

LE VOLUME DE BOIS MORT, INDICATEUR INDIRECT DE BIODIVERSITÉ : UNE APPROCHE CRITIQUE

CHRISTOPHE BOUGET – FRÉDÉRIC GOSSELIN

Le suivi du stock de bois morts constitue un outil important du suivi des forêts. Le volume total de bois mort a ainsi été incorporé assez vite parmi les indicateurs de biodiversité pour évaluer la durabilité de la gestion des forêts en Europe et en France, et il est un des deux indicateurs de biodiversité forestière retenus par l'Agence européenne de l'environnement (EEA, 2007). Ce descripteur est employé comme indicateur structurel indirect d'une des composantes de la biodiversité forestière, à savoir la biodiversité dite saproxylique, qui représente une fraction importante de la biodiversité forestière, sur laquelle pèsent de forts enjeux de conservation (cf. ci-dessous). Pour être un indicateur indirect de biodiversité pertinent, le descripteur du stock de bois mort actuellement utilisé, c'est-à-dire le volume total, doit présenter les propriétés idoines d'un outil de diagnostic et de communication, facilitant l'évaluation et le suivi de la biodiversité : lien avec les pressions de gestion, facilité opérationnelle, valeur socioéconomique et pertinence écologique.

Lien avec les pressions de gestion

Le volume et la diversité des bois morts sont significativement réduits par l'exploitation dans les forêts gérées par rapport aux forêts à dynamique naturelle (Fridman et Walheim, 2000). Un déficit important de certains types de bois mort, gros diamètres ou chandelles par exemple, s'ajoute à ce déficit global. Le volume total de bois mort constitue donc un des principaux éléments discriminant la structure des forêts naturelles ou exploitées. Il représente également un objectif de gestion explicite, par conservation ou par restauration, et il est directement influencé par le traitement sylvicole et les pratiques de gestion (intensité des prélèvements, rotations ; Brin *et al.*, 2008).

Facilité opérationnelle

Le volume total de bois mort local, debout et gisant, est un objet forestier mesurable au moyen d'une diversité de protocoles (jauge relascopique, placette de surface fixe, transects linéaires d'interception ; Rondeux et Sanchez, 2010). Le nouveau protocole de suivi continu des forêts par l'IGN livre désormais une mesure standardisée de ce descripteur sur le territoire métropolitain, décomposable de façon hiérarchique en sous-variables (par dimension, par strate, par état de décomposition), même si plusieurs sous-compartiments demeurent sous-échantillonnés (bois mort perché dans les houppiers vivants, bois mort gisant...).

Valeur sociétale

Aisément explicite et communicatif, le volume total de bois mort local représente un indicateur indirect de biodiversité classique, inclus dans les indicateurs de gestion durable français et européens (CMPFE, 2003), parmi les indicateurs BEAR de biodiversité forestière (*Indicators for monitoring and evaluation of forest biodiversity in Europe*, Larsson, 2001) et les facteurs à suivre pour la résolution européenne Forest Focus dans le cadre de ForestBiota (European Commission, 2003). Sa capacité à mobiliser relève aussi de sa connexion directe à un objectif cible de gestion forestière.

LES DESCRIPTEURS DU STOCK DE BOIS MORT À LA LUEUR DU CRITÈRE DE PERTINENCE ÉCOLOGIQUE DES INDICATEURS DE BIODIVERSITÉ

Le stock de bois mort est un compartiment clé du fonctionnement de l'écosystème forestier, par sa position dans les cycles de matière, le recyclage des nutriments, le maintien de la fertilité des sols et le stockage temporaire du carbone, et par son rôle dans la structuration physique des sols. Il est source de microhabitats ou ressource trophique pour une biodiversité riche et originale : plus du quart des espèces de faune, de fonge et de flore forestières, soit plusieurs milliers d'espèces, lui sont associées. Cette riche biodiversité est aujourd'hui particulièrement menacée (Nieto et Alexander, 2010).

