

2.2 Besoins quantitatifs et qualitatifs en bois mort pour la conservation de la biodiversité saproxylique

Thibault Lachat, Christophe Bouget, Rita Bütler et Jörg Müller

► *Outre le rôle majeur qu'il joue dans la conservation des espèces saproxyliques, le bois mort contribue également à la séquestration du carbone, à l'apport en nutriments, à la régénération naturelle, ainsi qu'à la protection contre la chute de pierres.*

Au cours de ces dernières décennies, une prise de conscience a eu lieu quant à l'importance du bois mort dans les écosystèmes forestiers. Aujourd'hui, le bois mort est non seulement reconnu comme un élément clé pour les espèces saproxyliques (les espèces associées à la décomposition du bois des arbres vivants et morts), mais il est également connu pour jouer un rôle important au niveau de la séquestration du carbone, de l'apport en nutriments et de la rétention d'eau. Il pourrait également favoriser la régénération naturelle, notamment dans les forêts de montagne comportant des herbes pérennes. De plus, le bois mort peut également contribuer à la protection contre la chute de pierres sur les pentes raides, ainsi que jouer un rôle essentiel au sein d'autres écosystèmes tels que les rivières et les lacs, dotés de frayères. Ce chapitre se concentrera sur le bois mort au sein de l'écosystème forestier, en tant qu'habitat ou substrat de la biodiversité saproxylique.

Malgré l'absence fondamentale de données, il est généralement accepté que vers 1900, le bois mort n'était présent qu'en très faible quantité dans la plupart des forêts d'Europe centrale, car le bois de chauffage constituait la source d'énergie primaire la plus importante. À cette époque, on trouvait du bois mort dans les forêts servant de pâturage abritant des arbres sénescents ou dans les souches des taillis. Cette situation changea vers 1910, lorsque le charbon devint la principale source d'énergie. Après la Seconde Guerre mondiale, la quantité de bois mort connut une augmentation en raison d'un relâchement de la gestion forestière et de la baisse de la demande en bois de chauffage (Speight, 1989). Depuis 1990, les données sur les forêts européennes ont permis de constater une augmentation générale du bois mort (FOREST EUROPE, 2011). Cela peut être dû à une amélioration du respect des principes de gestion forestière durable, ainsi qu'aux importantes perturbations dues aux chablis par le vent (Priewasser *et al.*, 2013). Par conséquent, la quantité de bois mort est plus importante aujourd'hui qu'il y a cent ans.

Les acteurs de la gestion forestière posent souvent la question suivante : quelles sont la quantité et la qualité de bois mort nécessaires pour promouvoir la conservation de la biodiversité saproxylique ? La plupart du temps, la meilleure réponse est : cela dépend des objectifs de conservation ou des espèces visées. Puisque les besoins en termes d'habitat diffèrent selon les espèces et selon les types de forêt, il est très improbable qu'il ne soit jamais possible d'identifier des cibles simples de bois mort garantissant la survie de toute la communauté des

espèces saproxyliques (Ranius et Jonsson, 2007). Néanmoins, les travaux scientifiques de ces dernières années peuvent mettre en avant certains seuils écologiques assurant le maintien d'une certaine proportion de diversité saproxylique.

► *La survie des espèces saproxyliques dépend non seulement de la quantité du bois mort, mais également de sa qualité, telle que définie par l'essence, le diamètre et le stade de décomposition. Toutefois, la présence d'une espèce ne garantit pas de bonnes conditions d'habitat ; elle peut refléter un simple héritage de l'époque où son habitat existait encore.*

