6$) for each saproxylic species guild. Each point represents the value of species dissimilarity index between the plots in each window. Values range from 0 to 1. Significance was tested with a Spearman correlation test. P -value * $0.01 < P < 0.05$; ns: non-significant. The solid horizontal red line represents the mean and the dashed horizontal red line the standard deviation (SD) of β -diversity over the eight landscape windows. Panel (a) Cavicolous, (b) Fungicolous, (c) Saproxylophagous, (d) Xylophagous beetles

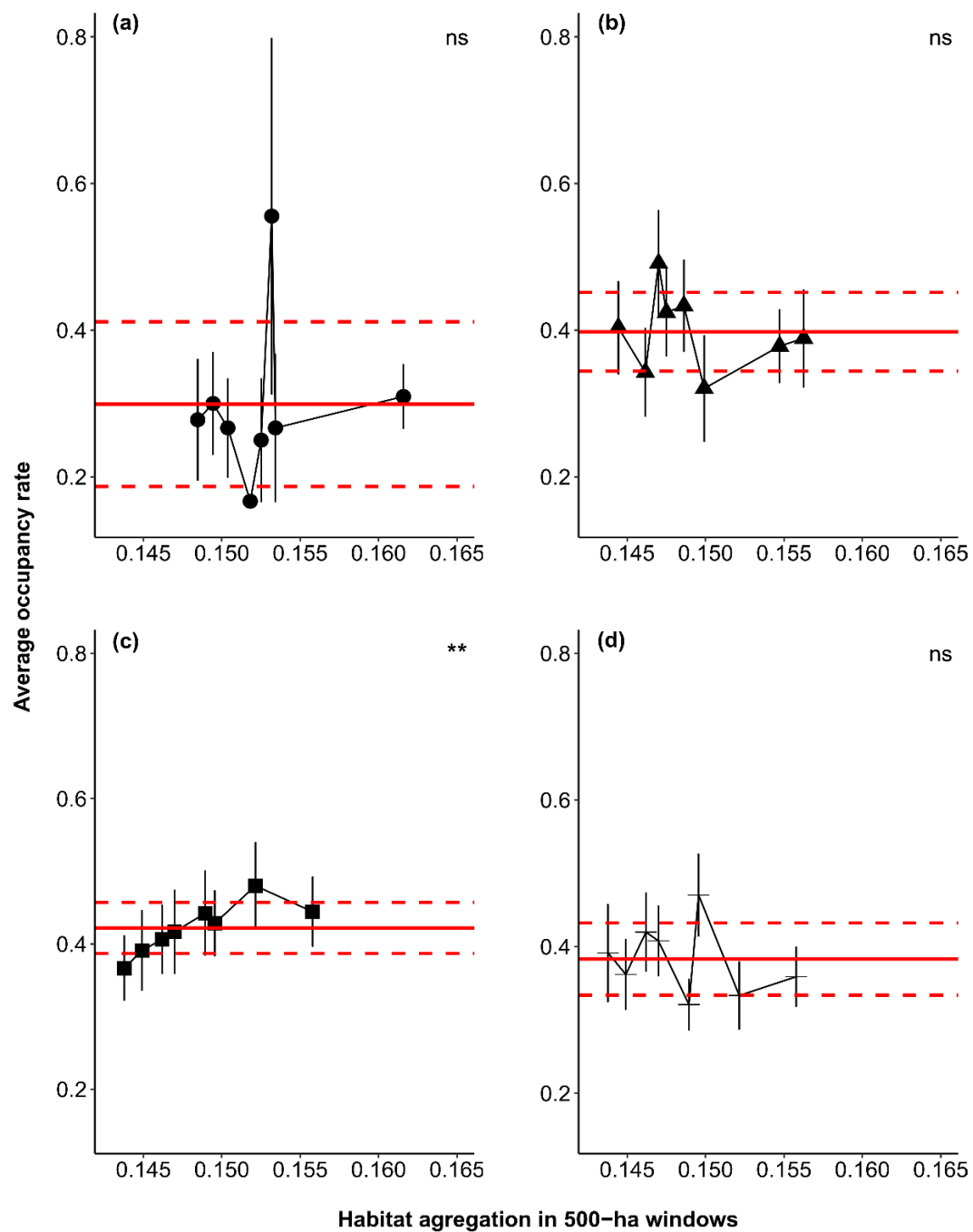


Fig. 3 Effects of habitat aggregation at landscape scale on the average plot occupancy rate, for each saproxylic species guild. Each point represents the average number ($\pm$ SE) of plots occupied by all species present in the window. Values vary from 0 (species occupy none of the plots) to 1 (all species occupy all plots). Significance was tested with a Spearman correlation test. P-value * $0.01 < P < 0.05$; ** $0.001 < P < 0.01$; ns: non-significant. The solid horizontal red line represents the mean and the horizontal dashed red line the standard deviation (SD) of the average plot occupancy rate over the eight landscape windows. Panel (a) Cavicolous, (b) Fungicolous, (c) Saproxylophagous, (d) Xylophagous beetles

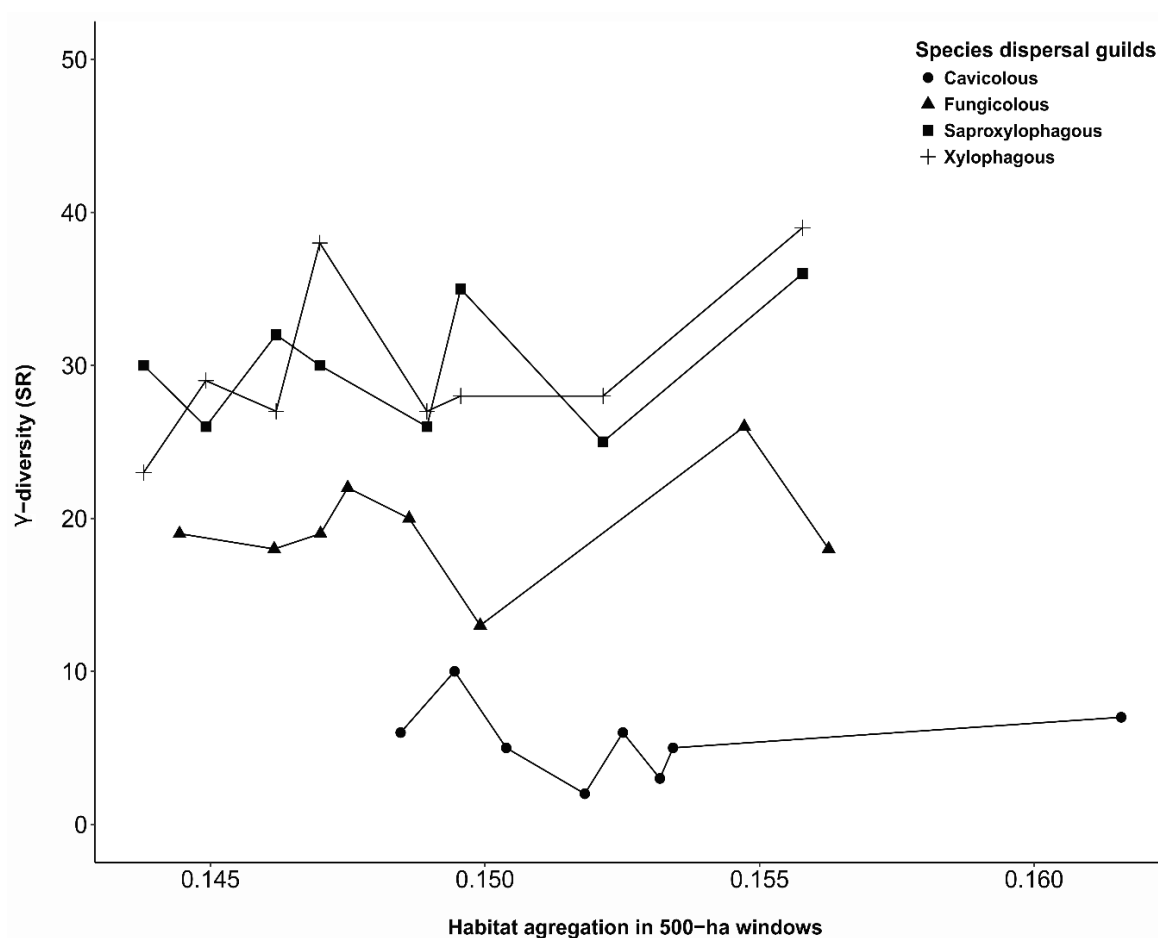


Fig. 4 Effects of habitat aggregation at landscape scale on the γ -diversity, for each saproxylic species guild. Each point represents the species richness (species number within each window pooled from the six sampled plots). Significance was tested with a Spearman correlation test. *P*-value ns: non-significant

Discussion

1. Saproxylic beetles respond to landscape structure at different spatial scales due to contrasting dispersal ranges

A recent theoretical study showed that dispersal distance strongly and positively influences the scale of landscape structure effects on biodiversity — i.e. the spatial extent at which landscape metrics best predict biodiversity response of biodiversity (Jackson and Fahrig 2012). In other words, the higher a species' dispersal ability the larger its spatial scale of response to landscape structure.

With our multi-scale nested design, we found that saproxylic beetles responded to landscape structure at different spatial scales. More particularly, local abundance of cavicolous and fungicolous species with limited dispersal ability responded to the amount of habitat at small spatial scales (1-ha plot and/or 26-ha buffer scale). By contrast, saproxylophagous beetle species richness showed a positive significant response to habitat aggregation only at a large-scale (500-

ha landscape windows). Finally, xylophagous species with higher dispersal abilities, did not respond at any spatial scale (Table 2). One of our most important findings is that the spatial scale of the response of the four saproxylic beetle dispersal guilds (i.e. cavicolous, fungicolous, saproxylophagous and xylophagous) increases with dispersal ability, in agreement with the habitat stability conceptual framework (Southwood 1977). The analysis of between-plot within-window diversity metrics (i.e. dissimilarity of species communities and average occupancy rate) provided additional evidence to support the existence of this beetle-response-scale gradient (Fig.2, Fig.3). Indeed, we found that an increase in habitat aggregation at the 500-ha scale — independently of amount — significantly increased the plot occupancy rate and, as a corollary, reduced the between-plot within-window β -diversity, only for saproxylophagous beetles. This means that highly aggregated habitat facilitates the colonization of more plots by these species, as predicted in metapopulation systems, thus leading to a homogenization of species communities over the landscape. Therefore, the scale of effect for saproxylophagous beetles is congruent with the extent of the landscape defined in our study (500 ha) and consistent with the scale (i.e. 1 km) already highlighted for saproxylic beetles associated with oak deadwood in temperate (Franc et al. 2007) and boreal forest (Gibb et al. 2006b). By contrast, habitat aggregation did not have a significant effect on the average plot occupancy rate (resp. β -diversity) of the cavicolous guild, which furthermore remained at lower (resp. higher) levels compared to fungicolous and xylophagous beetles. Therefore, cavicolous species tended to stay near their habitat plots and did not seem to move at a scale of 500 ha, even when the habitats were well-aggregated, suggesting a smaller scale of effect for these species (<500 ha). This result is congruent with previously published data about the low dispersal ability of some cavicolous beetles (Ranius 2006; Hedin et al. 2008). Xylophagous beetles, on the other hand, seem to be able to move quite freely across the landscape and, consequently, can colonize habitats far away, even when the habitats are poorly-aggregated. These beetles are therefore likely to be sensitive to landscape structure at larger scales (>500 ha) due to their high average dispersal ability, which clocks in at several dozen kilometers for some species (e.g. Jactel and Gaillard 1991).

To our knowledge, this is the first study supporting the relationship between habitat stability, dispersal ability and response scales of saproxylic beetle communities though partial evidence for this three-term relationship has already been provided by previous studies. By comparing beetles occurrence between in nearly primeval stands (i.e. with limited of past disturbance) and in formerly managed stands, but without properly control for stand size or isolation, Nilsson and Baranowski (1997) indirectly concluded that cavicolous beetles have a lower colonization propensity than fallen deadwood-associated beetles, supporting the predictions of the habitat stability conceptual framework. Jacobsen et al. (2015) accurately quantified habitat availability at multiple spatial scales. They compared the scale of effect (2 km) for generalist species

associated to deadwood from many tree species and occurring throughout the forest cycle, and the scale of effect (3 km) for specialist beetles associated to aspen deadwood found only during the pioneer forest stages. In this study, the aspen-associated beetles were considered highly dispersive species due to the rare and ephemeral character of aspen deadwood substrates. However, the authors did not provide strong arguments to support the relationship between habitat stability and species dispersal ability. Conversely, Oleksa et al. (2013) and Oleksa (2014) did provide quantitative arguments; their genetic analyses showed that unstable habitats induced less isolation in populations of a species dwelling in the sporocarps of wood-decaying fungi (*Diaperis boleti*) than they did for two saproxylic beetles living in long-lasting tree hollows (*Osmoderma eremita* and *Protaetia marmorata*). Nevertheless, generalizations about the response scale of dispersal guilds based on habitat stability were impeded by strong variations in dispersal ability among saproxylic beetle species within guilds. This had already been observed for xylophagous species associated with fresh aspen deadwood (scale ranging from 10 to 1000 m; Ranius et al. 2011b) and for saproxylophagous longhorn beetles (scale ranging from 400 to 2000 m; Saint-Germain and Drapeau 2011). The latter authors even suggested that the scale of effect may be potentially larger than the upper limit of their study. The same range was found for cavicolous beetles (from 192 to 2760 m; Ranius et al. 2011a), as well as for fungicolous beetles (Komonen 2008), even among species with similar habitat requirements (Jonsson 2003; Jonsson et al. 2003).