Le niveau des ressources et le nombre d'espèces associées sont reliés par différents concepts écologiques, les deux principaux étant l'hypothèse de concentration des ressources (*resource concentration hypothesis*) et l'hypothèse de la gamme des ressources (*resource-range hypothesis*).

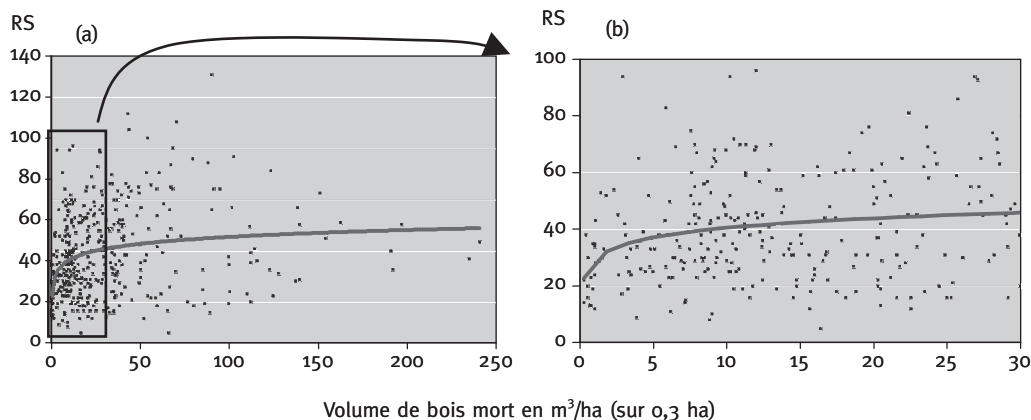
La première est une généralisation locale de la relation aire-espèces bien connue en macro-écologie et en biogéographie ; elle est aussi en lien avec la théorie des méta-populations. Elle stipule que les peuplements forestiers avec une forte densité de bois morts peuvent abriter un nombre plus important d'espèces saproxyliques, en faisant notamment appel aux mécanismes démographiques suivants : une plus forte probabilité d'immigration (plus faciles à détecter dont davantage colonisés) et une plus faible probabilité d'extinction (concentration de conspécifiques, facilitation de reproduction, longévité de population). La seconde affecte un rôle clé à l'hétérogénéité d'habitat : une plus large gamme de ressources, un plus grand nombre de types de ressources en quantités exploitables permet d'accueillir davantage d'espèces spécialistes.

Le choix du volume de bois mort comme indicateur universel traduit que les relations entre le niveau de ressources en bois mort et la biodiversité saproxylique seraient plutôt sous l'influence de la densité des ressources, ou que l'influence de la diversité des ressources est reflétée par celle du volume, les deux variables étant corrélées. Nous verrons ci-après que ce second postulat n'est pas systématiquement vérifié.

QUELLE RELATION ENTRE LE VOLUME LOCAL DE BOIS MORT ET LA BIODIVERSITÉ ?

Le volume total de bois mort, mesure de la densité d'habitat, est en effet souvent employé comme indicateur de biodiversité. Faute de données reflétant la diversité des configurations forestières, la nécessaire phase de validation écologique de cet indicateur volumique est encore très incomplète (Stokland *et al.*, 2004). La méta-analyse d'une trentaine de jeux de données

FIGURE 1 **RELATION ENTRE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DES COLÉOPTÈRES ASSOCIÉS AU BOIS MORT (RS), MESURÉE AU MOYEN DE 2 PIÈGES-VITRES D'INTERCEPTION PAR PLACETTE ET LE VOLUME LOCAL DE BOIS MORT (DEBOUT ET GISANT, DE DIAMÈTRE > 7,5 CM),** dans 418 placettes en forêts feuillues et résineuses en France, Belgique et Bavière (a), et dans un sous-échantillon des 275 placettes de volume de bois mort inférieur à 30 m³/ha (b). La courbe de tendance logarithmique est ajoutée au nuage de points (R² < 0,1 en a et b).



européens indépendants a toutefois montré que la relation linéaire entre volume local de bois mort et nombre d'espèces saproxyliques (coléoptères ou champignons, les deux principaux groupes saproxyliques sur le plan du nombre d'espèces) était significative (Lassauce *et al.*, 2011), notamment dans les forêts boréales de résineux, mais beaucoup plus faible dans les forêts tempérées et feuillues.