Les espèces saproxyliques sont habituées à vivre dans un habitat dynamique tel que le bois mort, dont les caractéristiques physiques et chimiques changent au cours du temps. Afin de maintenir une population locale, les espèces saproxyliques doivent donc être capables de coloniser de nouveaux habitats adaptés, et ce au bon moment. Selon leur écologie et leurs préférences en matière d'habitat, certaines espèces saproxyliques doivent trouver un nouvel habitat au bout de seulement quelques mois (notamment les colonisateurs de bois mort frais ou de petites branches), alors que d'autres espèces, comme le scarabée pique-prune *Osmoderma eremita*, peuvent maintenir une population dans un même arbre à cavités à terreau pendant plusieurs décennies. Si la densité d'un habitat potentiel est trop faible en raison d'une quantité insuffisante de bois mort ou d'une qualité inadéquate en termes d'habitat (un nombre insuffisant de gros bois morts au sol à un stade de décomposition avancé, par exemple), la colonisation de nouveaux arbres ne suffira pas à compenser une extinction locale. La capacité de survie des espèces saproxyliques dépend donc non seulement de la quantité, mais également de la qualité du bois mort. Généralement, le seuil d'extinction des espèces ayant des niches écologiques étroites (espèces spécialistes) et/ou des espèces ayant une capacité de dispersion limitée sera plus critique (Müller et Bütler, 2010). Le seuil d'extinction fait référence à la taille minimum d'un habitat adapté à une espèce, au-delà de laquelle la population persiste et en deçà de laquelle une population ne peut survivre. Cependant, lorsqu'un habitat est détruit ou absent localement, la plupart des espèces tributaires de cet habitat ne disparaîtront pas immédiatement. Selon Tilman *et al.* (1994), le déclin de la population d'une espèce suite à la destruction d'un habitat se fait avec un certain décalage dans le temps, nommé dette d'extinction. Ce terme signifie qu'une telle espèce pourrait survivre en tant que « mort vivant » pendant longtemps au sein d'un écosystème ne lui étant plus adapté sur le long terme. L'observation d'une espèce spécifique pourrait donc s'avérer un héritage datant de l'époque où son habitat existait encore. La dispersion des espèces associées à un habitat à courte durée de vie tel que le bois mort demeure mal comprise. Par exemple, grâce au suivi télémétrique de nombreux individus de pique-prune, la distance de dispersion observée de cette espèce a augmenté (Dubois et Vignon, 2008). Ici, il faut tenir compte du fait que seuls quelques individus sont nécessaires pour coloniser une nouvelle parcelle forestière sur une longue période. Toutefois, de tels événements isolés sont difficiles à étudier.

À l'échelle d'un peuplement, une grande quantité de bois mort dans des conditions naturelles entraîne non seulement une grande diversité de substrats (par exemple, un arbre entier offrant différents diamètres), mais également une surface de bois mort plus importante. Selon la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967), on peut s'attendre à une plus grande richesse en espèces sur l'échantillonnage d'unités d'une surface plus grande. De

même, les peuplements présentant d'importantes quantités de bois mort abriteront généralement davantage d'espèces saproxyliques que les peuplements présentant de faibles quantités de bois mort.

Même si la relation entre le nombre d'espèces et la quantité de bois mort est bien établie pour les forêts boréales (Martikainen *et al.*, 2000), cette relation demeure moins claire pour les forêts tempérées d'Europe centrale. Par ailleurs, il semble que d'autres facteurs influencent également la communauté des espèces saproxyliques de ces forêts plus tempérées. Néanmoins, même si la corrélation entre la biodiversité saproxylique et la quantité de bois mort est modérée, elle n'en existe pas moins, ce qui prouve que n'importe quelle pratique forestière promouvant le bois mort est bénéfique à la biodiversité saproxylique (Lassauce *et al.*, 2011).