Overall, in our study we found response scales consistent with the predictions of the habitat stability conceptual model. However, we note one exception for fungicolous species, which responded to habitat amount at small spatial scales (26-ha buffer scale) but showed a high plot occupancy rate and a low beta-diversity, contradictorily suggesting both limited and high dispersal abilities. Therefore, the habitat stability conceptual framework may not be systematically successful for each group in any context and should be applied cautiously.

2. Implications for forest management: towards a spatialized conservation strategy

Understanding species response mechanisms to landscape structure and identifying the scales of effect in relation to species dispersal ability are critical to implementing efficient biodiversity conservation strategies. In our study, we found that habitat aggregation in a logged forest matrix with controlled intermediate habitat amount had a positive influence on the saproxylophagous dispersal guild. These results support the conceptual model of Villard and Metzger (2014), which suggests that the strongest effects of configuration should be observable when habitat amount is rare enough to be fragmented but abundant enough to allow species to persist. Consequently, although the amount of habitat in the landscape is probably the dominant driver for saproxylic beetles (e.g. Seibold et al. 2017), we also encourage managers to take into account habitat spatial

arrangement. As already suggested by Kouki et al. (2001) in Fennoscandian fragmented forests, aggregation of saproxylic habitat (DW, TreMs) could be improved by simultaneously setting aside forest areas (i.e. forest reserves; Bouget et al. 2014; Paillet et al. 2015; Larrieu et al. 2017) and increasing saproxylic habitat availability in the managed forest matrix (Franklin and Lindenmayer 2009).

One of the greatest challenges for taking spatial arrangement into account in conservation strategies comes from the fact that species respond to habitat aggregation at different spatial scales depending on their dispersal ability. For species with low dispersal, such as cavicolous beetles, it seems more relevant to concentrate protection efforts within sites where the species are already present than to scatter sites across the landscape — i.e. increase the amount of habitat in the surrounding area (Ranius et al. 2011a). By contrast, species with higher dispersal, such as (sapro-) xylophagous species which can move more freely across the landscape, could benefit from a greater spread of stand with high quality habitat at much larger scales (Ranius and Kindvall 2006).

A second challenge for managers stems from the high species turnover among landscape windows: different landscapes harbor different species (Annexe 2, Appendix 3). This is probably due to unmeasured environmental gradients (e.g. a sub-canopy temperature gradient in the Compiègne forest; Lenoir et al. 2016), which are the main drivers of community composition at the forest scale (i.e. inter-window scale) through a “species sorting” process (Leibold et al. 2004). As a result, landscape features present at the window scale, such as habitat aggregation, had no predictable effect on γ -diversity for our studied guilds (Fig.4). Environmental gradients commonly gain in importance as the scale of analysis increases in studies of species diversity patterns (e.g. Thuiller et al. 2015). Our findings regarding high species turnover are consistent with other studies in forest contexts, which found significant β -diversity even at relatively small scales — e.g. between stands within a forest area of more than 500 ha (Müller and Goßner 2010), or between sites within a landscape of ca. 10km² (Rubene et al. 2015). In terms of conservation, fine-scale species sorting indicates that forest biodiversity could benefit from dispersing conservation sites spatially over the entire forest.

Conclusion

To summarize, our results suggest that the habitat stability conceptual framework has the potential to define saproxylic beetle dispersal guilds and to identify the resulting scales of effect in the landscape, thus allowing managers to set up efficient conservation strategies. However, habitat stability should be used cautiously due to high variations in dispersal ability observed among species within guilds. It would be relevant for saproxylic (beetle) biodiversity conservation to optimize habitat aggregation — in addition to maintaining sufficient habitat amount — inside

landscape windows that may not necessarily shelter the same species pool due to strong environmental gradients across the forested area. This kind of embedded strategy should achieve two objectives simultaneously: (i) improving species persistence at the fine scale by facilitating the movement of individuals across landscapes, and (ii) maximizing diversity at larger scale by covering contrasted environmental conditions over the whole forested area.

References

- Barton Maintainer K (2018) Package “MuMIn”: Multi-Model Inference. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>
- Baselga A, Orme D, Villeger S (2013) Package “betapart”: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. <https://cran.r-project.org/web/packages/betapart/betapart.pdf>
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S, Christensen RHB, Singmann H, Dai B, Scheipl F, Gabor G, Peter G (2017) Package “lme4”: Linear Mixed-Effects Models using “Eigen” and S4. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>
- Bergman KO, Jansson N, Claesson K, et al (2012) How much and at what scale? Multiscale analyses as decision support for conservation of saproxylic oak beetles. *For Ecol Manage* 265:133–141. doi: 10.1016/j.foreco.2011.10.030
- Betts MG, Fahrig L, Hadley AS, et al (2014) A species-centered approach for uncovering generalities in organism responses to habitat loss and fragmentation. *Ecography* 37:517–527. doi: 10.1111/ecog.00740
- Bouget C, Brin A, Tellez D, Archaux F (2015) Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia* 177:911–920. doi: 10.1007/s00442-014-3162-9
- Bouget C, Brustel H, Brin A, Noblecourt T (2008a) Sampling saproxylic beetles with window flight traps: Methodological insights. *Rev d’Ecologie (La Terre la Vie)* 63:21–32.
- Bouget C, Brustel H, Zagatti P (2008b) The FRENch Information system on Saproxylic BEetle Ecology (FRISBEE): An ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Rev d’Ecologie (La Terre la Vie)* 63:33–36.
- Bouget C, Parmain G, Gilg O, et al (2014) Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Anim Conserv* 17:342–353. doi: 10.1111/acv.12101
- Boutin S, Hebert D (2002) Landscape Ecology and Forest Management: Developing an Effective Partnership. *Ecol Appl* 12:390–397.
- Brin A, Valladares L, Ladet S, Bouget C (2016) Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodivers Conserv* 25:587–602. doi: 10.1007/s10531-016-1076-z

- Cadotte MW (2006) Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. *Am Nat* 167:913–924. doi: 10.1086/504850
- D'Eon RGD, Glenn SM, Parfitt I, Fortin M (2002) Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conserv Ecol* 6:10.
- Davies KF, Margules CR, Lawrence JF, Ecology S (2000) Which Traits of Species Predict Population Declines in Experimental Forest Fragments ? *Ecology* 81:1450–1461.
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev Camb Philos Soc* 81:117–42. doi: 10.1017/S1464793105006949
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/132419
- Fahrig L (1997) Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *J Wildl Manage* 61:603–610.
- Fahrig L (2017) Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 48:1–23. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612
- Fardila D, Kelly LT, Moore JL, McCarthy MA (2017) A systematic review reveals changes in where and how we have studied habitat loss and fragmentation over 20 years. *Biol. Conserv.* 212:130–138.
- Feldhaar H, Schauer B (2018) Dispersal of Saproxylic Insects. In: Ulyshen MD (ed) *Saproxylic Insects. Zoological Monographs*, vol 1. Springer International Publishing, Cham, pp 515–546
- Franc N, Gotmark F, Okland B, et al (2007) Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biol Conserv* 135:86–98. doi: 10.1016/j.biocon.2006.09.021
- Franklin JF, Lindenmayer DB (2009) Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. *Proc Natl Acad Sci* 106:349–350. doi: 10.1073/pnas.0812016105
- Gibb H, Hjältén J, Ball JP, et al (2006a) Wing loading and habitat selection in forest beetles: Are red-listed species poorer dispersers or more habitat-specific than common congeners? *Biol Conserv* 132:250–260. doi: 10.1016/j.biocon.2006.04.017
- Gibb H, Hjältén J, Ball J, et al (2006b) 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. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04372.x
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, et al (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci Adv* 1–9. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- Hanski I (2015) Habitat fragmentation and species richness. *J Biogeogr* 42:989–993.
- Hanski I (1999) Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos* 87:209–219.

- Hedin J, Ranius T, Nilsson SG, Smith HG (2008) Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodivers Conserv* 17:675–684. doi: 10.1007/s10531-007-9299-7
- Holland JD, Bert DG, Fahrig L (2004) Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *Bioscience* 54:227–233.
- Jackson HB, Fahrig L (2012) What size is a biologically relevant landscape? *Landsc Ecol* 27:929–941. doi: 10.1007/s10980-012-9757-9
- Jackson ND, Fahrig L (2016) Habitat amount, not habitat configuration, best predicts population genetic structure in fragmented landscapes. *Landsc Ecol* 31:951–968. doi: 10.1007/s10980-015-0313-2
- Jacobsen RM, Sverdrup-Thygeson A, Birkemoe T (2015) Scale-specific responses of saproxylic beetles: combining dead wood surveys with data from satellite imagery. *J Insect Conserv* 19:1053–1062. doi: 10.1007/s10841-015-9821-2
- Jactel H, Gaillard J (1991) A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boern) (Col., Scolytidae) with an automatically recording flight mill. *J Appl Entomol* 112:138–145. doi: 10.1111/j.1439-0418.1991.tb01039.x
- Janssen P, Fuhr M, Cateau E, et al (2017) Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biol Conserv* 205:1–10. doi: 10.1016/j.biocon.2016.11.021
- Jonsson M (2003) Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Ecol Entomol* 28:159–167.
- Jonsson M, Johannesen J, Seitz A (2003) Comparative genetic structure of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *J Insect Conserv* 7:111–124. doi: 10.1023/A:1025552623766
- Komonen A (2008) Colonization experiment of fungivorous beetles (Ciidae) in a lake-island system. *Entomol Tidskr* 129:141–145.
- Komonen A, Müller J (2018) Dispersal ecology of deadwood organisms and connectivity conservation. *Conserv Biol* 32:535–545. doi: 10.1111/cobi.13087
- Kouki J, Lofman S, Martikainen P, et al (2001) Forest Fragmentation in Fennoscandia : Linking Habitat Requirements of Wood-associated Threatened Species to Landscape and Habitat Changes. *Scand J For Res* 3:27–37.
- Laaksonen M, Peuhu E, Várkonyi G, Siitonen J (2008) Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos* 117:1098–1110. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16620.x
- Larrieu L, Cabanettes A, Brin A, et al (2014a) Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests: Practical information for taxa conservation in forestry. *Eur J For Res* 133:355–367. doi: 10.1007/s10342-013-0767-1

- Larrieu L, Cabanettes A, Delarue A (2012) 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* 131:773–786. doi: 10.1007/s10342-011-0551-z
- Larrieu L, Cabanettes A, Gonin P, et al (2014b) Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: A life-cycle approach to biodiversity monitoring. *For Ecol Manage* 334:163–173. doi: 10.1016/j.foreco.2014.09.007
- Larrieu L, Cabanettes A, Goux N, et al (2017) Development over time of the tree-related microhabitat profile: the case of lowland beech–oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *Eur J For Res* 136:37–49. doi: 10.1007/s10342-016-1006-3
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, et al (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Lenoir J, Hattab T, Pierre G (2016) Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution. *Ecography* 39:1–14. doi: 10.1111/oik.02629
- Lombardi F, Lasserre B, Tognetti R, Marchetti M (2008) Deadwood in Relation to Stand Management and Forest Type in Central Apennines (Molise, Italy). *Ecosystems* 11:882–894. doi: 10.1007/s10021-008-9167-7
- Miguet P, Jackson HB, Jackson ND, Martin AE, Fahrig L (2016) What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landsc Ecol* 31:1177–1194. doi: 10.1007/s10980-015-0314-1
- 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* 129:981–992. doi: 10.1007/s10342-010-0400-5
- Müller J, Goßner MM (2010) Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. *Biol Conserv* 143:625–633. doi: 10.1016/j.biocon.2009.11.027
- Nilsson SG, Baranowski R (1997) Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography* 20:491–498. doi: 10.1111/j.1600-0587.1997.tb00417.x
- Nordén B, Appelqvist T (2001) Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodivers Conserv* 10:779–791. doi: 10.1023/A:1016675103935
- Oleksa A (2014) Weak Isolation by Distance in *Diaperis boleti*, a Fungivorous Saproxylic Beetle. *Journal of Insect Science* 14:1–12. doi: 10.1673/031.014.109
- Oleksa A, Chybicki IJ, Gawroński R, Svensson G, Burczyk J (2013) Isolation by distance in saproxylic beetles may increase with niche specialization. *J Insect Conserv* 17:219–233. doi: 10.1007/s10841-012-9499-7

- Paillet Y, Pernot C, Boulanger V, Debaive N, Fuhr M, Gilg O, Gosselin F (2015) Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. For Ecol Manage 346:51–64. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.037
- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. Proc Natl Acad Sci 105:20770–20775. doi: 10.1073/pnas.0806080105
- Ranius T (2006) Measuring the dispersal of saproxylic insects: A key characteristic for their conservation. Popul Ecol 48:177–188. doi: 10.1007/s10144-006-0262-3
- Ranius T, Johansson V, Fahrig L (2011a) Predicting spatial occurrence of beetles and pseudoscorpions in hollow oaks in southeastern Sweden. Biodivers Conserv 20:2027–2040. doi: 10.1007/s10531-011-0072-6
- Ranius T, Kindvall O (2006) Extinction risk of wood-living model species in forest landscapes as related to forest history and conservation strategy. Landsc Ecol 21:687–698. doi: 10.1007/s10980-005-5222-3
- Ranius T, Niklasson M, Berg N (2009) Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). For Ecol Manage 257:303–310. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.007
- Ranius T, Petri M, Kouki J (2011b) Colonisation of ephemeral forest habitats by specialised species: beetles and bugs associated with recently dead aspen wood. Biodivers Conserv 20:2903–2915. doi: 10.1007/s10531-011-0124-y
- Rubene D, Schroeder M, Ranius T (2015) Diversity patterns of wild bees and wasps in managed boreal forests: Effects of spatial structure, local habitat and surrounding landscape. Biol Conserv 184:201–208. doi: 10.1016/j.biocon.2015.01.029
- Saint-Germain M, Drapeau P (2011) Response of saprophagous wood-boring beetles (Coleoptera: Cerambycidae) to severe habitat loss due to logging in an aspen-dominated boreal landscape. Landsc Ecol 26:573–586. doi: 10.1007/s10980-011-9587-1
- Saura S, Pascual-Hortal L (2007) A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. Landsc Urban Plan 83:91–103. doi: 10.1016/j.landurbplan.2007.03.005
- Seibold S, Bässler C, Brandl R, Fahrig L, Förster B, Heurich M, Hothorn T, Scheipl F, Thorn S, Müller J (2017) An experimental test of the habitat-amount hypothesis for saproxylic beetles in a forested region. Ecology 98:1613–1622. doi: 10.1002/ecy.1819
- Southwood TRE (1977) Habitat , the Templet for Ecological Strategies ? J Anim Ecol 46:336–365.
- Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG (2012) Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press