Une des imperfections de l'approche méta-analytique repose sur le caractère linéaire de la relation étudiée entre le niveau de ressources et la richesse spécifique (RS). Or différents travaux historiques en écologie ont démontré que le modèle mathématique simple à la base de la relation entre quantité d'habitat et diversité spécifique était plutôt semi-logarithmique ($RS = z \times \log X + A$, avec $X =$ quantité d'habitat) ou log-log (soit puissance $RS = A \times X^z$, soit $\log(RS) = z \times \log(X) + \log(A)$).

En analysant les données d'une compilation de 418 placettes dans différentes forêts feuillues et résineuses en France, Belgique et Bavière, nous avons observé que ni la relation semi-logarithmique, ni la relation log-log entre le volume local de bois mort et le nombre d'espèces de coléoptères saproxyliques ne montraient de tendance significative (figure 1a, ci-dessus).

Même en restreignant l'analyse à certains segments du gradient de quantité de bois mort, par exemple aux valeurs observées dans la plupart des forêts exploitées jusqu'à la valeur cible optimale proposée par le WWF (Vallauri, 2005) (figure 1b, ci-dessus, 0-30 m³/ha), la relation demeure non significative.

Différentes hypothèses écologiques peuvent être avancées pour tenter d'expliquer cette observation (Lassauce *et al.*, 2011) et conduisent à proposer voire explorer d'autres indicateurs indirects de biodiversité saproxylique, plus pertinents sur le plan écologique tout en restant mesurables.

QUELLE RELATION ENTRE DIVERSITÉ DES BOIS MORTS ET BIODIVERSITÉ SAPROXYLIQUE ?

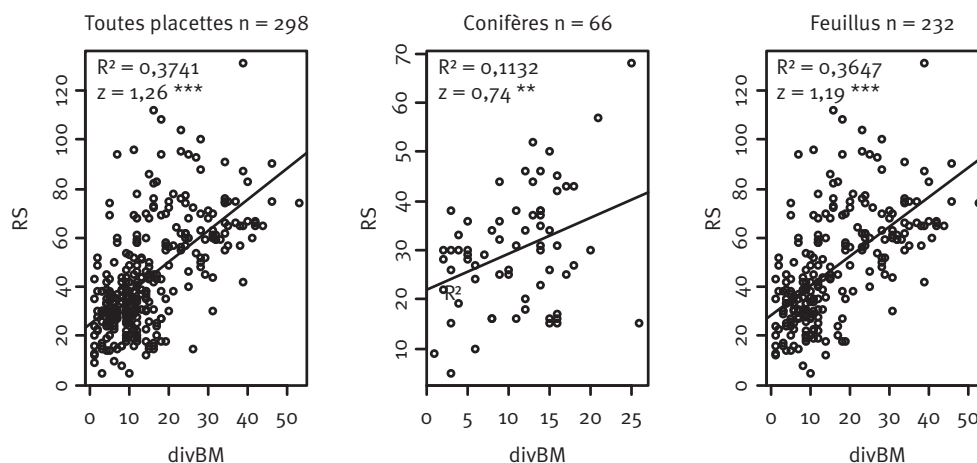
Comme discuté plus haut, un autre paramètre essentiel pour décrire le niveau de ressources locales réside dans la diversité des types de bois morts. Une piste perpétuerait donc un indicateur

à l'échelle du peuplement, mais reposant sur la relation entre la biodiversité locale et la diversité (plutôt que la quantité) des ressources locales en bois mort. De rares travaux ont abordé les effets de la diversité du bois mort, c'est-à-dire du nombre de types de bois mort localement présents, et ils ont montré un effet positif sur la biodiversité saproxylique, en milieu boréal (Similä *et al.*, 2003 ; Stokland *et al.*, 2004) ou tempéré (Brin *et al.*, 2009).