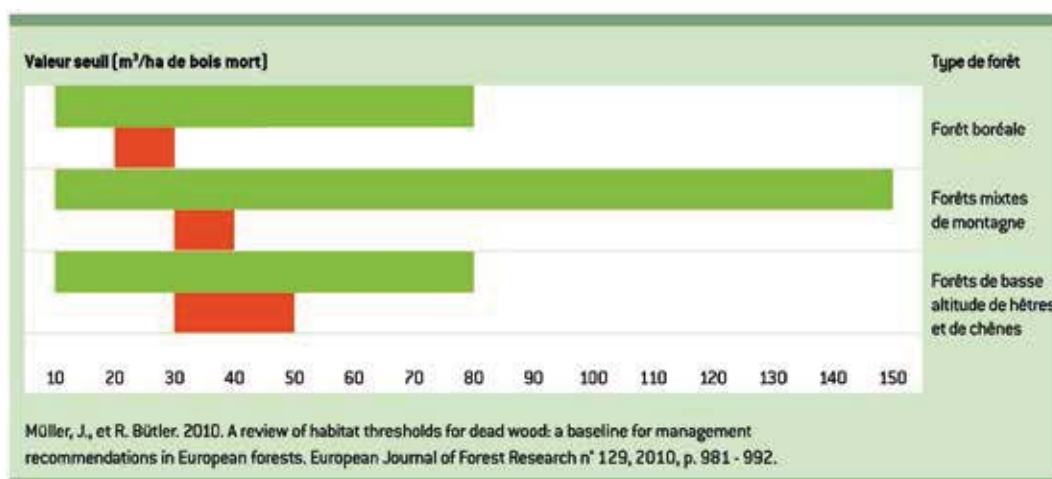
Figure 27. Une grande quantité de bois mort entraîne une plus grande diversité des substrats. Ainsi, les peuplements présentant d'importants volumes de bois mort abritent généralement plus d'espèces saproxyliques que les peuplements présentant de faibles volumes de bois mort. Photo de R. Bütler.

► *Selon le type de forêt, des quantités de bois mort, allant de 20 à 50 m³/ha, ont été identifiées comme étant le seuil minimum nécessaire au maintien de la plupart des espèces saproxyliques. Les espèces très exigeantes ont besoin de plus de 100 m³/ha.*

Les seuils sont principalement définis espèce par espèce. Pourtant, il est très utile de déterminer ces seuils à l'échelle de la communauté lorsqu'il s'agit de la conservation de communautés entières. Ainsi, lors de l'établissement de seuils d'habitat, il est judicieux de tenir compte du plus grand nombre d'espèces possible, afin de maintenir l'ensemble de la com-

munauté d'espèces dépendant du bois mort. Müller et Bütler (2010) ont réalisé une analyse bibliographique basée sur 37 seuils s'appliquant au bois mort. La plupart des espèces ou des groupes d'espèces considérés présentaient un pic à 20-30 m³/ha dans les forêts boréales de conifères ; à 30-40 m³/ha dans les forêts alpines mixtes ; et à 30-50 m³/ha dans les forêts de basse altitude. Ces quantités de bois mort permettent de maintenir la majorité des espèces saproxyliques considérées. Cependant, les espèces saproxyliques ou les groupes d'espèces saproxyliques nécessitant une grande quantité de bois mort ne peuvent pas être maintenus dans le cadre de plans de conservation basés sur ces seuils écologiques. Par exemple, Moning et Müller (2008) ont observé un seuil de 141 m³/ha de bois mort pour les oiseaux pondant dans les cavités. Le champignon parasite *Antrodia citrinella* a été trouvé uniquement au sein de peuplements où le bois mort représentait plus de 120 m³/ha (Bässler et Müller, 2010). Ces deux exemples soulignent le caractère nécessaire des réserves forestières où les forêts peuvent se développer naturellement et les quantités de bois mort atteindre des quantités similaires à celles rencontrées dans les forêts primaires.

Tableau 6. Valeurs seuils de bois mort (m³/ha) des forêts européennes, pour la présence d'espèces ou la richesse spécifique. Le vert indique la gamme de valeurs et le rouge les valeurs maximales [d'après Müller et Bütler, 2010].



► *Puisque l'influence du bois mort sur les espèces saproxyliques s'accroît avec l'augmentation de l'échelle spatiale, les pratiques de gestion favorisant le bois mort doivent être organisées à grande échelle. Il convient également de tenir compte de la dimension temporelle, car la continuité du couvert forestier et la disponibilité du bois mort peuvent jouer un rôle majeur dans la protection de la biodiversité saproxylique.*

L'influence du bois mort sur les espèces saproxyliques doit être considérée à différentes échelles spatiales, plus précisément à l'échelle locale et régionale ou à l'échelle d'un site. Okland et al. (1996) ont découvert que le bois mort est un facteur important à grande (4 km²) et moyenne