- Sverdrup-Thygeson A, Gustafsson L, Kouki J (2014) Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: Current status and perspectives. *Biodivers Conserv* 23:513–535. doi: 10.1007/s10531-014-0628-3
- Swift TL, Hannon SJ (2010) Critical thresholds associated with habitat loss: A review of the concepts, evidence, and applications. *Biol Rev* 85:35–53. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00093.x
- Thomas ACD (1994) Extinction , Colonization , and Metapopulations : Environmental Tracking by Rare Species. *Conserv Biol* 8:373–378.
- Thuiller W, Pollock LJ, Gueguen M, Münkemüller T (2015) From species distributions to meta-communities. *Ecol Lett* 18:1321–1328. doi: 10.1111/ele.12526
- Travis MJJ, Dytham C (1999) Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proc R Soc B Biol Sci* 266:723–728. doi: 10.1098/rspb.1999.0696
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, et al (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87:661–685.
- Villard MA, Metzger JP (2014) Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *J Appl Ecol* 51:309–318. doi: 10.1111/1365-2664.12190

Supplementary material

Title

Scale-dependent response of saproxylic beetles to landscape structure depends on habitat stability

Journal

Landscape Ecology

Authors

Gwendoline Percel^{1, 2*}, Fabien Laroche¹, Christophe Bouget¹

Author's institutional affiliations

¹ National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (IRSTEA), “Forest Ecosystems” Research Unit, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

² National Forest Office (ONF), “Research, Development and Innovation” (RDI) department, boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

*Correspondence: Gwendoline Percel, Irstea, UR EFNO, team Biodiversity, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France. Email: gwendoline.percel@irstea.fr - Phone: +33(0)238956541

Appendix 1. Modelling spatial distribution of saproxylic habitats at forest scale

Appendix 2. Computation of connectivity indices and landscape selection procedure

Appendix 3. Partitioning of γ -diversity (species richness) at forest scale: importance of α - vs β -diversity and assessment of relative contribution of nestedness and turnover to community process

Appendix 1

Modelling spatial distribution of saproxylic habitats at forest scale

The objective was to map at the highest spatial resolution of the distribution of micro-habitats used by saproxylic beetles (hereinafter called "habitats") on the entire forest. For this purpose, we computed a statistical model calibrated on field surveys to predict the abundance of several saproxylic habitats according to forest stands predictors.

Regarding response variables, nine saproxylic habitats have been identified and recorded in 2016 during leaf-off conditions within 687 sampling plots (0.26 ha) located in 425 stands (one or two plots per stand; Figure A1). Overall, these nine habitats can be clustered into three main categories: (i) cavities (CAV) including trunk base rot-hole, trunk rot-hole (entrance diameter ≥ 10 cm) and woodpecker breeding cavities (entrance diameter ≥ 5 cm), (ii) fruiting bodies of saproxylic fungi (POLY) including only perennial polypores (largest ≥ 10 cm) and (iii) large (middle diameter ≥ 30 cm) deadwood (DW) including lying, standing dead trees (i.e. with crown), high ($H \geq 4$ m), low ($2\text{m} \leq H < 4\text{m}$) snags (i.e. without crown) and logs.

Regarding predictors, five silvicultural factors — management intensity (MANAGED), stand structure (STRUCTURE), dominant tree species (TREE.SP), dominant diameter (TREE.DIAM), and stand age (AGE) and three ecological factors — tree decline degree (TREE.DEC), storm damage (STORM), and stationary constraints (STA.CON) have been considered to have a potential effect on the abundance of saproxylic habitats previously described (Table A1a). By crossing all these variables, we obtained 342 types of forest stands.

For each response variable, we constructed an additive generalized linear model (GLM) assuming Poisson or Negative binomial error distribution when overdispersion was detected. An offset reflecting the sampled area — i.e. 0.28 ha or 0.56 ha corresponding respectively to the area of one or two plots — was also integrated into statistical model.

Based on full-model (including all predictors) we proceeded to backward model selection using the function "drop1" of *stats* R-package. The best model selected according to AIC criteria was then used to predict the abundance of habitat per unit area — i.e. prediction with an offset fixed at 0.003ha (30m²) corresponding to pixel size (Table A1b). Overall, this procedure allowed us to obtain a raster distribution map of predicted density (abundance per pixel of 30m²) for each of the nine saproxylic habitat over the entire forest (Figure A1).

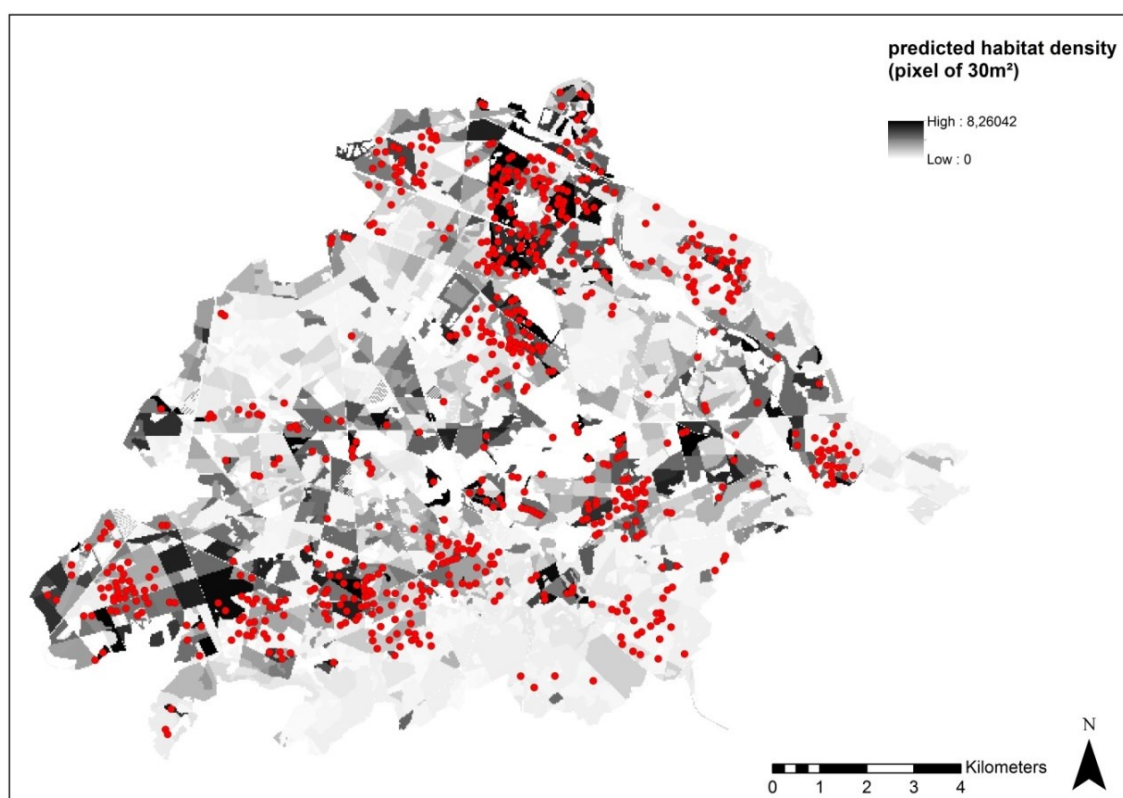


Fig. A1 Location of 687 sampling plots (0.26 ha) achieved for saproxylic habitat inventories (red circle). The map represents the predicted density (abundance per 30m²-pixel) of woodpecker breeding cavities (WPC) obtained by statistical modelling. Values range from 0 to 8.26

Table A1a Description of the eight forest stand predictors used to predict the abundance of saproxylic habitats. The full name of predictors is given in the text

Predictors	Type	Description
<i>Sylvicultural factors</i>	MANAGED	Factor - 3 levels Managed; Extensive managed ("ageing island"); Unmanaged stands
	STRUCTURE	Factor - 3 levels Coppice; Even-aged; Uneven-aged stands
	TREE.SP	Factor - 9 levels Group 1: (non-native tree species) <i>Prunus serotina</i> , <i>Quercus rubra</i> Group 2: <i>Populus</i> sp. (except <i>P. tremula</i>), <i>Fraxinus</i> sp. Group 3: <i>Acer</i> sp., <i>Tilia</i> sp., <i>Prunus</i> sp., <i>Sorbus</i> sp. Group 4: <i>Alnus</i> sp., <i>Salix</i> sp. Group 5: <i>Carpinus</i> sp., <i>Castanea</i> sp. Group 6: <i>Betula</i> sp., <i>Populus tremula</i> Group 7: <i>Fagus sylvatica</i> Group 8: <i>Quercus</i> sp. (except <i>Quercus rubra</i>) Group 9: mix (no dominant tree species)
	TREE.DIAM	Factor - 5 levels Small; Medium; Large; Very large; Mix (no dominant tree diameter)
	AGE	Factor - 6 levels Group 1: age < 40 years-old Group 2: 40 ≤ age < 90 years-old Group 3: 90 ≤ age < 130 years-old Group 4: 130 ≤ age < 200 years-old Group 5: age ≥ 200 years-old Group 6: mix (no dominant tree age)
<i>Ecological factors</i>	TREE.DEC	Factor - 3 levels Low; Strong; No tree decline
	STORM	Factor - 3 levels Yes; Yes but harvesting deadwood; No storm damage
	STA.CON	Factor - 3 levels Strong; Weak; No stationary constraints

Table A1b Best models (GLMs) selected according to AIC criteria and used for the prediction of the nine saproxylic habitats abundance. For each model, forest stand predictors and McFadden's Pseudo-R² are presented

Response variables (saproxylic habitats)	Distribution	Best model (selected predictors)	Pseudo-R ²
TBRH	Poisson	MANAGED + STORM + TREE.SP + TREE.DIAM + TREE.DEC	44.19
TRH	Poisson	TREE.SP + AGE	23.37
WBC	Poisson	MANAGED + TREE.SP + TREE.DIAM + AGE + TREE.DEC + STA.CON	48.16
LOG	Neg.Bin	STORM + TREE.SP + AGE + TREE.DEC	16.47
LDT	Poisson	STRUCTURE + STORM + TREE.SP + TREE.DIAM + AGE + STA.CON	34.39
SDT	Poisson	STORM + TREE.SP + AGE + TREE.DEC + STA.CON	23.68
HSNG	Poisson	STRUCTURE + STORM + TREE.SP + AGE	21.90
LSNG	Poisson	MANAGED + TREE.SP + TREE.DEC	32.20
POLY	Poisson	MANAGED + STRUCTURE + TREE.SP + TREE.DIAM + AGE + TREE.DEC	23.00

The full name of predictors is given in the text and extensively described in Table A1a. TBRH: trunk base rot-hole; TRH: trunk rote-hole; WBC: woodpecker breeding cavities; LOG: logs; LDT: lying dead trees (i.e. with crown); SDT: standing dead trees; HSNG: high snags (i.e. without crown); LSNG: low snags; POLY: fruiting bodies of saproxylic fungi

Appendix 2

Computation of connectivity indices and landscape selection procedure

Since it was not possible to set up a sampling design with a relevant landscape selection for each saproxylic habitat, we have grouped them. Such clustering, hereafter called "habitat networks" was built according to two criteria: (i) an "ecological" criterion — i.e. relevant networks regarding habitat guilds of saproxylic beetles. This criterion should ensure a strong and direct relationship between landscape and biodiversity metrics, allowing a further understanding of response mechanisms and (ii) a "statistical" criterion — i.e. networks had to be composed by habitats with strong collinearity according to cluster analysis.

According to the ecological criterion, the nine saproxylic habitats (described in Appendix 1) was grouping into three main habitats: cavities, fruiting bodies of saproxylic fungi (polypores) and deadwood which can be directly associated with well-known saproxylic beetle guilds (i.e. cavicolous, fungicolous and sapro-lignicolous beetles, respectively). Then, according to the statistical criterion, we clustered deadwood and polypores habitats into a single network (Figure A2a). Finally, this proceeding let to define two distinct habitat networks: (i) cavities and (ii) deadwood plus polypores, for which a sampling design was achieved — i.e. selection of landscape windows based on the computation of landscape indices (see below).

Before grouping the habitats into a network it was necessary to "scale up" since the different habitats had broad range of density values (abundance per pixel of 30 m²) within the Compiègne forest — e.g. for woodpecker breeding cavities, the predicted density reached the maximal value of 8.26 whereas it was only of 4.39 for trunk rote-hole).

Therefore, the habitat densities predicted by statistical modelling (see article and Appendix 1) for each of the nine target saproxylic habitats were transformed into occurrence probability (range values from 0 to 1) following two equations, according to the error distribution assuming in statistical models.

For GLMMs assuming a Poisson error distribution (Eq. 1) $x \rightarrow f_{(x)} = 1 - e^{-x}$

For GLMMs assuming a Negative error distribution (Eq. 2) $x \rightarrow f_{(x+\theta)} = 1 - \left(\frac{\theta}{x+\theta}\right)^\theta$

Then, for the two habitat networks, we summed the occurrence probabilities of each habitat (e.g. for cavities network, we added the occurrence probability of trunk-base rot-hole, trunk-rote-hole and woodpecker breeding cavities). This value, named "carrying capacity" corresponds to a diversity index, weighted by occurrence probability (underlying to the abundance) of each habitat. In other words, this parameter corresponds to the average number of habitat expected in each

pixel and reflect their potentiality to provide saproxylic habitats (i.e. measures the quality of each pixel).