Pour étudier ces relations, nous avons compilé des données de biodiversité (coléoptères saproxyliques) et de volume et diversité du bois mort à l'échelle locale (0,3 ha) sur 298 placettes dans 15 massifs de plaine ou de montagne en France. La diversité locale de bois mort était appréhendée ici par échantillonnage à l'échelle de 0,3 ha par le simple nombre de types de bois mort, c'est-à-dire le nombre de combinaisons des variables décrivant la classe de décomposition, la classe de diamètre, l'essence, la position (souche, debout, gisant). Dans nos données, les deux variables, volume ou diversité du bois mort, n'étaient pas corrélées (coefficient de corrélation de Spearman de 0,26) et leur effet respectif peut donc être étudié comparativement. L'une des raisons de cette décorrélation repose sur les cohortes de forts volumes de bois mort généré par les dernières tempêtes en Europe de l'Ouest, où la diversité des classes de décomposition est faible. Notre analyse montre que les sites avec une plus forte diversité de bois mort, en résineux mais surtout en feuillus, atteignent des niveaux de richesse spécifique plus importants (figure 2, ci-dessous). Pour les placettes feuillues (13 massifs, 148 placettes en chênaie, 71 en hêtraie, 13 en charmaie), le meilleur modèle explicatif de la richesse est linéaire et fondé sur la diversité du bois mort. La relation semi-logarithmique entre volume local et richesse spécifique est significative mais très faible. Pour les placettes en forêt résineuse (7 massifs, 41 placettes en pinèdes, 10 en pessière, 15 en sapinière), c'est également la diversité du bois mort qui contribue le plus aux variations de richesse. La relation semi-logarithmique entre volume local et richesse spécifique n'est pas significative, contrairement à ce que Brin *et al.* (2009) avaient observé dans les pinèdes du massif des Landes.

FIGURE 2 RELATION ENTRE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DES COLÉOPTÈRES ASSOCIÉS AU BOIS MORT (RS, EN ORDONNÉES) ET LA DIVERSITÉ LOCALE DE BOIS MORT (divBM À 0,3 ha), DANS 298 PLACETTES EN FORÊTS FEUILLUES ET RÉSINEUSES EN FRANCE.

La courbe de tendance linéaire, le coefficient de détermination (R^2) et la pente (z) du modèle linéaire simple ajusté aux données et l'effectif des placettes (n) sont ajoutés à chaque nuage de points. La diversité locale de bois mort est mesurée par le simple nombre de types de bois mort, c'est-à-dire le nombre de combinaisons des variables décrivant la classe de décomposition, la classe de diamètre, l'essence, la position (souche, debout, gisant).



Toutefois la relation entre diversité de bois mort et biodiversité saproxylique est rarement significative et forte à l'échelle de chaque massif (à l'exception de 3 massifs sur 15 étudiés). Il est possible que cet indicateur soit meilleur pour expliquer les variations de biodiversité entre massifs plutôt que les variations de biodiversité au sein des massifs — ce qui ne signifie pas que cet indicateur n'est pas lié à la gestion forestière.

Dans le cadre d'une analyse fine des placettes feuillues de plaine (153 placettes en chênaie ou hêtraie), où nous avons mesuré une gamme élargie et homogène de variables dendrométriques (Bouget *et al.*, 2013a), nous avons démontré que la diversité des bois morts était le second facteur d'influence significatif sur la richesse spécifique locale et le nombre d'espèces rares, juste derrière l'ouverture du peuplement. Dans les placettes de chênaie en particulier (104 placettes dans 7 massifs), nous avons montré l'existence de seuils, sous la forme de ruptures de pente dans la relation entre diversité des bois morts et biodiversité, autour d'une vingtaine de types de bois mort à l'échelle de 0,3 ha avec tassement de l'accroissement de biodiversité après le seuil, et autour d'un seuil plus élevé d'une trentaine de types de bois mort pour la richesse des espèces rares.