(1 km²) échelle pour la richesse et la composition spécifiques, alors que seules des relations faibles ont été constatées à petite échelle (0,16 ha). Franc *et al.* (2007) ont souligné le fait que l'importance du bois mort s'accroît de pair avec l'augmentation des échelles spatiales. Cela peut influencer les pratiques de gestion favorisant le bois mort, qui devraient être organisées à grande échelle afin d'améliorer la conservation des espèces saproxyliques. Toutefois, à l'échelle du site, les effets quantitatifs du bois mort sur la communauté saproxylique sont toujours insuffisamment compris, même s'ils sont probablement extrêmement importants. Ici, deux échelles de gestion forestière sont affectées : les opérations de coupe sont menées à l'échelle des parcelles (entre 20 et 100 hectares en Europe centrale), tandis que la planification de la gestion forestière sur une décennie se fait à l'échelle des massifs.

En outre, il convient non seulement de prendre en compte l'échelle spatiale, mais également la dimension temporelle. Le bois mort étant un habitat dynamique évoluant avec le temps, il faut qu'il soit disponible au bon moment et au bon endroit, ainsi que présenter une certaine qualité afin de pouvoir être colonisé par une espèce et que celle-ci puisse survivre. Cette continuité dans l'approvisionnement en bois mort est appelée « tradition d'habitat ». Brunet et Isacsson (2009) ont souligné l'importance de la continuité du bois mort et des arbres âgés pour la conservation des espèces inscrites sur la liste rouge, tandis que Buse (2012) a démontré que les espèces saproxyliques associées aux structures et aux caractéristiques des forêts primaires sont liées à la continuité du couvert forestier. Par conséquent, la continuité du couvert forestier et la disponibilité du bois mort semblent jouer un rôle majeur dans la protection de la biodiversité saproxylique, même si toutes les espèces saproxyliques n'y sont pas sensibles. Néanmoins, pour les espèces y étant sensibles, cette continuité leur permet de survivre au sein de peuplements n'étant pas en gestion, alors qu'elles disparaissent des forêts exploitées dans lesquelles la tradition d'habitat a été interrompue (Müller *et al.*, 2005). En outre, les espèces saproxyliques peuvent avoir évolué afin de s'adapter aux perturbations naturelles. La transition d'une situation où la forêt subit des perturbations naturelles à un système géré peut non seulement être assimilée à une discontinuité, mais également entraîner des changements dans le régime de perturbations.

► *En termes d'essences, de diamètre, de stade de décomposition et de type (au sol ou sur pied), la diversité du bois mort a un effet positif sur la conservation des assemblages d'espèces saproxyliques.*

Généralement, en présence d'une grande quantité de bois mort, diverses caractéristiques typiques du bois mort deviennent disponibles qui accroissent la diversité de la niche, ce qui à son tour améliore la capacité de survie de nombreuses espèces saproxyliques. Bien que les effets indépendants de la quantité et de la qualité de bois mort n'aient pas encore été établis, et qu'il existe très probablement une corrélation entre quantité et qualité, plusieurs études ont déjà remarqué l'importance du nombre de types de bois mort. Par conséquent, le maintien de diverses qualités de bois mort en termes d'essences, de diamètre, de stade de décomposition et de type (au sol ou sur pied) a un effet positif sur la conservation des espèces saproxyliques. Cela est particulièrement important car la spécialisation écologique, souvent accompagnée d'une faible densité de population, rend les espèces particulièrement vulnérables (Jönsson *et al.*, 2008).

► *La plupart des espèces saproxyliques sont spécialisées soit dans les conifères, soit dans les feuillus ; peu d'espèces généralistes sont connues. Des espèces ayant une gamme d'hôtes plus réduite sont également connues. Toutefois, l'effet de l'essence décline avec la décomposition du bois mort.*

Des associations d'arbres hôtes de saproxyliques peuvent apparaître à différents niveaux, allant du vrai spécialiste au généraliste d'hôte. Les conifères et feuillus constituent des groupes d'arbres hôtes discriminants pour les saproxyliques. Par exemple, la plupart des espèces saproxyliques de champignons et de coléoptères sont soit spécialisées dans les conifères, soit dans les feuillus ; peu d'espèces généralistes sont connues. Cette séparation des arbres en deux domaines semble être un schéma universel (Stokland *et al.*, 2012). Toutefois, derrière ce regroupement, plusieurs espèces présentent une gamme d'hôtes plus réduite. Les colonisateurs pionniers, en particulier, tels que les scolytes, sont même spécialisés dans une seule essence ou un seul genre botanique. L'effet des essences sur les saproxyliques décline avec la décomposition du bois mort, en raison de la convergence des caractéristiques physiques et chimiques de bois. Toutefois, la différence dans la composition spécifique entre les conifères et les feuillus se maintient tout au long du processus de décomposition (Stokland *et al.*, 2012).