Finally, we obtained two raster maps, one for cavities network and another for deadwood-polypores network, representing the carrying capacity for each pixel. Maximum values are reached when the pixel is likely to have a high occurrence probability for all saproxylic habitats (Figure A2b).

Based on these raster maps, we used sliding windows method with a gap of 150 m in order to compute two landscape structure indices: a habitat amount index (AMOUNT) and a habitat aggregation index (AGGREG). Overall, this procedure allowed us to characterize the landscape structure within 3005 windows of 500 ha (2.25×2.25 km) (Figure 2Ac). Among all these potential windows, we selected eight windows for each of the two habitat networks (sixteen in total) representative of habitat aggregation gradient but with habitat amount fixed at an intermediate level of the range existing within the Compiègne forest — i.e. within lower (Q1) and median (Q2) for cavities network and within median (Q2) and upper quartile (Q3) for deadwood-polypore network, following the conceptual model of Villard and Metzger (2014) (Figure A2d).

References

Villard MA, Metzger JP (2014) Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *J Appl Ecol* 51:309–318. doi: 10.1111/1365-2664.12190

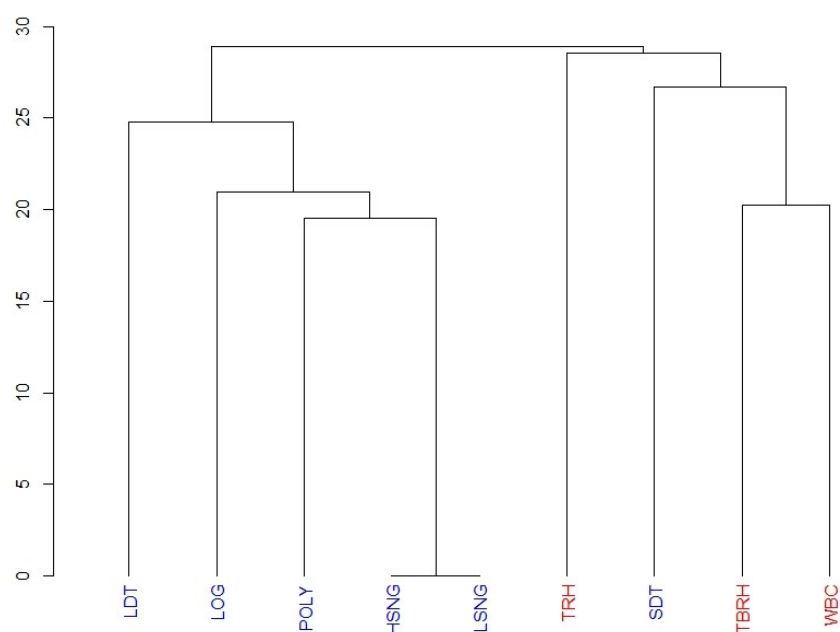


Fig.A2a Dendrogram of the nine saproxylic habitat abundance recorded on the field. Habitats written in red composed the cavities network and habitats written in blue composed the deadwood-polypores network. TBRR: trunk base rot-hole; TRH: trunk rote-hole; WBC: woodpecker breeding cavities; LOG: logs; LDT: lying dead trees (i.e. with crown); SDT: standing dead trees; HSNG: high snags (i.e. without crown); LSNG: low snags; POLY: fruiting bodies of saproxylic fungi

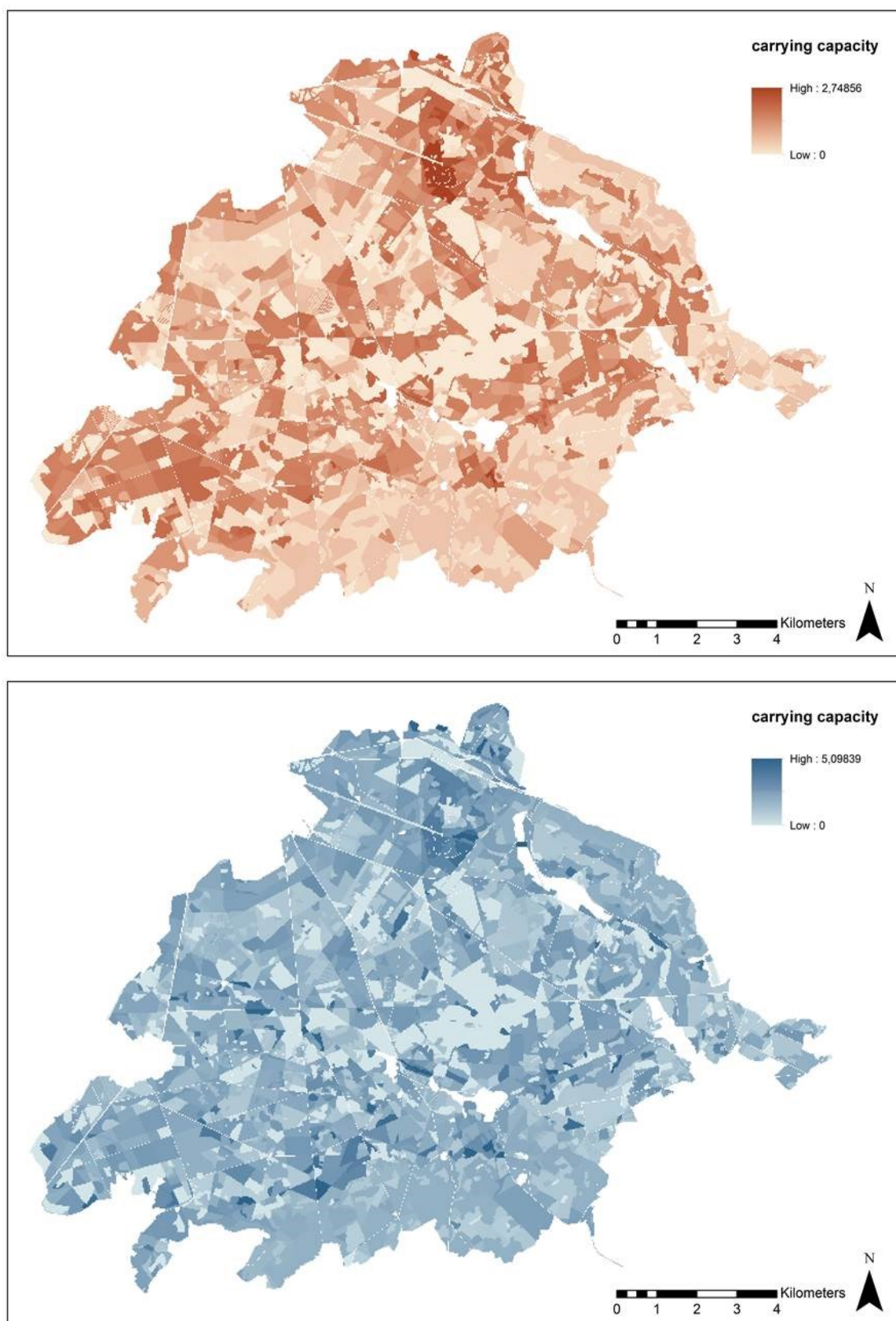


Fig. A2b Two raster maps of carrying capacity for each pixel, one for cavities network with values range from 0 to 2.75 (top panel) and another for deadwood-polypores network with values range from 0 to 5.10 (down panel)



Fig. A2c The two landscape structure indices (left panels) habitat amount index (AMOUNT) and (right panels) habitat aggregation index (AGGREG) computed for each of the two habitat networks (a) cavities and (b) deadwood-polypores. Each point represents the central pixel of the 3005 sliding landscape windows of 500-ha. High value indicates a window with high amount of habitat (resp. level of aggregation)

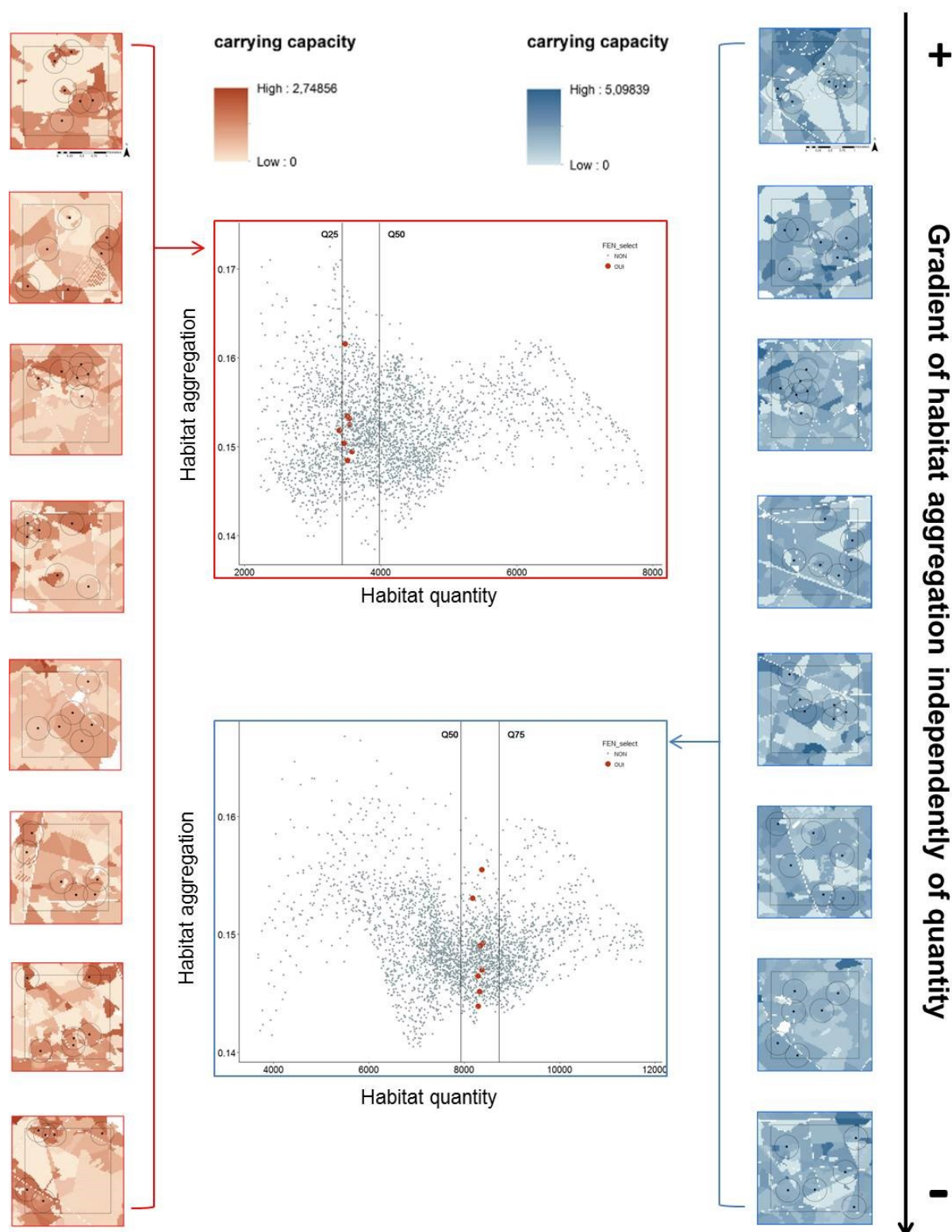


Fig. A2d Eight selected landscape 500-ha windows (red circle on plots) among the 3005 sliding windows (grey circle on plots) for each habitat networks — cavities (left in red) and deadwood plus polypores (right in blue) representing a habitat aggregation gradient but with habitat amount fixed at an intermediate level of the range existing within the Compiègne forest

Appendix 3

Partitioning of γ -diversity (species richness) at forest scale: importance of α - vs β -diversity and assessment of relative contribution of nestedness and turnover to community process

We computed an additive partitioning analysis of regional γ -diversity (forest scale) in order to assess the relative contribution of α -diversity (within sampling units) and β -diversity (among sampling units). This procedure could be extended across multiple scales in a hierarchical sampling design with m levels of sampling (Crist et al. 2003). Thus, in our study, two levels of β -diversity were distinguished: (i) among plots within window and (ii) among windows. The γ -diversity at forest scale (i.e. species richness across the all eight landscape windows) was partitioned following formula:

$$\begin{aligned}\gamma = & \bar{\alpha} \text{ (average diversity within plot)} \\ & + \beta_1 \text{ (diversity among plots within window)} \\ & + \beta_2 \text{ (diversity among windows)}\end{aligned}$$

This diversity partitioning have been achieved independently for the four species beetle guilds — i.e. cavicolous, fungicolous, saproxylophagous and xylophagous — based on the species richness (number of species) using "*adipart*" function within *vegan* R-package (Oksanen et al. 2017).

In order to test the significance and compare the relative importance of the α - and β -diversity estimates, we generated an expected distribution of these diversity components under a null model, maintaining the number of species in each sampling plot. This procedure have been conducted using a complete randomizations (Crist et al. 2003) based on 1000 simulations. Significance was assessed by the proportion of simulated values that are greater or smaller than the observed estimate. Furthermore, in order to identify the main β -diversity pattern among windows, we performed a partition of the total multiple-site dissimilarity into spatial turnover and nestedness components (Baselga 2010) based on Sorensen dissimilarity index using "*beta.multi*" function within *betapart* R-package (Baselga et al. 2013).