Bien qu'il soit éminemment prématuré de convertir ces observations empiriques en cibles opérationnelles de gestion, l'accumulation des données devrait permettre d'améliorer très prochainement nos capacités de prédiction des effets du déclin de la diversité du bois mort sur la biodiversité.

À LA RECHERCHE D'AUTRES INDICATEURS INDIRECTS DE LA BIODIVERSITÉ SAPROXYLIQUE

Pour améliorer notre compréhension de la relation entre la biodiversité locale et le volume de bois mort, l'une des voies consiste à changer d'échelle, en estimant le volume de bois mort non plus localement mais dans le paysage environnant, en reflet de processus écologiques qui se déroulent à une échelle large qui reste à déterminer. Plusieurs travaux scandinaves ont démontré une relation positive entre la biodiversité locale et le volume régional de bois mort [Okland *et al.*, 1996 (400 ha) ; Franc *et al.*, 2007 (314 ha) ; Gibb *et al.*, 2006 (3,14 ha)] ou la densité de peuplements riches en bois mort dans le paysage environnant (Olsson *et al.*, 2006 ; Franc *et al.*, 2007 ; Brunet *et al.*, 2009). Toutefois, les relations écologiques observées dans les forêts boréales ou tempérées ne convergent pas systématiquement, en raison notamment de grains d'hétérogénéité du paysage et d'histoires différents. Nos premières observations illustrent d'ailleurs de premières divergences entre forêts tempérées : relation non significative entre biodiversité locale et volume régional de bois mort (50 ha) dans les plantations de pin landaises (Brin *et al.*, 2008), significative entre biodiversité locale et densité régionale de réserves biologiques (200 ha) en chênaie de plaine (Bouget *et al.*, 2009). Cette piste requiert donc des investigations approfondies.

Le caractère explicatif d'autres descripteurs du stock de bois mort local est à explorer, comme un volume de bois mort contextualisé par rapport au volume ligneux global (Christensen *et al.*, 2004) ou le volume local élémentaire de certains types de bois morts particulièrement importants pour la biodiversité, comme les pièces de gros diamètre (Brin *et al.*, 2011) ou les chandelles (Bouget *et al.*, 2012). De premières tendances constatées à partir des jeux de données compilés en France sont à signaler. Le volume de gros bois mort au sol (d'un diamètre supérieur à 40 cm) sur 0,3 ha est le 2^e facteur influençant significativement la richesse spécifique locale dans les forêts feuillues (chênaies ou hêtraies) de plaine (Bouget *et al.*, 2013a). Le nombre de gros bois mort debout (d'un diamètre supérieur à 40 cm) sur 1 ha est un élément significatif pour la richesse spécifique locale dans les hêtraies de montagne et dans les résineux de plaine et de montagne (41 placettes de Pin, Épicéa ou Sapin dans 4 massifs) (Bouget *et al.*, 2013b).

CONCLUSIONS

D'après nos résultats, le nombre local d'espèces de coléoptères saproxyliques est donc davantage structuré par la diversité que par la densité de la ressource en bois mort.

Comme la dichotomie feuillus-résineux, l'ouverture du peuplement semble un élément de contexte déterminant. C'est la variable la plus structurante à l'échelle nationale sur la richesse spécifique locale, avec un effet globalement positif, probablement à travers son impact microclimatique sur la qualité du bois mort, mais également par effet de synergie du bois mort avec la densité en milieu ouvert riche en ressources florales pour les nombreuses espèces à larve saproxylique et adulte floricole.

D'autres variables potentiellement structurantes pour la richesse spécifique locale, comme le niveau régional de ressources en bois mort, la densité ou la diversité de microhabitats saproxyliques portés par les arbres (cavités, bois mort du houppier...), les discontinuités temporelles d'habitat (ayant conduit à des extinctions locales) et les interactions biotiques, pourraient être explorées plus avant. Toutes ne sont cependant pas suffisamment pragmatiques pour servir ultérieurement d'indicateurs. Nos premiers résultats montrent que la densité ou diversité des microhabitats influence la composition des assemblages d'espèces mais n'a pas une influence significative primordiale sur la richesse spécifique locale des coléoptères saproxyliques.