► *Il n'est pas possible de substituer une faible quantité de gros bois mort au sol par une grande quantité de petit bois mort au sol pour un volume donné, car chaque type de bois mort a sa propre composition en espèces. Le gros bois mort au sol en décomposition a été identifiées comme étant essentielle à la conservation des espèces saproxyliques, car il est inexistant dans la plupart des forêts exploitées.*

Le diamètre des pièces de bois mort n'a pas lui-même un effet direct sur les espèces saproxyliques, mais d'autres facteurs sont influencés par la taille du bois mort, tels que l'épaisseur de l'écorce (l'écorce étant plus épaisse et plus grossière sur les grands arbres âgés que sur les arbres jeunes) et le rapport surface/volume (les gros bois morts ont un rapport surface/volume inférieur à celui des petits bois morts), qui, à son tour, influence l'humidité et la température. Plusieurs études ont mis en avant la corrélation entre la taille du corps des coléoptères saproxyliques et le diamètre du bois mort. Cette corrélation peut s'expliquer par les ressources disponibles, qui peuvent être considérées comme un facteur limitant du développement larvaire, ainsi que par la stabilité du microclimat et la durabilité des habitats, car le bois mort présentant un large diamètre se décompose plus lentement que le bois mort de petit diamètre (Gossner *et al.*, 2013).

Les grosses pièces de bois mort sont également plus hétérogènes car elles offrent davantage de niches écologiques en comportant plusieurs stades de décomposition et espèces de champignons, en créant différents microhabitats, qui à leur tour influencent la diversité des espèces saproxyliques. Toutefois, si le bois mort de gros diamètre et le bois mort de petit diamètre abritent un nombre similaire d'espèces pour une surface ou un volume donné (Sto-

kland *et al.*, 2012), chacun a ses propres compositions en espèces (Brin *et al.*, 2011). Ainsi, substituer de nombreux petits bois à quelques gros pour un volume donné de bois mort n'est pas suffisant. De plus, Juutilainen *et al.* (2011) soulignent que mener une étude restreinte aux débris ligneux grossiers peut entraîner une sous-estimation de la richesse et de l'abondance des espèces saproxyliques. Il convient de maintenir une grande diversité des diamètres de bois mort afin de permettre la conservation de la biodiversité saproxylique. De manière générale, les forêts exploitées présentent une quantité insuffisante de gros bois mort au sol en décomposition (diamètre supérieur à 50 cm pour *Fagus sylvatica*, par exemple), alors que ces types ont été identifiées comme étant essentielles aux espèces saproxyliques.



Figure 28. Le bois mort présentant un large diamètre (supérieur à 50 cm) est particulièrement important pour les espèces saproxyliques. Photo de T. Lachat.

► *Au cours du processus de décomposition où le bois passe de l'état de bois mort frais à l'état de bois pourri, la composition et la richesse spécifiques évoluent dans le bois mort. De plus, la manière dont l'arbre meurt a un effet important sur la composition de la communauté saproxylique.*

Le bois mort est connu pour être un habitat dynamique où les extinctions d'espèces locales sont causées par la destruction ou la détérioration graduelle du substrat en raison de la décomposition du bois, qui, à son tour, permet aux autres espèces de s'établir. Pour que ces espèces puissent persister à long terme, il faut que de nouvelles taches d'habitat soient colonisées avec succès (Jönsson *et al.*, 2008). Au cours du processus de décomposition où le bois

passer de l'état de bois mort frais à l'état de bois pourri, les caractéristiques biotiques et abiotiques de cet habitat/substrat changent considérablement. Sommairement, on distingue trois phases de décomposition permettant la succession des espèces saproxyliques, en particulier des invertébrés : la phase de colonisation (invasion du bois mort frais par les saproxyliques primaires) ; la phase de décomposition (les saproxyliques primaires sont rejoints par les saproxyliques secondaires) ; et la phase d'humification (les saproxyliques sont progressivement remplacés par des organismes de la faune du sol) (Stokland *et al.*, 2012).