We found that γ -diversity at forest scale was mainly explained by β -diversity among windows (β_2), which was significantly higher than random values — except for cavicolous species which showed a marginally higher diversity (Table A2a). Additionally, according to dissimilarity analysis based on Sorensen index (occurrence data) about 66%, 72%, 88%, and 87% of this β_2 -diversity was due to species turnover, for cavicolous, fungicolous, saproxylophagous and xylophagous, respectively (Table A2b). By contrast, the contribution of α -diversity was significantly lower than random expectation, for all habitat species guilds and the β -diversity among plots into window (β_1) were not significantly different than expected random values (Table A2a).

References

- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 19:134–143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Baselga A, Orme D, Villeger S (2013) Package “betapart”: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. <https://cran.r-project.org/web/packages/betapart/betapart.pdf>
- Crist TO, Veech JA, Gering JC, et al (2003) Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions: A Hierarchical Analysis of α , β , and γ Diversity. *Am Nat* 162:734–743.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2017) Package “Vegan”: Community Ecology Package. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>

Table A3a Proportion of γ -diversity (species richness) explained by the component α and two components β — among plots within window (β_1) and among windows (β_2) for the four beetle guilds — cavicolous, fungicolous, saproxylophagous and xylophagous species

Beetle communities	Diversity components	Species richness (SR)		
		proportion	test z	p value
<i>cavicolous</i>	alpha ($\bar{\alpha}$)	16.22	(-)	***
	beta plots/window (β_1)	24.17	(-)	ns
	beta windows (β_2)	59.62	(+)	m.
<i>fungicolous</i>	alpha	17.66	(-)	***
	beta plots/window	28.36	(-)	ns
	beta windows	53.98	(+)	***
<i>saproxylophagous</i>	alpha	21.80	(-)	***
	beta plots/window	30.35	(-)	ns
	beta windows	47.84	(+)	***
<i>xylophagous</i>	alpha	17.33	(-)	***
	beta plots/window	28.88	(-)	ns
	beta windows	53.79	(+)	***

Sign of *z-value* (i.e. standardized effect size) indicates if the observed value was higher or lower than mean of estimated values derived from 1000 simulations (i.e. null model). The *p-value* indicates whether observed value was significantly different from estimated value (i.e. expected by chance). P-value m 0.05<P<0.1; *** P<0.001; ns: no significant

Table A3b Decomposition of β_2 -diversity between windows, based on Sorensen dissimilarity index (occurrence data), into species turnover (SIM) and nestedness (SNE) component, for the four beetle guilds — cavicolous, fungicolous, saproxylophagous and xylophagous specie

β -diversity components	Beetle communities			
	<i>cavicolous</i>	<i>fungicolous</i>	<i>saproxylophagous</i>	<i>xylophagous</i>
SOR	0.68	0.65	0.60	0.64
SIM	0.45	0.47	0.53	0.56
SNE	0.23	0.08	0.07	0.08

Annexe 3

Annexe 3. Eléments méthodologiques et résultats complémentaires concernant la prédiction de la distribution spatiale des micro-habitats à l'échelle du massif forestier de Compiègne (Chapitre 1)

3.1 Typologie des peuplements présents au sein du massif de Compiègne et évaluation « à dire d'expert » de leur potentialité à générer des micro-habitats

Au total 342 types de peuplements ont été identifiés sur le massif de Compiègne en croisant huit facteurs sylvicoles et environnementaux. Pour chacune des modalités de ces huit facteurs, une note a été attribuée en fonction de leur effet supposé sur l'apparition des micro-habitats. Un coefficient a également été affecté à chaque prédicteur selon son importance vis-à-vis du micro-habitat d'intérêt (Tableau A3.1a, b). Au final, la potentialité de chacun des peuplements à générer des micro-habitats est évaluée par une note moyenne comprise entre 1 et 34.

3.2 Evaluation de la performance des modèles prédictifs de l'abondance et de l'occurrence des cavités par méthode de « validation croisée »

Des tests de performance ont été effectués en validation croisée sous le principe de la *Leave-One-Out Cross Validation* (LOOCV). Il s'agit d'un type de tests consistant à recalibrer le modèle statistique (GLM) sur toutes les données de calibration sauf une qui est tirée aléatoirement, sur laquelle on réalise des prédictions grâce au modèle recalibré (nombre de cavités basses, de cavités hautes et de loges de pic). Par la suite, on compare ces prédictions avec les valeurs réelles afin d'établir une erreur de prédiction. Les tests en LOOCV ont été réalisés 1000 fois afin d'obtenir un taux d'erreur. Cette procédure a été appliquée indépendamment pour les cavités hautes (CAVH), les cavités basses (CAVB), et les loges de pic (PIC) à partir d'une fonction développée par Fabien Laroche et inspirée de la fonction « *cv.glm* » du package-R *boot*. Les résultats de l'évaluation de la performance prédictive des modèles statistiques (GLMs) en termes d'abondance et d'occurrence des trois types de cavités, obtenus via cette méthode de validation croisée, sont présentés dans le tableau A3.2 et la figure A3.2 de cette annexe.

Tableau A3.1a Typologie des peuplements forestiers définie en fonction de facteurs sylvicoles et écologiques associés à une note caractérisant leur potentialité à générer des micro-habitats

Prédicteurs GESTION	micro-habitat									
	Arbres vivants TGB	Arbres morts debout (chandelles hautes et basses)	Arbres et bois mort au sol		Arbres à DMH					
			x 2	x 3	loges de pic	cavités hautes	basses	polypores (?)	x 2	x 3
Géré	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Géré extensivement	3	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Non géré	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3
STRUCTURE										
Futaie régulière	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Futaie irrégulière	2	3	1	3	2	2	1	2	2	2
Taillis	0	0	1	0	0	0	2	0	2	0
ESS										
Groupe 1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Groupe 2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Groupe 3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Groupe 4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Groupe 5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Groupe 6	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Groupe 7	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Groupe 8	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Groupe 9	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
DIAM										
Petit (perchis/gaulis/PB)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Moyen (MB)	0	1	1	2	1	2	1	2	1	2
Gros (GB)	2	2	3	3	2	3	4	2	3	3
Très gros (TGB)	4	5	5	4	3	4	5	4	3	4
Mélange (3)	3	4	2	3	2	3	4	2	3	3
AGE										
Groupe 1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Groupe 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Groupe 3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Groupe 4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Groupe 5	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Groupe 6	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
DECOMPO										
Faible	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fort	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Absent	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
TEMP										
Chablis	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Chablis récolté	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Absent	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CONSTA										
Fort	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Faible	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Absent	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Pour une description détaillée des prédicteurs (modalités) se référer au Chapitre 1 (Tableau 4). Les chiffres dans les cases grises représentent les coefficients attribués à chaque facteurs (prédicteurs) ; les chiffres dans les cases blanches représentent la note attribuée à chacune des modalités des prédicteurs, selon leurs effets potentiel sur l'appartenance du micro-habitat cible. A noter que les groupes d'essence (ESS) ont été définis selon leur capacité à générer des micro-habitats et le diamètre dominant (DIAM) a été évalué différemment selon l'essence, en considérant deux types différents (voir Tableau A3.1b)

Tableau A3.1b Présentation des classes de diamètre considérées selon deux types d'essence

Essence «type 1»	Essence «type 2»	DHP (cm)
perches	perches	2,5
perches	PB	7,5
perches	PB	12,5
PB	MB	17,5
PB	MB	22,5
MB	GB	27,5
MB	GB	32,5
MB	GB	37,5
GB	TGB	42,5
GB	TGB	47,5
GB	TGB	52,5
GB	TGB	57,5
TGB	TGB	62,5
TGB	TGB	67,5
TGB	TGB	72,5
TGB	TGB	77,5
TGB	TGB	82,5
TGB	TGB	87,5
TGB	TGB	92,5

Essence « type 1 » (*Alnus sp.*, *Betula sp.*, *Carpinus sp.*, *Fraxinus sp.*, *Populus sp.* (excepté *P. tremula*), *Prunus sp.*, *Salix sp.*, *Sorbus sp.*); Essence « type 2 » (*Acer sp.*, *Castanea sp.*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus sp.*, *Populus tremula*, *Quercus sp.*, *Tilia sp.*) ; DHP (diamètre à hauteur de poitrine) ; PB (petit bois) ; MB (moyen bois) ; GB (gros bois) ; TGB (tres gros bois)

Tableau A3.2 Résultats de l'évaluation de la performance prédictive des modèles statistiques d'abondance de trois types de cavités obtenus par validation croisée (LOOCV)

		RMSE [IC _{95%}]	Biais ± SE	Cor
Modèle calibré (Y~X)				
	CAVB	0.91 [0.66 : 1.1]	-0.01 ± 0.05	0.35 ***
	CAVH	1.08 [0.89 : 1.23]	-0.006 ± 0.05	0.39 ***
	PIC	1.72 [1.31 : 2.04]	-0.007 ± 0.09	0.58 ***
Modèle nul (Y~1)				
	CAVB	1.17 [0.53 : 1.57]	-1.05.10 ⁻¹¹ ± 0.06	ns
	CAVH	1.21 [0.97 : 1.41]	-4.33.10 ⁻¹⁴ ± 0.06	ns
	PIC	2.13 [1.62 : 2.54]	1.6.10 ⁻¹⁴ ± 0.11	ns

RMSE (erreur quadratique moyenne) ; IC_{95%} (intervalle de confiance à 95%) ; SE (erreur standard) ; CAVH (cavités hautes) ; CAVB (cavités basses) ; PIC (Loges de pic) ; Cor (corrélation de Spearman)

P-value ***P<0.001; ns: non significatif

Figure A3.2 Résultats de l'évaluation de la performance prédictive des modèles statistiques d'occurrence de trois types de cavités obtenus par validation croisée (LOOCV)

Cavités basses		Loges de pic	
Mesures	Valeurs	Mesures	Valeurs
AUC	0,75	AUC	0,82
Intervalle de l'AUC	[0,74 - 0,76]	Intervalle de l'AUC	[0,81 - 0,83]
Seuil	0,252	Seuil	0,428
Intervalle du seuil	[0,24 - 0,26]	Intervalle du seuil	[0,41 - 0,44]
Erreurs sur le jeu de données de calibration		Erreurs sur le jeu de données de calibration	
Faux positifs (%)	26	Faux positifs (%)	16
Faux négatifs (%)	4	Faux négatifs (%)	8,5
Taux d'erreurs (%)	30	Taux d'erreurs (%)	24,5

Cavités hautes	
Mesures	Valeurs
AUC	0,75
Intervalle de l'AUC	[0,74 - 0,76]
Seuil	0,4215
Intervalle du seuil	[0,41 - 0,43]
Erreurs sur le jeu de données de calibration	
Faux positifs (%)	17
Faux négatifs (%)	10
Taux d'erreurs (%)	27

Annexe 4

Annexe 4. Présentation d'un projet de recherche concernant l'impact des coupes de récupération post-incendie sur un coléoptère saproxylique pyrophile (*Acmaeops pratensis*) en forêt boréale (Québec)

1. Contexte de l'étude

Les feux constituent la principale perturbation naturelle en milieu boréal (Rowe and Scotter 1973), brûlant en moyenne 2,8 millions d'hectares par année au Canada (Stocks et al. 2002). Lorsque les feux ravagent des forêts commerciales, des plans spéciaux d'aménagement sont élaborés afin de récolter rapidement les arbres brûlés avant qu'ils ne perdent leur valeur marchande (Nappi et al. 2011). Cette récolte, souvent qualifiée de « coupe de récupération », vise avant tout à compenser partiellement les pertes financières. Néanmoins, l'utilisation croissante de la coupe de récupération après incendie soulève de sérieuses questions en termes de conservation de la biodiversité (Boucher et al. 2012). En effet, les incendies génèrent rapidement une nécromasse ligneuse (Tinker and Knight 2000) qui constitue une ressource importante pour de nombreuses espèces dites « saproxyliques », c'est à dire qui dépendent, au moins pendant une partie de leur cycle de vie, d'arbres moribonds ou morts, debout ou à terre, ou de champignons lignicoles, ou encore de la présence d'autres organismes saproxyliques (Speight 1989)

Les assemblages de coléoptères en forêts récemment incendiées se distinguent nettement de celles présentes dans les forêts non brûlées (Saint-Germain et al. 2004; Boucher et al. 2012). Ces assemblages sont principalement influencés par trois types de facteurs environnementaux : (i) les caractéristiques forestière avant feu, telle la composition en essences; (ii) les conditions générées par le feu lui-même, comme la sévérité du feu et la distance à la forêt non-brûlée et (iii) la surface récoltée post-incendie. En outre, les zones forestières brûlées sont particulièrement favorables aux espèces xylophages (*Cerambycidae*, *Scolytinae*, *Buprestidae*) qui s'y reproduisent abondamment. Parmi elles figurent *Acmaeops pratensis*, une espèce holarctique, reconnue comme étant inféodée au bois severement brûlé (Boucher 2010), notamment d'épinette noire. Cette espèce est actuellement considérée comme « en danger » sur plusieurs listes rouges européennes (Moretti et al. 2010) L'amélioration des connaissances des patrons de distribution de ces espèces, constitue un élément important dans la prise de décision politique liée au maintien de l'intégrité écologique de l'écosystème forestier boréal.

2. Objectifs de l'étude

L'objectif général du projet de recherche, conduit dans le cadre de cette thèse en 2016 au sein du Centre de Foresterie des Laurentides (Ressources Naturelles Canada, Québec) sous la direction

du Dr. Christian Hébert, était de déterminer (i) si la présence de *Acmaeops pratensis* peut être considérée comme un indicateur d'intégrité écologique des forêts brûlées, et (ii) s'il est possible déterminer un seuil à partir duquel les coupes de récupération ont un impact négatif sur cet indicateur et *in fine* définir des modalités de certification de ces coupes. Dans ce contexte, nous avons évalué l'effet des caractéristiques de l'habitat sur l'occurrence de cette espèce à plusieurs échelles spatiales – locale (caractéristiques du micro-habitat) et régionale (caractéristiques des brûlis).