La consistance de la relation entre ressources en bois mort et biodiversité peut être influencée par la qualité de la mesure de chacun des deux éléments. Nous pouvons probablement être confiants en la méthodologie détaillée appliquée pour la description fine de la ressource locale en bois mort et microhabitats. L'éventuelle influence de la qualité des données de biodiversité ne peut quant à elle être écartée. D'une part, nous avons démontré ailleurs la forte influence de l'effort d'échantillonnage par piège-vitre d'interception sur l'estimation de la richesse spécifique locale (Parmain *et al.*, sous presse), peut-être ici insuffisamment représentative de la biodiversité locale avec seulement 2 pièges par placette. D'autre part, nos analyses devraient être reproduites pour d'autres groupes taxonomiques que les coléoptères saproxyliques (notamment les champignons sapro-lignicoles).

Par ailleurs, ces analyses seront utilement complétées par des analyses sur d'autres descripteurs de biodiversité que la richesse spécifique totale. Nous avons déjà mentionné le travail sur la richesse d'espèces rares ou menacées. Il serait aussi utile d'introduire des mesures incorporant une information sur l'abondance des différentes espèces, comme par exemple Van Strien *et al.* (2012) le proposent.

Enfin, nos résultats ne doivent évidemment pas être détournés pour servir de plaidoyer contre l'intérêt de conserver du bois mort en forêt. Au contraire, nous démontrons les effets probants d'une gestion en faveur de la diversité des niches écologiques saproxyliques sur la biodiversité associée.

Nos résultats montrent que, sans contextualisation, le volume local de bois mort total n'a pas les qualités d'un indicateur structurel universel de biodiversité. Les deux principales pistes mentionnées ci-dessus — changer d'échelle et choisir un indicateur de diversité de bois mort — pourraient en fait se fondre pour proposer un indicateur valable à l'échelle du paysage — qu'on pourrait envisager d'estimer à partir des nouveaux relevés de l'IGN : la diversité moyenne des pièces de bois mort à l'échelle de quelques milliers d'hectares.

Des indicateurs composites, combinant plusieurs descripteurs déterminants (volume de gros bois mort et diversité du bois mort par exemple), pourraient d'ailleurs être conçus.

Christophe BOUGET – Frédéric GOSSELIN
Irstea
Unité de recherches Écosystèmes forestiers
Domaine des Barres
F-45290 NOGENT-SUR-VERNISSON
(christophe.bouget@irstea.fr)
(frederic.gosselin@irstea.fr)