En plus du renouvellement des espèces au cours de la décomposition du bois, ce processus influence également très fortement la richesse en espèces. Par exemple, les basidiomycètes présentent la plus grande richesse spécifique aux stades de décomposition intermédiaires aussi bien des conifères que des feuillus. Pour les coléoptères, plusieurs études ont démontré que la plus grande richesse en espèces apparaît au début du processus de décomposition des conifères, tandis que la richesse spécifique atteint son maximum plus tard pour les feuillus, pendant les stades de décomposition intermédiaires ou même tardifs (Stokland *et al.*, 2012).

De plus, la manière dont l'arbre meurt a un effet important sur la composition de la communauté saproxylique. Par exemple, un arbre âgé peut avoir besoin de plusieurs années, voire de plusieurs décennies, pour mourir complètement, et, une fois mort, il peut rester sur pied (chandelle) avant de tomber. De nombreuses espèces réussiront à créer des microhabitats sur un tel arbre, qui à leur tour abriteront d'autres espèces. Dans ce cas, la mort d'un arbre est un processus aussi complexe que graduel. Si un arbre est abattu ou s'il meurt soudainement en raison d'un feu ou d'un déracinement par le vent, la colonisation empruntera une trajectoire totalement différente. Toutefois, ces différences sont plus importantes au début de la décomposition qu'à la fin, ce qui est dû au fait que les caractéristiques du bois mort convergent à la fin du processus de décomposition.

► ***Les facteurs abiotiques, tels que la température et l'humidité, et les interactions biotiques, tels que la prédation et la compétition, exercent également une forte influence sur la composition des espèces présentes dans le bois mort.***

Des agents biotiques et abiotiques supplémentaires exercent également une forte influence sur la composition des espèces présentes sur le bois mort. La température et l'humidité sont deux des principaux facteurs abiotiques pouvant être influencés par la position du bois mort, en particulier lorsqu'il est sur pied (chandelle) ou au sol. Plus sèche qu'une bûche en contact avec le sol, une chandelle peut également être plus exposée au soleil. Ici encore, il ne s'agit pas de la présence de conditions plus ou moins favorables aux espèces saproxyliques, mais davantage de conditions différentes, permettant d'accroître la capacité de survie de certains groupes d'espèces. Les conditions humides sont généralement favorables à de nombreux champignons et bryophytes, tandis qu'un environnement chaud et sec peut s'avérer favorable à toute une série de coléoptères et de lichens saproxyliques. De même, il convient de souligner que des substrats similaires abritent des assemblages d'espèces différents lorsque leur environnement diffère, par exemple différents morceaux de tronc ou de branches mortes du houppier ou gisant sur le sol forestier (Bouget *et al.*, 2011 et Foit, 2010). D'autres facteurs, tels que la présence de microhabitats sur les arbres vivants, peuvent également influencer les assemblages d'espèces vivant sur le bois mort.

En ce qui concerne les interactions biotiques, on peut également mentionner les interactions entre espèces dont nous ne savons encore presque rien, mais qui jouent probablement un rôle crucial. Même si, en matière de succession écologique, certaines interactions entre certaines espèces de champignons et de coléoptères ou entre les proies et les prédateurs sont bien connues (voir par ex. Stokland *et al.*, 2012), la plupart des interactions survenant au sein du réseau trophique saproxylique restent inconnues, en raison de leur nombre (la compétition ou le commensalisme, par exemple).