Plus particulièrement, au sein de sept brûlis datant de 2010, tous localisés dans la région de la Haute-Mauricie localisée dans la province de Québec (Figure A4.1), nous souhaitons :

- Identifier les caractéristiques affectant l'occurrence du coléoptère *Acmaeops pratensis* à l'échelle du micro-habitat (arbres brûlés)
- Comparer l'abondance de cette espèce à l'échelle du paysage entre différents brûlis caractérisés par (i) une quantité variable d'habitats (i.e. peuplements d'épinette noire severement brûlés) et (ii) des taux de coupes de récupération post-incendie contrastés.

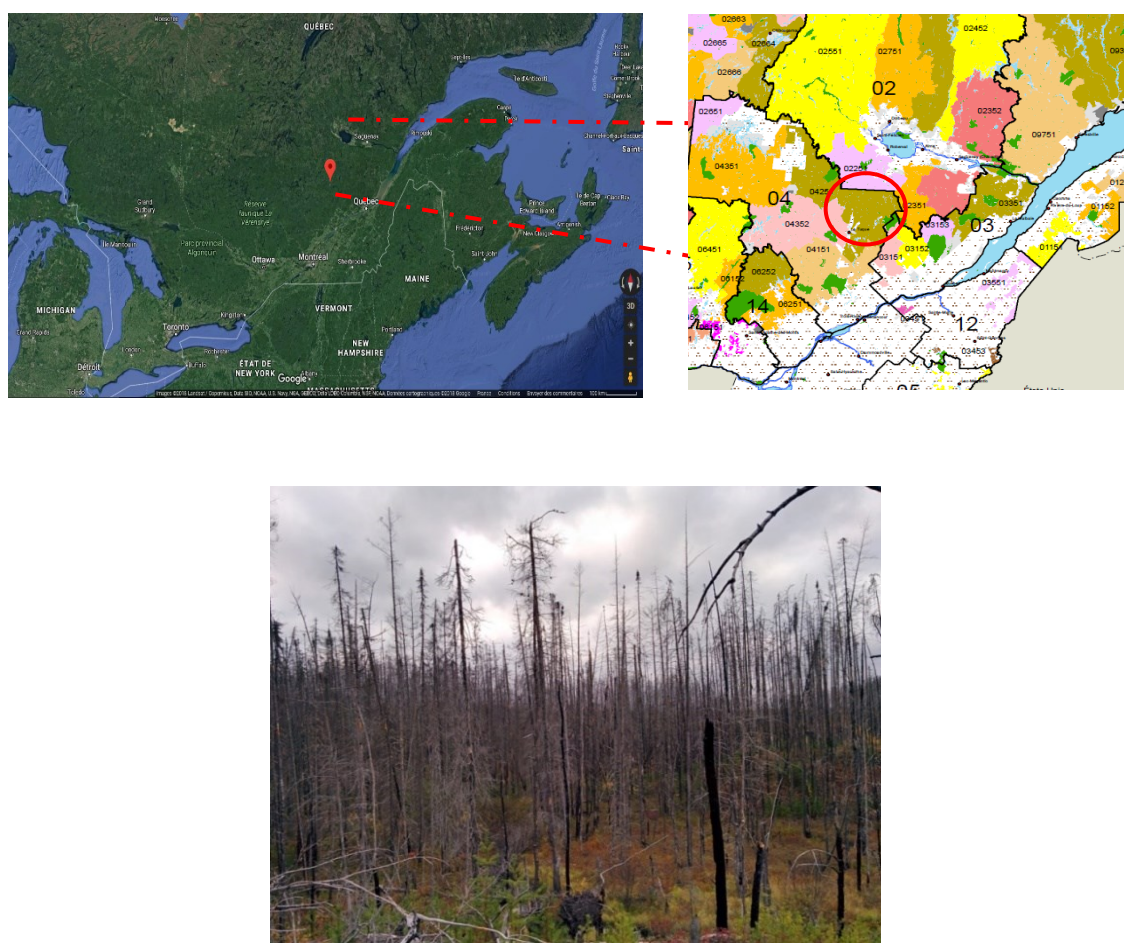


Figure A4.1 Localisation du site d'étude (Québec, région de la Haute-Mauricie) et photographie (G. Percel) d'un brûlis représentatif des peuplements échantillonnés

3. Matériels et Méthodes

3.1 Présentation générale de la zone d'étude

La zone d'étude, d'une surface de 150 km², est localisée dans la région de la Haute-Mauricie (province du Québec) entre le 47 et 49 e parallèle Nord (Figure A4.1). Elle est constituée de sept brûlis datant de 2010 (24 au 26 Mai), couvrant une surface totale de 180 240 ha (Figure A4.2). La composition en essences des peuplements est dominée par des conifères (54%), suivis par des peuplements mixtes (37%) et feuillus (9%). Les peuplements de conifères brûlés sont dominés par l'épinette noire (*black spruce*) suivis par le pin gris (*jack pine*), représentant respectivement 65% et 16% des peuplements.

3.2 Présentation de la stratégie d'échantillonnage : sélection et localisation des sites

Les sites d'échantillonnage, d'une surface de 1 ha (rayon = 56 m), ont été sélectionnés en utilisant des critères similaires à ceux définis dans une étude précédemment conduite en Juin 2011 (*i.e.* 1 an après le feu) dont l'objectif était de déterminer les types de peuplements forestiers présentant une haute valeur de conservation pour les coléoptères saproxyliques associés au feu (Boucher et al. 2016). L'utilisation en priorité de sites déjà échantillonnés présente deux principaux avantages : (i) acquérir des données temporelles sur l'occurrence de *A. pratensis* (*i.e.* 2011 & 2016) et (ii) s'assurer d'un accès aux sites (sauf en cas d'absence d'entretien des chemins).

Ainsi, à partir des informations issues de la carte forestière (ECOFOR) et de la carte de sévérité du feu établie par le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP), les critères de sélection suivant ont été retenus pour la sélection des sites d'échantillonnage :

- Essence dominante : Epinette noire
- Sévérité feu : Roussi ou Carbonisé
- Densité de tiges: classe B ($\geq 60\%$ et $< 80\%$) et classe C ($\geq 40\%$ et $< 60\%$)
- Hauteur moyenne des tiges : classe 3 (≥ 12 m et < 17 m) et classe 4 (≥ 7 m et < 12 m)
- Surface du peuplement ≥ 1 ha
- Distance entre sites ≥ 1 km

A noter qu'un site se caractérise par une homogénéité en termes de sévérité du feu, composition en essences, densité et hauteur des arbres.

Concernant le nombre et la répartition spatiale des sites d'échantillonnage, nous souhaitons réaliser un échantillonnage à grande échelle spatiale – *i.e.* incluant l'ensemble des sept brûlis. Nous avons donc mis en œuvre un échantillonnage stratifié permettant de définir un nombre proportionnel de sites à échantillonner en fonction de la surface d'habitats (peuplements) résiduels (*i.e.* peuplements d'épinette noire brûlés, non récolés après incendie) dans chaque brûlis.

Cependant, étant donné que le nombre de sites échantillonnés est limité dû à des contraintes de temps, les proportions n'ont pas pu être strictement respectées car un brûlis (B7) présente une surface nettement supérieure aux six autres, impliquant de sélectionner un nombre de sites trop élevé (Tableau A4). Au total, 60 placettes ont été sélectionnées. Parmi elles, 33 ont pu être échantillonnées dans le cadre de cette étude (3 semaines – Octobre 2016). Le nombre, la répartition des sites d'échantillonnage et les caractéristiques des différents brûlis sont présentés dans le tableau ci-dessous (Tableau A4).

Tableau A4 Présentation des sept brûlis en termes de surface et taux de récupération post-incendie et repartition des 33 sites échantillonnés

ID brûlis	Surface brûlis (ha)	Surface récupérée (ha)	Taux de récupération	Surface peuplements résiduels (ha) *	Nb sites échantillonnés
B1	6315	1266	0,20	720	4
B2	3676	0	0,00	818	1
B3	11644	0	0,00	2945	4
B4	4357	1436	0,33	541	4
B5	19379	3133	0,16	3557	7
B6	3493	0	0,00	577	3
B7	131373	14939	0,11	25083	10

(*) Les peuplements résiduels correspondent à des peuplements dominés par l'épinette noire, sévèrement brûlés et non soumis à des coupes de récupération post-incendie. Ces peuplements peuvent être considérés comme des habitats pour *Acameops pratensis* d'après les connaissances actuelles de la littérature

3.3 Caractérisation des sites d'échantillonnage

Pour chaque site échantillonné (1 ha), un identifiant unique a été attribué et les coordonnées spatiales (GPS) ont été enregistrées. En outre, les caractéristiques dendrométriques suivantes ont été relevés sur le terrain au sein de chaque site :

➤ Surface terrière

La surface terrière d'un peuplement (G) est, pour un hectare, la somme des surfaces des sections de tous les arbres debout mesurées à hauteur de poitrine (i.e. 1.3 m). Cette mesure a été réalisée à l'aide d'un prisme relascopique en utilisant la méthode dite à angle fixe. Au centre de la placette, l'opérateur a effectué un tour d'horizon relascopique, c'est-à-dire qu'il a effectué un tour complet sur lui-même en visant chaque tige. On voit à travers le prisme une image déplacée des arbres qu'on observe. Trois cas sont alors possible : (i) si les images se recoupent alors l'arbre est compté (valeur de 1) ; (ii) les images sont tangentes alors l'arbre est compté pour moitié (valeur de 0.5) ; (iii) les images ne se recoupent pas alors l'arbre n'est pas compté (valeur de 0). Pour chaque tige comptabilisée (valeur de 1 ou 0.5), l'essence et le diamètre ont été enregistré ; ce dernier paramètre étant nécessaire pour estimer la densité de tige. Le nombre de tiges (N) est ensuite

multiplié par le facteur de surface terrière (FST) permettant ainsi d'obtenir une estimation ponctuelle de la surface terrière à l'hectare ($G = N \times \text{FST}$, mesuré en $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$).

➤ Densité du bois mort au sol

A partir du centre de la placette, deux transects d'une longueur de 20 m, orientés Nord-Sud et Est-Ouest, ont été identifiés à l'aide d'une boussole et d'un ruban décamétrique. Tous les débris ligneux au sol (*logs*) intersectés avec un diamètre ≥ 4 cm et ayant au moins une partie en contact avec le sol ont été enregistrés. Pour chaque pièce de bois, l'essence, le diamètre et le stade de décomposition ont été mesurés. L'évaluation du stade de décomposition est effectuée selon le protocole de Hunter (1990) qui permet d'identifier cinq classes de décomposition différentes.

➤ Composition en essence

L'évaluation de la composition en essences au sein de chaque site a été effectuée par un opérateur en estimant pour chaque essence présente, leur pourcentage de recouvrement sur une surface de 1 ha.

3.4 Protocole d'échantillonnage de l'espèce *Acmaeops pratensis*

L'échantillonnage de *A. pratensis* a été réalisé via deux méthodes distinctes : (i) écorçage sur le terrain des troncs de cinq arbres brûlés ; (ii) prélèvement de trois bûches qui seront placées dans des cages à émergence au laboratoire. Le prélèvement de bûches permet d'obtenir des informations complémentaires sur la présence de xylophages – par ex. compétiteurs et/ou prédateurs potentiels de *A. pratensis*. De plus ces données pourront permettre d'évaluer l'effort d'échantillonnage – i.e. le prélèvement de trois bûches (qui est plus rapide que l'écorçage de cinq arbres sur le terrain) est-il suffisant pour représenter avec fiabilité l'occurrence/abondance de *A. pratensis* ?

➤ Ecorçage des troncs de tiges brûlés

Sur le terrain, cinq arbres brûlés d'épinette noire ont été sélectionnés aléatoirement en tenant compte des critères suivants : (i) pourcentage de recouvrement de l'écorce $\geq 50\%$; (ii) présence d'écorce déhiscente – i.e. non adhérente mais pas entièrement décollée et (iii) DHP ≥ 6 cm. L'écorçage est effectué sur section de longueur de 1.70 m (à partir de 0.3 m du sol, jusqu'à 2 m de hauteur). Pour chaque tige échantillonnée, les données suivantes ont été enregistrées : (i) le nombre de larves de *Acmaeops pratensis* qui ont été prélevées et conservées dans l'éthanol à 70° ; (ii) le nombre de larves/imago d'autres coléoptères (notamment des prédateurs/compétiteurs potentiels de *A. pratensis*) qui ont également prélevés et conservés dans l'éthanol à 70° ; (iii) le nombre de trous de sortie de xylophages (notamment *Monochamus sp.*) ; (iv) la présence de traces d'activité (i.e. galeries) de phloeophages ; (v) le pourcentage de recouvrement de mycélium sur

la section écorcée. En outre, les caractéristiques suivantes ont également enregistré : (i) le DHP de la tige; (ii) la hauteur de la tige (en précisant si la tête du houppier est cassée ou fourchue) ; (iii) le recouvrement d'écorce en pourcentage ; (iv) la sévérité du feu incluant trois critères : le pourcentage de ramilles sur les branches situées dans le tiers supérieur du houppier, la hauteur de carbonisation sur le tronc (i.e. hauteur flamme) et la présence de racines carbonisées (i.e. racines exposées, absence de végétation) ; (v) la teneur en eau, mesurée à l'aide d'une sonde en effectuant deux mesures diamétralement opposées sur la section écorcée, à hauteur de poitrine, sur une surface dépourvue d'écorce.