Remerciements

Nous adressons nos remerciements à Jörg Müller, Marc Dufrêne, Laurent Larrieu, Thierry Noblecourt, Antoine Brin, Hervé Brustel, Yoan Paillet et Aurore Lassauce qui nous ont confié pour analyse des données faunistiques ou dendrométriques, ainsi qu'à deux relecteurs anonymes pour leurs commentaires constructifs sur la première version du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- Deux articles en cours de préparation ont alimenté le fond du présent manuscrit et doivent être cités ici :
- BOUGET (C.), LARRIEU (L.), PARMAN (G.), NUSILLARD (B.). — In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. — *Biodiversity and Conservation* (soumis), 2013a.
- BOUGET (C.), LARRIEU (L.), BRIN (A.). — Key features for saproxylic biodiversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. — *Ecological Indicators* (soumis), 2013b.
- BOUGET (C.), NUSILLARD (B.), PINEAU (X.), RICOU (C.). — Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. — *Insect Conservation and Diversity*, vol. 5, n° 4, 2012, pp. 264-278.
- BOUGET (C.), BRIN (A.), MOREAU (P.). — Bois mort et biodiversité saproxylique à différentes échelles spatiales. — *Rendez-Vous techniques*, 2009, pp. 26-33.
- BRIN (A.), BOUGET (C.), BRUSTEL (H.), JACTEL (H.). — Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. — *Journal of Insect Conservation*, vol. 15, n° 5, 2011, pp. 653-669.
- BRIN (A.), BRUSTEL (H.), JACTEL (H.). — Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. — *Annals of Forest Sciences*, vol. 66, n° 3, 2009.
- BRIN (A.), MEREDIEU (C.), PIOUS (D.), BRUSTEL (H.), JACTEL (H.). — Changes in quantitative patterns of dead wood in maritime pine plantations over time. — *Forest Ecology and Management*, vol. 256, n° 5, 2008, pp. 913-921.
- BRUNET (J.), ISACSSON (G.). — Restoration of beech forest for saproxylic beetles-effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. — *Biodiversity and Conservation*, vol. 18, 2009, pp. 2387-2404.
- CHRISTENSEN (M.), HEILMANN-CLAUSEN (J.), WALLEYN (R.), ADAMCIK (S.). — Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European Beech forests. In: *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe — From Ideas to Operationality* / M. Marchetti (Ed.). — European Forest Institute, EFI proceedings n° 51, 2004, pp. 229-237.
- CMPFE. — Improved pan-european indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. — Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Vienna, 2003. — 6 p.
- EEA. — Halting the loss of biodiversity by 2010: proposal for a first set of indicators to monitor progress in Europe. — Luxembourg: European Environment Agency, 2007. — 186 p.
- EUROPEAN COMMISSION. — European parliament and council regulation concerning monitoring of forests and environmental interactions in the Community (Forest Focus). Regulation (EC) N° 2152/2003. [En ligne]: <http://europa.eu.int/comm/environment/nature/forest-regulations.htm>
- FRANC (N.), GOTMARK (F.), OKLAND (B.), NORDEN (B.), PALTTO (H.). — Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. — *Biological Conservation*, vol. 135, 2007, pp. 86-98.
- FRIDMAN (J.), WALHEIM (M.). — Amount, structure and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. — *Forest Ecology and Management*, vol. 131, 2000, pp. 23-36.
- GIBB (H.), HJALTEN (J.), BALL (J.P.), ATLEGRIM (O.), PETTERSSON (R.B.), HILSZCZANSKI (J.), JOHANSSON (T.), DANELL (K.). — Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. — *Ecography*, vol. 29, 2006, pp. 191-204.

- LARSSON (T.). — Biodiversity evaluation tools for European forests. — *Ecol. Bull.*, vol. 50, 2001, pp. 1-237.
- LASSAUCE (A.), PAILLET (Y.), JACTEL (H.), BOUGET (C.). — Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. — *Ecological Indicators*, vol. 11, n° 5, 2011, pp. 1027-1039.
- MÜLLER (J.), BÜTLER (R.). — A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. — *European Journal of Forest Research*, 129, 2010, pp. 981-992.
- NIETO (A.), ALEXANDER (K.N.A.). — European Red List of Saproxylic Beetles. — Luxembourg : Publications Office of the European Union. IUCN Publications Services, 2010.
- OKLAND (B.), BAKKE (A.), HAGVAR (S.), KVAMME (T.). — What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. — *Biodiversity and Conservation*, vol. 5, 1996, pp. 75-100.
- OLSSON (J.), JOHANSSON (T.), JONSSON (B.G.), HJÄLTÉN (J.), EDMAN (M.), ERICSON (L.). — Depauperate saproxylic beetle faunas in landscapes with small proportions of old forest. — Unsubmitted manuscript, 2006.
- PARMAIN (G.), DUFRÊNE (M.), BRIN (A.), BOUGET (C.). — Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment. Implications for biomonitoring studies in European temperate forests. — *Agricultural and Forest Entomology*, 2013, sous presse.
- RONDEUX (J.), SANCHEZ (C.). — Review of indicators and field methods for monitoring biodiversity within national forest inventories. Core variable: Deadwood. — *Environ. Monit. Assess.*, vol. 164, 2010, pp. 617-630.
- SIMILÄ (M.), KOUKI (J.), MARTIKAINEN (P.). — Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. — *Forest Ecology and Management*, vol. 174, 2003, pp. 365-381.
- STOKLAND (J.N.), TOMTER (S.M.), SÖDERBERG (G.U.). — Development of deadwood indicators for biodiversity monitoring: Experiences from Scandinavia. *In*: Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe – From Ideas to Operationality / M. Marchetti (Ed.). — European Forest Institute, EFI proceedings n° 51, 2004, pp. 207-226.
- VALLAURI (D.). — Le Bois dit mort, une lacune des forêts en France et en Europe. *In*: Bois mort et à cavités : une clé pour des forêts vivantes / D. Vallauri *et al.* (Ed.). pp. 9-17. — Paris : Éditions Tec & Doc, 2005.
- VAN STRIEN (A.J.), SOLDAAT (L.L.), GREGORY (R.D.). — Desirable mathematical properties of indicators for biodiversity change. — *Ecological Indicators*, vol. 14, 2012, pp. 202-208.