► *Au cours de la dernière décennie, la quantité de bois mort a connu une augmentation dans toute l'Europe. Toutefois, les objectifs de conservation des espèces saproxyliques n'ont pas encore été atteints car les seuils quantitatifs déterminés pour la conservation de la plupart des espèces saproxyliques n'ont pas encore été atteints dans les forêts de production.*

Aujourd'hui, plusieurs plans de gestion et de promotion du bois mort sont appliqués au sein de l'écosystème forestier. À part la conservation des dernières forêts primaires, des mesures ségrégatives telles que les réserves forestières et les îlots de vieux peuplements sont obligatoires pour stimuler la production de grandes quantités locales de bois mort. Ces grandes quantités sont requises par les espèces saproxyliques les plus exigeantes. Leurs besoins en bois mort en grande quantité et diversité ne sont pas compatibles avec les forêts de production, où la quantité et la diversité des substrats de bois mort, tout comme la dynamique d'apport et de décomposition du bois mort, ont changé. Puisque même les seuils quantitatifs déterminés pour la plupart des espèces saproxyliques sont bien plus importants que la quantité générale de bois mort observée dans les forêts de production, Müller et Bütler (2010) recommandent l'établissement d'un réseau de peuplements forestiers comprenant entre 20 et 50 m³ de bois mort par hectare, plutôt que viser une moyenne plus basse dans tous les peuplements.

De manière générale, au cours de la dernière décennie, la quantité de bois mort a connu une augmentation dans toute l'Europe. Toutefois, cela ne signifie pas que les objectifs en termes de conservation des espèces saproxyliques ont déjà été atteints. La demande en ressources d'énergie renouvelable, qui connaît une augmentation significative et qui a pour objectif de réduire la dépendance aux carburants fossiles, et donc de limiter les émissions de gaz à effet de serre, peut se traduire, à l'avenir, par une intensification des prélèvements forestiers. Par conséquent, le nombre d'arbres sénescents de grande taille et la quantité de bois mort risquent de diminuer. Une telle intensification de la gestion forestière devrait avoir un effet négatif sur la biodiversité saproxylique. Toutefois, il serait possible de réaliser cette intensification de la gestion forestière par le biais de pratiques adaptatives et durables, les propriétaires et les gestionnaires forestiers prenant de plus en plus conscience de la nécessité de conserver la biodiversité. Cela ne pourra être accompli qu'avec l'aide de tous les acteurs, y compris chercheurs, responsables de la conservation et décideurs.

Figure 29. De nombreuses espèces saproxyliques, telles que les capricornes, ont non seulement besoin de bois mort, mais également d'endroits ensoleillés dotés d'inflorescences où les adultes peuvent se nourrir de pollen et de nectar. Photo de B. Wermeinger.



Le seuil écologique de la quantité de bois mort, situé entre 20 et 50 m³/ha, devrait être atteint au sein d'un réseau de peuplements forestiers à l'échelle des sites, plutôt que viser une quantité moyenne inférieure dans tous les peuplements.

Encadré 16. Recommandations de gestion

La conservation de la biodiversité saproxylique dépend de la quantité et de la qualité du bois mort. De manière générale, une grande quantité de bois mort est associée à une grande diversité au sein de cet habitat (différences en matière de diamètres, de stades de décomposition, d'essences et de positions), ce qui accroît sa valeur écologique pour les espèces saproxyliques. La majorité de ces espèces peut se maintenir avec la quantité suivante de bois mort (Müller et Bütler, 2010) :

- entre 20 et 30 m³/ha dans les forêts boréales de conifères ;
- entre 30 et 40 m³/ha dans les forêts alpines mixtes ;
- entre 30 et 50 m³/ha dans les forêts de basse altitude.

Ces seuils quantitatifs sont bien plus élevés que la quantité générale de bois mort disponible dans les forêts exploitées à des fins commerciales. C'est pourquoi il est recommandé d'établir, à l'échelle des massifs, un réseau de peuplements forestiers abritant des quantités de bois mort à hauteur de 20 à 50 m³/ha, plutôt que de viser une quantité moyenne inférieure dans tous les peuplements. Les espèces saproxyliques très exigeantes nécessitant des quantités de bois mort supérieures à 100 m³/ha, l'existence de forêts

non soumises à une gestion est indispensable à leur conservation. Il convient d'accorder une attention particulière au bois mort de gros diamètre se trouvant à des stades de décomposition avancés, car celui-ci est généralement insuffisant dans les forêts en gestion. Par exemple, dans le cas de *Fagus sylvatica*, l'essence la plus courante des forêts tempérées d'Europe, il faut conserver au sein des peuplements les pièces de bois mort d'un diamètre supérieur à 50 cm.