➤ Prélèvement de bûches

Au sein de chaque site, trois bûches ont été sélectionnées sur trois arbres différents parmi les cinq arbres écorcés. La bûche d'une longueur de 30 cm a toujours été prélevée juste au-dessus de la section écorcée (i.e. section de 2 à 2.30 m à partir du sol). Au laboratoire, les bûches ont été conservées en chambre froide avant d'être placées dans des cages à émergence.

4. Quelques résultats préliminaires

Au total, 33 sites ont été échantillonnés au sein des sept brûlis représentant 165 arbres écorcés et 99 bûches prélevées. A ce jour, seul les données issues de l'écorçage des cinq tiges d'épinette noire ont été analysées. Cet échantillonnage nous a permis de prélever et d'identifier au laboratoire 825 larves du coléoptère *A. pratensis* et 21 larves de son homologue *A. proteus*. Le nombre de larves de *A. pratensis* par site variait de 0 à 85 (Figure A4.2).

4.1 A l'échelle du micro-habitat (tiges d'épinette noire brûlés)

L'analyse de l'occurrence de *A. pratensis*, effectuée en calibrant un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) en considérant le «brûlis » comme un facteur aléatoire, a mis en évidence un effet négatif significatif (i) du taux d'humidité, (ii) du pourcentage de recouvrement des champignons, (iii) du nombre de trous de sortie du xylophage *Monochamus sp.*

4.2 A l'échelle des brûlis (surface d'habitats dans le paysage)

En comparant, via une d'ANOVA, l'abondance moyenne de *A. pratensis* entre les sept brûlis, nous avons trouvé des différences significatives (Figure A4.3). Cependant, ces différences n'étaient expliquées ni par (i) la surface d'habitat résiduel – i.e. peuplements d'épinette noire brûlés, non récoltés – ni par (ii) le taux de récupération – i.e. surface de peuplements brûlés récoltés post-incendie.

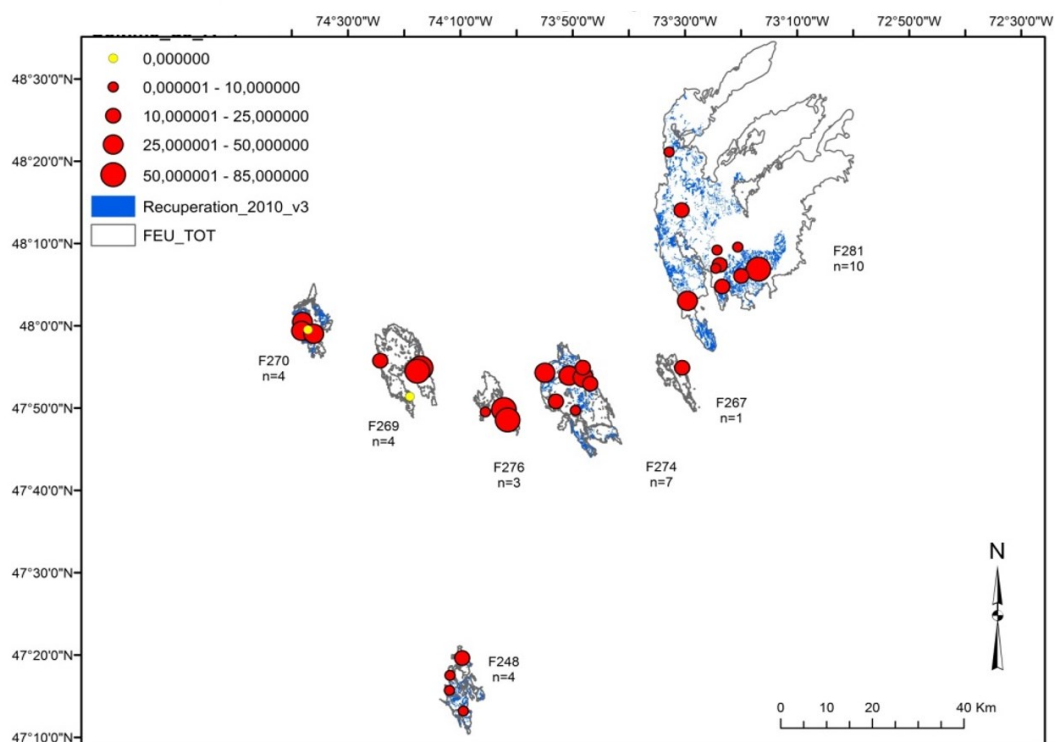


Figure A4.2 Cartographie des sept brûlis présentant la surface de récupération post-incendie ainsi que la répartition des 33 sites échantillonnés associée à l'abondance de *Acamaeops pratensis*
F248 (B1) ; F267 (B2) ; F269 (B3) ; F270 (B4) ; F274 (B5) ; F276 (B6) ; F281 (B7)

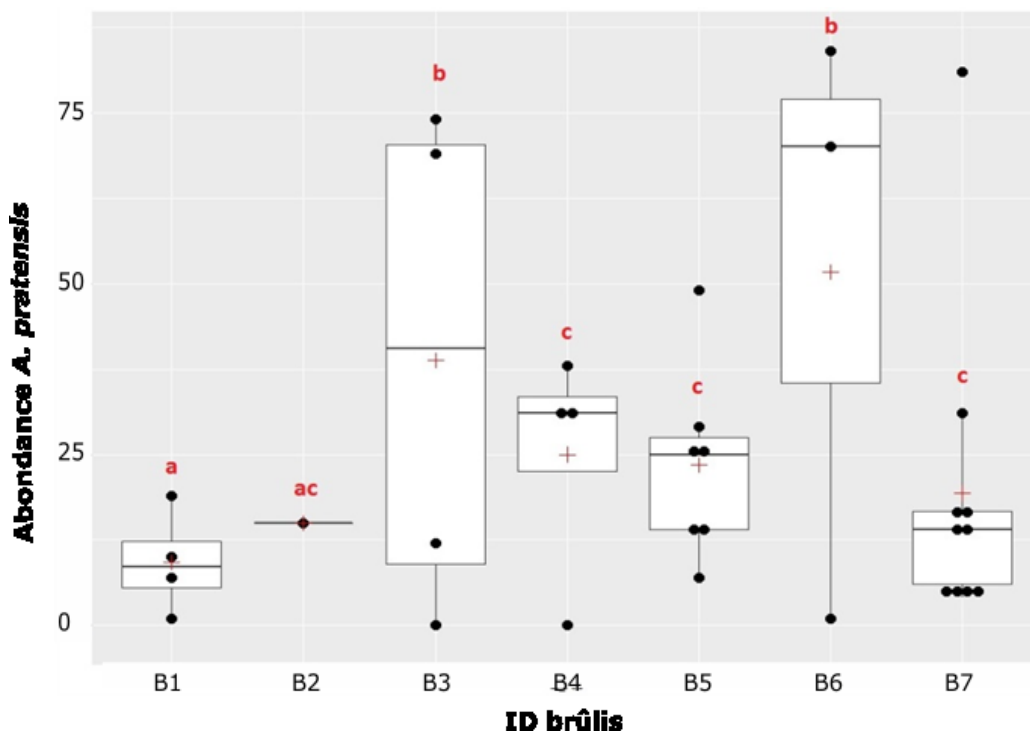


Figure A4.3 Boxplot de l'abondance de *Acamaeops pratensis* pour chacun des sept brûlis.
Les lettres représentent les différences significatives

Références

- Boucher J (2010) Impacts de la coupe de récupération après feu sur les coléoptères associés aux brûlis en forêt boréale: une dynamique temporelle. B.SC dissertation Université du Québec - Chicoutimi
- Boucher J, Azeria ET, Ibarzabal J, Hébert C (2012) Saproxylic beetles in disturbed boreal forests: Temporal dynamics, habitat associations, and community structure. *Écoscience* 19:328–343. doi: 10.2980/19-4-3503
- Boucher J, Hébert C, Ibarzabal J, Baucé É (2016) High conservation value forests for burn-associated saproxylic beetles: an approach for developing sustainable post-fire salvage logging in boreal forest. *Insect Conserv Divers* 9:402–415. doi: 10.1111/icad.12175
- Hunter ML (1990) Wildlife, forests, and forestry. Principles of managing forests for biological diversity. Prentice Hall
- Moretti M, De Cáceres M, Pradella C, et al (2010) Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33 (4):760–771. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06172.x
- Nappi A, Déry S, Bujold F, et al (2011) La récolte dans les forêts brûlées— Enjeux et orientations pour un aménagement écosystémique. Québec, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l’environnement et de la protection des forêts, 51 p.
- Rowe JS, Scotter GW (1973) Fire in the Boreal Forest. *Quat Res* 3:444–464. doi: 10.1016/0033-5894(73)90008-2
- Saint-Germain M, Drapeau P, Hébert C (2004) Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biol Conserv* 118:583–592. doi: 10.1016/j.biocon.2003.10.007
- Speight MCD (1989) Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nat. Environ.* 42:1–79
- Stocks BJ, Mason JA, Todd JB, et al (2002) Large forest fires in Canada, 1959–1997. *J Geophys Res* 108:8149. doi: 10.1029/2001JD000484
- Tinker DB, Knight DH (2000) Coarse Woody Debris following Fire and Logging in Wyoming Lodgepole Pine Forests. *Ecosystems* 3:472–483. doi: 10.1007/s100210000041

Annexe 5

Annexe 5. Résultats complémentaires concernant la dynamique des métapopulations d'une bryophyte corticole protégée (Chapitre 3)

Table A5 Effet de la restriction du jeu de données via l'application de différents seuils de distance aux arbres anciennement occupés (2007 ou 2014) sur l'optimisation du paramètre α_L [incertitude], la distance (m) associée, ainsi que sur les valeurs de connectivité locale ancienne (S_L) obtenues à partir de ces nouveaux jeu de données (valeur minimale, maximale, moyenne et coefficient de variation)

dist.seuil (m)	nb. arbres	α_L opt [IC]	dispersion (m) [IC]	S_L min	S_L max	S_L moy	S_L CV (%)
NA	1521	0.0316 [0.0251-0.0501]	31.62 [19.95-39.81]	2.33	1237.67	337.52	74.67
d80	1469	0.0316 [0.0251-0.0501]	31.62 [19.95-39.81]	5.69	1237.67	349.00	71.29
d70	1412	0.0398 [0.0251-0.0631]	25.12 [15.85-39.81]	3.13	940.49	249.13	73.42
d60	1354	0.0398 [0.0251-0.0631]	25.12 [15.85-39.81]	4.69	940.49	259.05	69.57
d50	1289	0.0398 [0.0251-0.0631]	25.12 [15.85-39.81]	6.99	940.49	270.56	65.41
d40	1184	0.0398 [0.0251-0.0631]	25.12 [15.85-39.81]	10.47	940.49	288.46	60.07
d30	1016	0.0316 [0.0199-0.0501]	31.62 [19.95-50.12]	21.14	1237.67	452.62	49.67
d20	777	0.0316 [0.0158-0.0631]	31.62 [15.85-63.10]	27.73	1237.67	500.31	44.27
d10	299	0.0631 [0.0079-0.1000]	15.85 [10.00-125.89]	31.29	593.78	219.21	43.77

dist.seuil (distance seuil aux arbres anciennement occupés, en mètres) ; nb.arbres (nombre d'arbres) ; α_L opt [IC] (paramètre de dispersion α optimisé et incertitude associée) ; dispersion (distance de dispersion, en mètres et incertitude associée) ; S_L (connectivité locale ancienne) – min (minimum) ; max (maximale) ; moy (moyenne) ; CV (coefficient de variation exprimée en %)

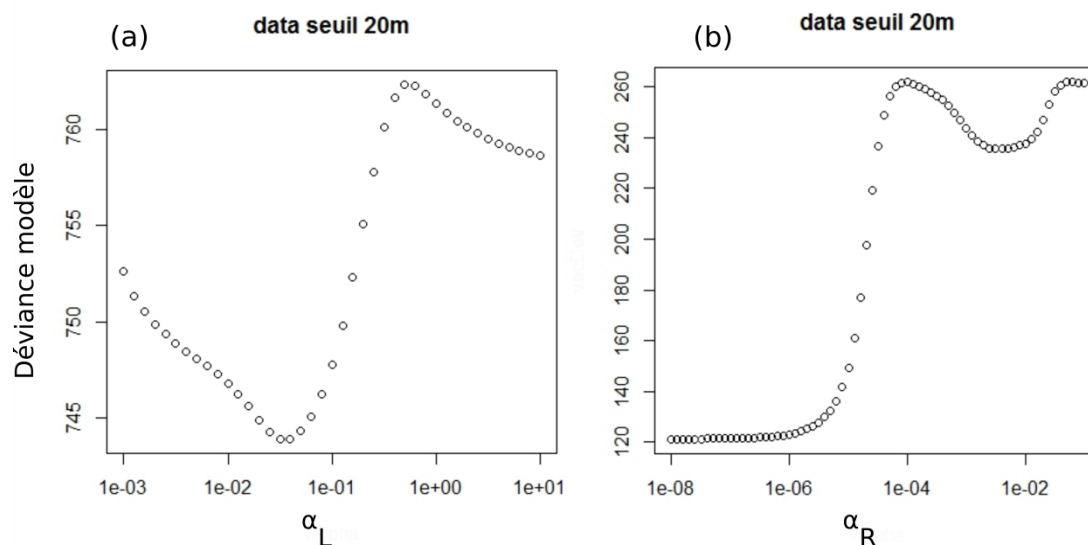


Figure A5a Variation de la déviance des modèles (GLM) prédictifs (a) du taux de colonisation des arbres présents dans les quatre peuplements échantillonnés et (b) de l'abondance de *Dicranum viride* dans les placettes réparties au sein du massif en fonction de la valeur du paramètre de mise à l'échelle (i.e. paramètre de dispersion) α_L et α_R intégré respectivement dans le calculé de la connectivité locale ancienne (S_L) et connectivité régionale actuelle (S_R).