LE VOLUME DE BOIS MORT, INDICATEUR INDIRECT DE BIODIVERSITÉ : UNE APPROCHE CRITIQUE (Résumé)

Le volume local total de bois mort est actuellement utilisé pour évaluer la durabilité de la gestion des forêts en Europe et en France, comme indicateur structurel indirect d'une des composantes de la biodiversité forestière, à savoir la biodiversité dite saproxylique. Ce descripteur du stock de bois mort est en lien avec les pressions de gestion, directement connectable à un objectif cible de gestion forestière, mesurable au moyen de protocoles standardisés, et aisément communicable.

C'est pourquoi sa pertinence écologique est remise en cause par de récentes investigations. La méta-analyse d'une trentaine de jeux de données européens a montré que la corrélation linéaire entre volume local de bois mort et nombre local d'espèces saproxyliques (coléoptères ou champignons) était globalement significative mais faible, notamment dans les forêts tempérées et feuillues. De même, la relation logarithmique entre le volume local de bois mort et le nombre d'espèces de coléoptères saproxyliques ne montre pas de tendance significative dans différentes forêts tempérées feuillues et résineuses en Europe de l'Ouest.

C'est pourquoi d'autres indicateurs indirects de la biodiversité saproxylique sont à explorer, qui auraient une meilleure pertinence écologique tout en préservant leur facilité opérationnelle : volume de bois mort estimé non plus localement mais dans le paysage environnant, diversité (plutôt que quantité) de bois mort local, densité et diversité d'autres niches écologiques du cortège saproxylique (microhabitats portés par les arbres). Nous présentons ici des premiers résultats qui montrent qu'un indicateur concurrent — la diversité de pièces de bois mort — semble un bien meilleur candidat comme indicateur de la diversité saproxylique, à une échelle plus paysagère que locale.

DEAD WOOD VOLUME AS AN INDIRECT INDICATOR OF BIODIVERSITY – A CRITICAL APPROACH (Abstract)

The total local volume of dead wood is currently used for evaluating the sustainability of forest management in Europe and in France. It is viewed as an indirect structural indicator of one of the components of forest biodiversity, i.e. what is referred to as saproxylic biodiversity. This descriptor of stocks of dead wood is associated with management pressures that can be directly linked to a forest management goal that is measurable using standardised protocols and easily communicable.

This is why its ecological relevance has been questioned by recent research. A meta-analysis of some thirty sets of European data showed that the linear correlation between local volumes of dead wood and the local number of saproxylic species (beetles or fungi) was significant overall but low, particularly in temperate, deciduous forests. Similarly, the logarithmic relation between the local volume of dead wood and the number of species of saproxylic beetles displays no significant trend in the various temperate forests of Western Europe, both hardwood and softwood.

For this reason, other indirect indicators of saproxylic biodiversity should be explored that are more ecologically relevant while remaining easy to implement: volume of dead wood estimated not locally but for the nearby landscape, diversity (rather than quantity) of local dead wood, density and diversity of other ecological niches in the saproxylic succession (microhabitats in trees). The article presents initial results showing that a competing indicator — the diversity of pieces of dead wood — is a far better indicator for saproxylic diversity, more on a landscape scale than a local one.