Références

- C. Bässler et J. Müller**, « Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antridiella citrinella* Niemela & Ryvarden ». *Fungal Biology* N° 114, 2010, p. 129-133
- C. Bouget, A. Brin et H. Brustel**, « Exploring the «last biotic frontier»: Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? ». *Forest Ecology and Management* N° 261, 2011, p. 211-220
- A. Brin, C. Bouget, H. Brustel et H. Jactel**, « Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests ». *Journal of Insect Conservation* N° 15, 2011, p. 653-669
- J. Brunet et G. Isacsson**, « Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution ». *Biodiversity and Conservation* N° 18, 2009, p. 2387-2404
- J. Buse**, « ‘Ghosts of the past’: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands ». *Journal of Insect Conservation* N° 16, 2012, p. 93-102
- G. Dubois et V. Vignon**, « First results of radio-tracking of *Osmoderma Eremita* (Coleoptera: Cetoniidae) in French chestnut Orchards ». *Revue d'écologie-La Terre et la Vie*, 2008, p. 131-138
- J. Foit**, « Distribution of early-arriving saproxylic beetles on standing dead Scots pine trees ». *Agricultural and Forest Entomology* N° 12, 2010, p. 133-141
- FOREST EUROPE, UNECE et FAO**, *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, 2011
- N. Franc, F. Gotmark, B. Okland, B. Norden et H. Paltto**, « Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest ». *Biological Conservation* N° 135, 2007, p. 86-98
- N.M. Gossner, T. Lachat, J. Brunet, G. Isacsson, C. Bouget, H. Brustel, R. Brandl, W. W. Weisser et J. Müller**, « Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests ». *Conservation Biology* N° 27(3), 2013, p. 605-614
- M. Jönsson, M. Edman et B. Jonsson**, « Colonization and extinction patterns of wooddecaying fungi in a boreal oldgrowth *Picea abies* forest ». *J. Ecol* N° 96, 2008, p. 1065-1075
- K. Juutilainen, P. Halme, H. Kotiranta et M. Monkkonen**, « Size matters in studies of dead wood and wood-inhabiting fungi ». *Fungal Ecology* N° 4, 2011, p. 342-349
- A. Lassaue, Y. Paillet, H. Jactel et C. Bouget**, « Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms ». *Ecological Indicators* N°11, 2011, p. 1027-1039
- R. MacArthur et F. Wilson**, *The theory of island biogeography*, Princeton, 1967
- P. Martikainen, J. Siitonen, P. Puntila, L. Kaila et J. Rauh**, « Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland ». *Biological Conservation* N° 94, 2000, p. 199-209
- C. Moning et J. Müller**, « Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests ». *Forest Ecology and Management* N° 256, 2008, p. 1198-1208
- J. Müller, H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl et P. Zabransky**, « Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition ». *Waldökologie Online* N° 2, 2005, p. 106-113

- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests ». *European Journal of Forest Research* N° 129, 2010, p. 981-992
- B. Okland, A. Bakke, S. Hagvar et T. Kvamme**, « What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway ». *Biodiversity and Conservation* N° 5, 1996, p. 75-100
- K. Priewasser, P. Brang, H. Bachofen, H. Bugmann et T. Wohlgemuth**, « Impacts of salvage-logging on the status of deadwood after windthrow in Swiss forests ». *European Journal of Forest Research* N° 132, 2013, p. 231-240
- T. Ranius et M. Jonsson**, « Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests ». *Journal for Nature Conservation* N° 15, 2007, p. 120-130
- M. Speight**, « Saproxylic invertebrates and their conservation », dans C. o. Europe (éd.), *Nature and Environment*, Strasbourg, 1989, 81 p.
- J. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson**, *Biodiversity in dead wood*, 2012
- J. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson**, *Biodiversity in dead wood*, Cambridge University Press, 2012, 509 p.
- D. Tilman, R. May, C. Lehman et M. Nowak**, « Habitat destruction and the extinction debt ». *Nature* N° 371, 1994, p. 65-66