Les points représentent les différentes valeurs testées du paramètre α (i.e. séquence comprise entre 10^{-3} et 10^1 pour α_L et entre 10^{-4} et 10^{-1} pour α_R , avec un pas de 0.1)

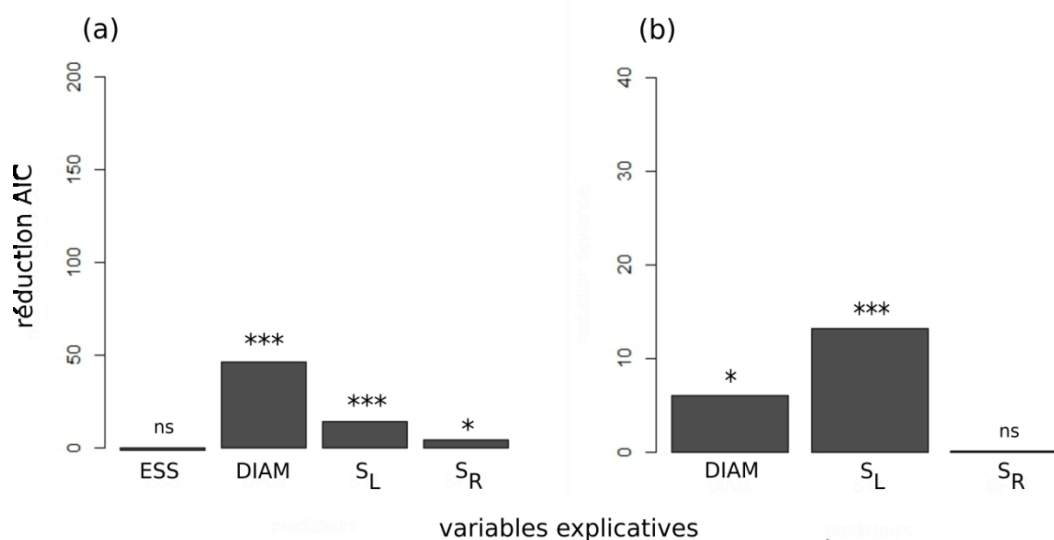


Figure A5b Variables prédictives (a) du taux de colonisation et (b) du taux de survie (inverse de l'extinction) intégrées dans les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) – i.e. incluant un effet aléatoire « peuplement ».

La réduction de l'AIC (axe des ordonnées) induite par l'ajout de chaque variable est associée à une p-value qui a été obtenue par test du rapport de vraisemblance

Annexe 6

Annexe 6. Présentation des données acquises pour évaluer l'importance de la connectivité des éléments de la TTVB sur les chiroptères

1. Objectifs de l'étude

1.1 Améliorer les connaissances concernant la réponse des chiroptères à la spatialisation des habitats

- Evaluer l'effet relatif sur différentes espèces de chiroptères (i) de la quantité locale de gîtes (cavités) et des ressources alimentaires (approximées par le bois mort) à l'intérieur des îlots de vieux bois (IVB) et (ii) de la connectivité des îlots de vieux bois (IVB) – notamment des îlots de sénescence (ILS) – en se basant sur la méthode des chemins de moindre coût, dont la résistance au déplacement pourra être calibrée en fonction de la structure des peuplements (i.e. densité du couvert et stratification de la végétation).

1.2 Evaluer l'aménagement forestier

- Evaluer l'importance de chaque IVB dans la connectivité globale de la trame de très vieux bois (TTVB) existante à Compiègne (i.e. priorisation des îlots)
- Tester et identifier l'emplacement optimal pour la création potentielle de nouveaux IVB afin d'améliorer la connectivité de la TTVB

2. Données environnementales disponibles

2.1 Variables sylvicoles issues du plan d'aménagement (2012) – échelle du peuplement

- Structure (régulier/irrégulier)
- Classe de diamètre dominante
- Composition en essences

2.2 Statistiques issues des données LiDAR (2014) – résolution = 50 cm

- Hauteur maximale de la canopée (MNH)
- Densité moyenne du couvert

2.3 Données dendrométriques de terrain acquises en 2016 au sein des réserves biologiques (RB) et de l'ensemble des îlots de vieux bois (IVB) présents à Compiègne

- Densité des arbres vivants de très gros diamètre (TGB ; DHP $\geq$ 45 ou 70 cm selon l'essence)
- Densité des « grosses » pièces de bois mort (diamètre $\geq$ 30 cm)
- Densité des dendro-microhabitats (notamment cavités)

2.4 Cartographie de la distribution des micro-habitats au sein du massif de Compiègne issue de modélisation statistique (voir Chapitre 1 – section 1.2 pour plus de détails)

3. Données biologiques disponibles

3.1 Données acquises au préalable de cette thèse

Des inventaires chiroptérologiques ont été réalisés par le réseau naturaliste « mammifère » de l'ONF au sein des RB & IVB en 2011, 2013, 2014 et 2015. Le protocole mise en œuvre est fondé sur la détection ultrasonore (protocole MCD30). Au sein de chaque RB/IVB, six points d'écoute de 30 min, répétés trois fois au cours de la saison ont été réalisés (avril-mai, juin-juillet et août-septembre), ceci afin d'évaluer au mieux l'activité par espèce sur un site, ainsi que pour caractériser au moins 80% de la diversité spécifique sur le point d'écoute (Archaux 2008). Ainsi, deux points d'écoute ont été réalisés à l'intérieur des RB/IVB; deux points en lisière et deux points dans des peuplements adjacents, à moins de 200m de la bordure des sites échantillonnés (Tillon 2011).

➔ Au total, 18 IVB (ILS & ILV) et 36 peuplements adjacents ont été inventoriés, représentant un total de 108 points d'écoute (Figure A6).

3.2 Données acquises dans le cadre de cette thèse

En suivant un protocole relativement similaire à celui mis en œuvre précédemment – i.e. application du protocole MCD30 au sein de six points : deux points localisés à l'intérieur des peuplements et un point localisé dans quatre peuplements adjacents (quatre points au total) – une nouvelle campagne d'inventaire a été réalisée en 2017.

➔ Au total, 9 ILS supplémentaires et 36 peuplements adjacents ont été échantillonnés représentant un total de 54 nouveaux points d'écoute (Figure A6).

Ce type d'inventaire a permis d'obtenir des données sur l'occurrence (présence/absence) ainsi que sur l'activité (nombre de contact / heure) pour chaque espèce. Au total, 20 espèces de chiroptères ont pu être détectées et identifiées: Pipistrelles (80%); Serotines et Noctules (4%); Murins (14.2%); Rhinolophes (1.6%); Oreillards (0.7%). L'analyse de la réponse de ces trois derniers groupes apparaît particulièrement pertinente au vu de leur sensibilité à la structure de la végétation.

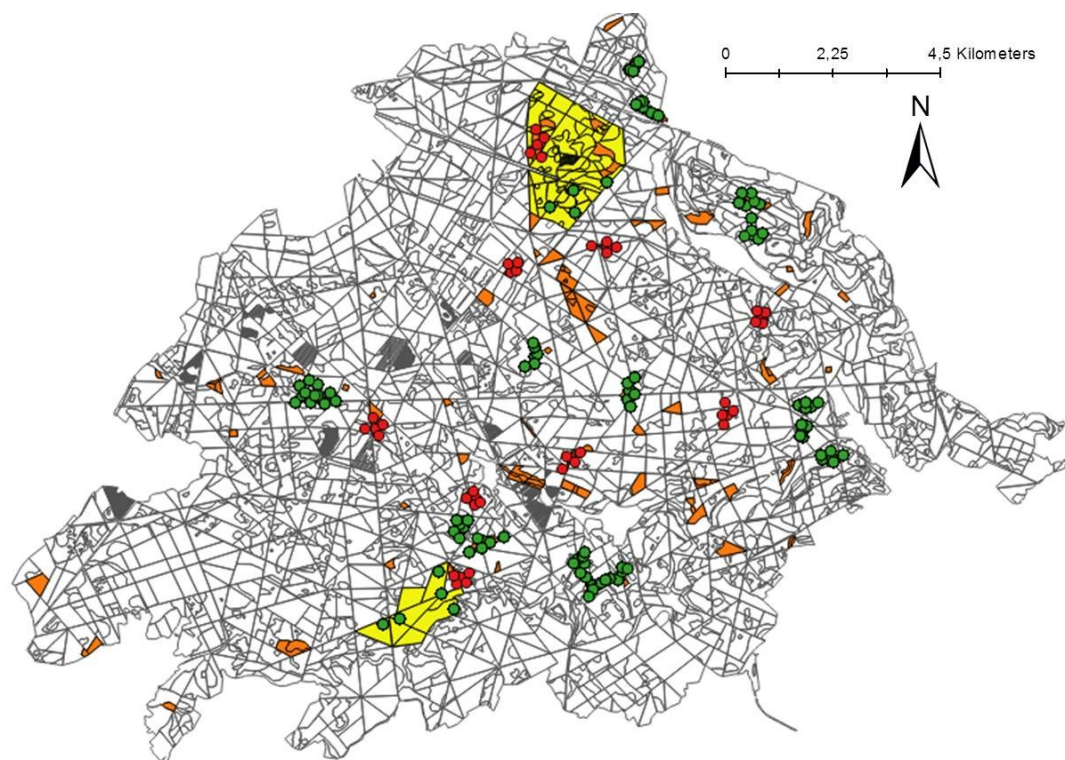


Figure A6 Inventaires chiroptérologiques en forêt de Compiègne au sein des réserves biologiques (RB ; polygones jaunes et des îlots de vieux bois (IVB; polygones oranges) – incluant des îlots de sénescence et de vieillissement). Campagne d'échantillonnage de 2011 à 2016 (points verts) ; 2017 (points rouges)

Références

- Archaux F (2008) Méthodes de suivi des chiroptères en forêt. Complément Action Chiroptères menée en 2007 : Combien de visites et quelle durée d'écoute pour déterminer à l'espèce ? ONF-Cemargref
- Tillon L (2011) Note récapitulative des protocoles à appliquer sur les chiroptères en forêt, Cas des Réserves Biologiques et des Ilots de Vieux Bois. ONF

Gwendoline Percel

Réponse des espèces lignicoles à la disponibilité des habitats en forêt tempérée: approche multi-échelles du micro-habitat au paysage

Résumé : La sylviculture intensive modifie la composition, la structure et la dynamique des peuplements, réduisant notamment la densité et la diversité des attributs forestiers caractéristiques des stades de sénescence (bois mort et micro-habitats portés par les arbres). Ces éléments représentent des habitats essentiels pour les espèces lignicoles. A l'échelle du massif, la planification des opérations sylvicoles va créer une discontinuité spatiale de ces micro-habitats, pouvant être perçue comme une source de fragmentation pour de nombreuses espèces. Cependant, les effets ont été peu explorés au sein des forêts tempérées exploitées. L'objectif de cette thèse est d'évaluer l'effet de la disponibilité des micro-habitats (quantité et configuration) à de multiples échelles spatiales sur les communautés et les populations d'espèces lignicoles, afin de fournir *in fine* des connaissances pour la spatialisation des stratégies de conservation. Nous avons proposé une méthodologie statistique permettant de prédire la distribution des micro-habitats au sein du massif de Compiègne (France). En s'appuyant sur cette cartographie prédictive, nous avons montré que différentes guildes de coléoptères saproxyliques, définies en fonction de traits d'histoire de vie liés aux capacités de dispersion, répondaient à la structure du paysage à différentes échelles spatiales. La modélisation de la dynamique des métapopulations d'une bryophyte épixylique (*Dicranum viride*) nous a permis de mettre en évidence l'importance de la dispersion sur les processus de colonisation/extinction qui sous-tendent les patrons d'occurrence des espèces observés à l'échelle du massif. Nos résultats soulignent le rôle central du bois mort et des micro-habitats, qui peuvent être considérés comme un levier de gestion pertinent. Augmenter leur quantité et optimiser leur arrangement spatial intra et inter-peuplement apparaît essentiel pour assurer la persistance des espèces lignicoles au sein des massifs forestiers gérés.

Mots clés : Fragmentation ; Connectivité ; Biodiversité saproxylique ; Communautés ; Métapopulations, Dispersion ; Gestion forestière

Response of lignicolous species to habitat availability in temperate forests: multi-scale approach from microhabitat to landscape

Summary: Intensive forestry induces a simplification of forest stand structure, composition, and dynamics, resulting in a decrease of density and diversity of old-growth forest attributes (deadwood and tree-related microhabitats). These elements represent critical habitats for lignicolous species. At the landscape scale, forest management planning create a spatial discontinuity of these microhabitats, which can be perceived as a fragmentation process for many species. Although habitat fragmentation is currently recognized as one of the major threats to biodiversity, its impact on species in managed temperate forest are still poorly understood. The objective of this work was to evaluate the effect of microhabitat availability (quantity and configuration) on species communities and populations, at multiple spatial scales, in order to provide evidence-based recommendations regarding the spatial arrangement of conservation strategies. We proposed a statistical methodology to predict the microhabitats distribution within the complex of the Compiègne forest (France). Based on this predictive mapping, we showed that different guilds of saproxylic beetles, defined according to their life history traits related to dispersal abilities, respond to the landscape structure at different spatial scales. Modelling metapopulation dynamics of an epixylic bryophyte (*Dicranum viride*) has highlighted the importance of dispersal on colonization/extinction processes that underlie the species' occurrence patterns observed at the forest scale. Our results emphasize the key role of deadwood and tree-related microhabitats, which can be considered as relevant management leverage. Increase their quantity and optimize their spatial arrangement within and between forest stands, appears to be essential for persistence of the lignicolous species within managed forests.

Keywords: Fragmentation; Connectivity; Saproxylic biodiversity; Communities; Metapopulations; Dispersal; Forest management



IRSTEA
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-Vernisson

